



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
ESCUELA DE POSGRADO

Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva
mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la
Biosfera Calakmul, Campeche, México

por

Albert Maurilio Chan Dzul

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

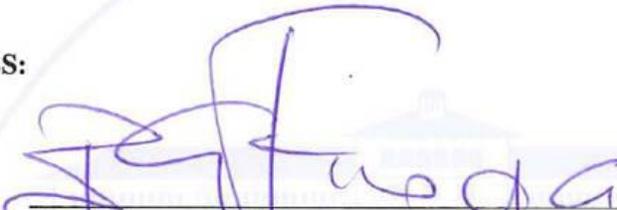
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2010

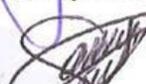
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

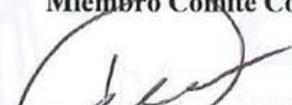
FIRMANTES:



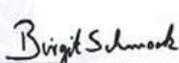
Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal



Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



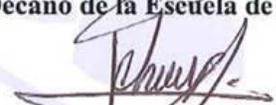
Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Birgit Schmook, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado



Albert Mauricio Chan Dzul
Candidato

DEDICATORIA

Para mis soles, Sara y Marisol

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Ford por la beca otorgada para la realización de los estudios de maestría, a través del Programa Internacional de Becas de Posgrado para Indígenas.

Al Instituto Interamericano para el Cambio Global (*Supported by the Interamerican Institute for Global Change Research – IAI CRN II 2015*), que es apoyado por *US National Science Foundation* (Grant GEO–0452325), por el soporte del trabajo de campo.

A Bryan Finegan, como profesor consejero y amigo, por las ideas, sugerencias y revisiones durante todas las etapas de la tesis. En general, por todo el apoyo humano y científico que permitieron culminar con éxito este trabajo.

A Fernando Casanoves, miembro del comité consejero, tanto por su apoyo en la parte estadística como por sus incansables y detalladas revisiones al documento final.

A Birgit Schmook, asesora externa de El Colegio de la Frontera Sur en México, por su respaldo institucional, por sus sugerencias y por todo su apoyo durante la fase de campo.

A Diego Delgado, también miembro del comité consejero, por sus revisiones y sugerencias al documento final.

A todas las personas que colaboraron, técnicamente, en alguna fase del presente trabajo: Hugo Brenes por su ayuda en la organización y manejo de las bases de datos; al buen paisano Sergio Vilchez por su invaluable apoyo en los análisis estadísticos; a Mirna Canul por su apoyo para la base de datos de rasgos funcionales; a la Dra. Mirna Valdéz por su apoyo en la metodología para la recolección de datos de densidad de madera; al Dr. Odilón Sánchez por facilitar sus bases de datos.

Al Biol. José Luis Tapia y Biol. Silvia Hernández del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), por su ayuda con el procesamiento y determinación de las muestras botánicas, y de manera especial al Dr. Germán Carnevali, curador del herbario.

Un enorme agradecimiento para todo el personal que labora en el *Institute of International Education* (IIE) y en CIESAS en especial para el Dr. Navarrete y Marina

Cadaval. Por su puesto, un agradecimiento especial para Blanca Ceballos y Xochitl Hernández del IIE por su comprensión, paciencia y apoyo durante más de dos años.

A mi esposa Sara, por su paciencia, apoyo y aliento; además de su incansable compañía y apoyo en el trabajo de campo en las “montañas de Conhuás”. A mi “chan ch’ik” Marisol por su (quizás) involuntaria pero invaluable cooperación en todo el proceso

A la familia Oliveros López un agradecimiento especial por compartir su techo y comida durante toda la fase de campo; en especial a doña Sara y don Onofre. Gracias también a Romy, Salvador y Tacho por hacer amena la estancia; a los hermanos Lili, Aurora, “chucho” y en especial a “coco” por su apoyo en la toma de muestras de madera.

A los ejidatarios que me permitieron trabajar en sus parcelas y que compartieron parte de su conocimiento acerca de la selva: Silvino, Abel, René, Celerino, Eduardo, Tacho y a los “candelarios” (García y Córdoba).

A los compañeros y amigos del Consejo Regional Indígena y Popular de Xpujil (CRIPX) por permitirme entrar en Calakmul y porque mucha de la experiencia previa es debido a los múltiples trabajos realizados conjuntamente con las comunidades.

A mis padres, Rosalía y René, artífices silenciosos pero orgullosos de ver el camino andado. A mis hermanos Oscar, Odi, Yami y Rosi, por estar siempre a la orden. ¡Ah! Oscar, Yami y Beto, gracias por el trabajo de campo. A mis sobrinas Pau y Ale. Pau, gracias por esas lagrimas.

A mis cuñados Nico, Celmi y Carlos que de alguna manera han estado pendientes de todo este proceso.

A los amigos, compañeros, profesores y funcionarios del CATIE vaya un agradecimiento especial. Gracias, por supuesto, a los entrañables amigos de la promoción 2008-2009 (-2010); Alí, Amada, Anahí, Brenda, Danielle, Fausto (intruso de la promoción), Felipe, Jesús, Johanna. Hermana Danielle, seguimos en pos de un mundo mejor. Dra. Olivas, gracias por el aliento en la recta final. Gracias a toda la comunidad mexicana, por las reuniones, fiestas, comidas, amistades...en fin por hacer válido eso de que las “penas con pan son menos”.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	VI
RESUMEN	IX
SUMMARY	XI
ÍNDICE DE CUADROS	XIII
ÍNDICE DE FIGURAS	XV
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	XVII
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Objetivos del estudio	3
1.1.1 <i>Objetivo general</i>	3
1.1.2 <i>Objetivos específicos</i>	3
1.2 Hipótesis del estudio.....	4
2 MARCO CONCEPTUAL.....	5
2.1 Biodiversidad de los bosques tropicales	5
2.1.1 <i>La biodiversidad de México</i>	6
2.1.2 <i>La Península de Yucatán y la selva mediana subperennifolia</i>	6
2.1.3 <i>La Reserva de la Biosfera Calakmul: el contexto local</i>	8
2.2 La importancia de los bosques secundarios y su estudio.....	9
2.2.1 <i>Modelos sucesionales</i>	10
2.2.2 <i>Milpas y sucesión secundaria</i>	12
2.3 Composición y estructura florística en bosques secundarios.....	14
2.3.1 <i>Riqueza y diversidad</i>	14
2.3.2 <i>Estructura y composición</i>	15
2.4 Diversidad funcional.....	16
2.4.1 <i>Rasgos funcionales</i>	18
2.4.2 <i>Tipos funcionales de plantas (TFPs)</i>	19

2.4.3	<i>Medición de la diversidad funcional</i>	21
3	BIBLIOGRAFÍA	28
4	ARTÍCULO 1	38
	Diversidad, composición y estructura en una cronosecuencia producto de la agricultura de roza-tumba-quema en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, México.....	38
4.1	Introducción	38
4.2	Materiales y métodos	41
4.2.1	<i>Área de estudio</i>	41
4.2.2	<i>Selección de sitios de muestreo</i>	43
4.2.3	<i>Establecimiento de parcelas de muestreo y toma de datos</i>	44
4.2.4	<i>Análisis de datos</i>	46
	4.2.4.1 Composición y estructura.....	46
	4.2.4.2 Diversidad florística	47
4.3	Resultados	48
4.3.1	<i>Composición, estructura y diversidad florística</i>	48
	4.3.1.1 Composición florística	48
	4.3.1.2 Estructura.....	56
4.3.2	<i>Riqueza y diversidad</i>	59
4.4	Discusión	62
4.4.1	<i>Composición florística</i>	62
4.4.2	<i>Estructura</i>	66
4.4.3	<i>Riqueza y diversidad</i>	69
4.5	Conclusiones	72
4.6	Bibliografía	73
5	ARTÍCULO 2	81
	Diversidad funcional en una cronosecuencia producto de la agricultura de roza-tumba-quema de la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, México.....	81
5.1	Introducción	81
5.2	Materiales y métodos	83
5.2.1	<i>Área de estudio</i>	83

5.2.2	<i>Sitio de muestreo y establecimiento de parcelas de muestreo</i>	85
5.2.3	<i>Riqueza y diversidad funcional</i>	86
	5.2.3.1 Rasgos funcionales y su medición.....	86
5.2.4	<i>Determinación de tipos funcionales de plantas (TFPs)</i>	90
5.2.5	<i>Descripción y composición de tipos funcionales de plantas (TFPs)</i>	91
5.2.6	<i>Índices de diversidad funcional</i>	91
5.2.7	<i>Análisis estadístico</i>	95
5.3	Resultados	96
	5.3.1 <i>Rasgos funcionales</i>	96
	5.3.2 <i>Tipos funcionales de plantas (TFPs)</i>	98
	5.3.2.1 Clasificación y composición de TFPs	98
	5.3.3 <i>Diversidad funcional de la selva mediana subperennifolia</i>	106
5.4	Discusión	109
	5.4.1 <i>Rasgos funcionales</i>	109
	5.4.2 <i>Tipos funcionales de plantas (TFPs)</i>	112
	5.4.3 <i>Índices de diversidad funcional</i>	118
5.5	Conclusiones y recomendaciones	122
5.6	Bibliografía	125
ANEXOS		135

RESUMEN

Los bosques secos tropicales, tal como la selva mediana subperennifolia en la región de Calakmul, Campeche, son muy importantes por su biodiversidad particular y por los servicios ecosistémicos que proveen a las comunidades humanas; sin embargo, estos bosques han sido altamente impactados por el establecimiento de pastizales, monocultivos, y crecimiento urbano, entre otras formas de cambio de uso del suelo. El sistema agrícola de manejo de los bosques a través de la roza-tumba-quema (RTQ), actualmente es uno de los principales factores de pérdida de cobertura vegetal en la región de Calakmul por el acortamiento de los periodos de barbecho y la reconversión de los campos de cultivo a pastizales, motivado por el crecimiento demográfico y por condiciones externas tales como políticas gubernamentales mal establecidas y dinámicas de mercado. Así, en la actualidad el paisaje tropical es dominado por un mosaico de bosques en diferentes etapas sucesionales importantes en términos de conectividad y funcionalidad del paisaje para el mantenimiento de procesos ecológicos. De esta manera, es vital estudiar y comprender la dinámica de recuperación de la diversidad, estructura y composición de los bosques sucesionales así como los rasgos de las especies que determinan el funcionamiento ecosistémico por medio del enfoque de la diversidad funcional; ya sea el efecto de las especies en los procesos ecosistémicos o la respuesta de las mismas a factores ambientales cambiantes como es el caso de la perturbación por el sistema de RTQ o incluso la respuesta a los efectos del cambio climático. El presente trabajo busca contribuir con el conocimiento acerca del proceso de sucesión en una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia perturbada por la agricultura de RTQ en el área agrícola del ejido Nuevo Conhuás en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, a través de; i) determinar el avance del proceso de recuperación del bosque en términos de estructura, composición, riqueza y diversidad taxonómica; ii) identificar tipos funcionales de plantas (TFPs) con base en rasgos respuesta a la perturbación por el sistema agrícola de RTQ; iii) determinar y comparar la composición de los TFPs en términos de abundancia y área basal a través de la cronosecuencia y iv) determinar y comparar la diversidad funcional a través de la cronosecuencia con base en los rasgos respuesta al factor de perturbación por la RTQ. En 16 parcelas distribuidas a través de la cronosecuencia (4 parcelas de muestreo por categoría de

edad: 4-6 años, 14-16 años, 19-21 años y BP) se muestrearon todos los individuos con $dap \geq 5$ cm. A las especies registradas se les determinó, combinando datos de campo y bibliográficos, cuatro rasgos funcionales para determinar los TFPs y la diversidad funcional: densidad de madera, altura máxima, fenología foliar y agente dispersor. En total se encontraron 113 especies arbóreas con una alta dominancia de la familia Fabaceae tanto en los bosques sucesionales como en el bosque primario (BP). Las parcelas a través de la cronosecuencia no presentaron un patrón de agrupamiento por categoría de edad por medio del análisis multivariado. Los bosques secundarios mostraron una tendencia discreta a la recuperación conforme avanza la edad de abandono. Los valores de densidad del BP (1,922 indiv/ha²) son rápidamente alcanzados por los bosques de categorías de edad tempranas (4-6 años, 1,350 indiv/ha²; 14-16, 2,200 indiv/ha²). Por otro lado, el incremento del área basal es más evidente al diferenciar de manera significativa la categoría de edad de 4-6 años (6.7 m²/ha) de las categorías de edad más avanzadas (16.8 y 17.5 m²/ha) y a todas estas del BP (más de 27 m²/ha). En cuanto a la riqueza y diversidad los bosques de la cronosecuencia no se diferenciaron entre sí y únicamente la categoría de edad de 4-6 años se diferenció consistentemente del BP. Con base en los rasgos funcionales se determinaron seis tipos funcionales diferentes en su aporte de área basal y densidad a través de la cronosecuencia y denominados de acuerdo a los estados de rasgo dominantes como: Caducifolias de estrato bajo a intermedio, autócoras (TFP 1); Caducifolias de estrato alto, zócoras (TFP 2); Caducifolias de estrato bajo a intermedio, anemócoras (TFP 3); Caducifolias de estrato bajo, zócoras (TFP 4); Caducifolias de estrato intermedio a alto, de dispersión variada (TFP 5) y Perennifolias de estrato intermedio a alto, zócoras (TFP 6). Respecto a los índices de diversidad funcional, los bosques más jóvenes se diferenciaron de manera consistente del BP (similar a la diferenciación con los índices de diversidad taxonómica), tanto con los índices de diversidad funcional multivariados como multidimensionales. Los resultados apoyan la idea acerca de la importancia de incluir las abundancias de las especies como se pudo corroborar con los resultados del cálculo de la media ponderada de la comunidad que diferenció claramente los bosques sucesionales entre sí y el BP.

Palabras clave: sucesión secundaria, diversidad funcional, índices de diversidad funcional, rasgos funcionales, tipos funcionales de plantas.

SUMMARY

The tropical dry forests, such as the tropical semi-evergreen forest in the region of Calakmul, are very important due to their particular biodiversity and for the different ecosystem services they provide to humans; however, these forests have been highly impacted because of the establishment of grasslands, monocultures, urban growth and other ways the land has been used. Nowadays the shifting cultivation system is one of the principal factors why the vegetation in the region of Calakmul is being lost due to the shortening of the left fallow periods and the restructuring of the fields into grasslands, all this motivated by the demographic growth and external conditions such as wrong established government politics and market dynamics. Therefore, nowadays, the tropical sights are dominated by a forest mosaic in different succession stages which are important in terms of connectivity and functionality of the sight in order to maintain the ecological process. This is why it's really important to study and understand the diversity recovery dynamic, the structure and composition of the succession forests and the traits of the species that determine the ecosystem functionality through the functional diversity focusing; it can be either the effect that the species cause in the ecosystem process or the response of this species to the different environment changes such as the perturbation caused by the shifting cultivation system or even the response to the effects caused by the climatic changes. The following investigation pretends to contribute with the succession process knowledge using a sequence of the tropical semi evergreen forest disturbed by the shifting cultivation system agriculture in the commons of Nuevo Conhuas in the influence zone of the Biosphere Reserve of Calakmul, through; i) determine the forest recuperation process progress in terms of structure, composition, riches and taxonomic diversity, ii) Identify different plants functional types (PFT) based on the characteristics and the response to the disturbance caused by the shifting cultivation system, iii) determine and compare the components of the (PFT) in terms of abundance and the basal area through the chronosequence, and iv) determine and compare the functional diversity based on the response to the disturbance caused by the shifting cultivation system. In sixteen plots distributed across the chronosequence (4 sample plots per age category 4-6 years, 14-16 years, 19-21 years and BP), all the individuals with a dbh minor or equal to 5 were

sampled. The registered species were determined by combining field and biogeography information, four functional characteristics were used to determine the PFT's and functional diversity: wood density, maximum height, leaf phenology and dispersal mode. In total 113 tree species were found all of them with a high influence of the Fabaceae family in both the successional forests and the primary forest (PF). The plots through the chronosequence showed a clustering pattern per age category based on a multivariate analysis. The secondary forests showed a discrete tendency to recuperation as the abandoned age advances. The density factors for the PF (1,922 ind/ha²) were quickly achieved by the younger aged forests (4-6 years 1,350 ind/ha²; 14-16 2,200 ind/ha²). On the other hand, the basal area increase is more evident when we compare in a significant way the 4-6 years category (6.7 m²/ha) the elder categories (16.8 and 17.5 m²/ha) and the PF (more than 27 m²/ha). Regarding the richness and diversity of the chronosequence forests there weren't any comparisons between them, only the 4-6 years category was different from the PF. According to the functional characteristics six functional types were determined because of their differences on their basal area contribution and density through the chronosequence and denominated according to the different dominant feature states such as: deciduous low to intermediate layer species, autochorous (PFT1); deciduous upper stratum species, zoochorous (PFT2); deciduous low to intermediate layer species anemochorous (PFT3); deciduous lower stratum species zoochorous (PFT4); deciduous high intermediate layer species of wide dispersion (PFT5) and evergreen high-intermediate stratum species, zoochorous (PFT6). About the functional diversity contents the younger forests were consistently differenced from the PF (similar to the difference with the taxonomic diversity) with both the functional diversity indices multivariate and the multidimensional. The results support the idea that it's really important to include the species abundances as we could corroborate with the results of the calculation of the community weighted mean of the that clearly differenced the succession forests between them and the PF.

Key words: Secondary succession, functional diversity, functional diversity indices, functional traits, functional types.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Familias mejor representadas específicamente a lo largo de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana superennifolia en Calakmul, Campeche (se incluyen las familias con 4 o más especies).....	49
Cuadro 2. Índice de Valor de Importancia por tratamiento en la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se presentan las 10 especies con los valores más altos).....	50
Cuadro 3. Especies indicadoras (prueba de Monte Carlo, $p < 0.05$) de los grupos definidos a partir del análisis de conglomerados en la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.	54
Cuadro 4. Especies indicadoras (prueba de Monte Carlo, $p < 0.05$) por tratamientos (categorías de edad de abandono) en parcelas de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.....	55
Cuadro 5. Valores promedio y error estándar de riqueza, índices de diversidad y equidad por categoría de edad (tratamientos) en la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba LSD de Fisher, $\alpha \leq 0.05$)......	60
Cuadro 6. Comparación de los valores de área basal de la cronosecuencia de este estudio con otras selvas medianas cercanas.....	68
Cuadro 7. Comparación de la riqueza (S) y diversidad de especies a partir de los índices de Shannon (H'), Simpson (λ) y Alfa de Fisher (α) de la cronosecuencia de este estudio con otras selvas estacionales neotropicales.	70
Cuadro 8. Número y porcentaje de especies (113 especies) por estado de rasgo en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.....	97
Cuadro 9. Análisis de la varianza para los rasgos DM y Amax por tipo funcional de planta. ..	98
Cuadro 10. Análisis de tablas de contingencia con el estadístico χ^2 y valores p entre los rasgos categóricos y los TFPs. Frecuencias absolutas por categoría y proporción de especies por estado de rasgo entre paréntesis.	100

Cuadro 11. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para la proporción de área basal entre categorías de edad y tipos funcionales de plantas.	104
Cuadro 12. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para la densidad proporcional entre categorías de edad y tipos funcionales de plantas.	105
Cuadro 13. Análisis de la varianza para las proporciones de área basal por TFPs por categorías de edad.	105
Cuadro 14. Análisis de la varianza para las proporciones de abundancia por TFPs por categorías de edad.	106
Cuadro 15. Análisis de la varianza para los índices de diversidad funcional calculados por clases de edad en la cronosecuencia producto de la agricultura de RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche.....	108
Cuadro 16. Análisis de la varianza de la media ponderada de la comunidad (CWM) por clases de edad en la cronosecuencia producto de la RTQ en la smsp en Calakmul, Campeche.	109

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Representación gráfica de las distancias en las que se basa el índice de diversidad de rasgos funcionales FAD2. Las letras A, B, C y D, representan especies. Se utilizan los rasgos densidad de madera y altura máxima como ejemplos. Modificado de Villéger (2008)..... 23
- Figura 2. Diagrama del cálculo de DF, basado en dendrogramas. Se calcula una matriz de distancias a partir los valores de rasgos funcionales para todas las especies, luego se utiliza un método de aglomeración para finalmente calcular la DF a través de la longitud de ramas del eje que conecta las especies de la comunidad. Modificado de Villéger (2008). 24
- Figura 3. Diagrama de los índices de diversidad multidimensionales: A) Riqueza funcional (FRic); B) Equidad funcional (FEve); C) Divergencia funcional (FDiv) y D) Dispersión funcional (FDis). Se utilizan los rasgos DM (densidad de madera) y Amax (altura máxima) a modo de ejemplo. Modificado de Villéger et ál. (2008) y Laliberté y Legendre (2010). 26
- Figura 4. Ubicación geográfica del sitio de estudio. Modificado de Secretaría de Ecología Estatal (2008)..... 42
- Figura 5. Esquema de una parcela de 1 ha con un área de muestreo efectivo de 0.25 ha en el centro y el resto como área de protección. 45
- Figura 6. Dendrograma producto del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclídea) de los IVIs de las especies de 16 parcelas de 0.25 ha, a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche. 52
- Figura 7. Diagrama de ordenación resultado del análisis NMS para 16 parcelas de 0.25 ha y su relación con las especies con mayor valor de indicación a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en Calakmul, Campeche. Los triángulos representan las parcelas y los colores la relación con el agrupamiento a partir del análisis de conglomerados. Para las claves de las especies ver Cuadro 3. 56
- Figura 8. Número de individuos por hectárea a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche. Letras siferentes indican diferencias significativas (prueba LSD de Fisher, $\alpha=0.05$). 57

Figura 9. Área basal por hectárea a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba LSD de Fisher, $\alpha=0.05$).....	58
Figura 10. Porcentaje de individuos con dap ≥ 5 cm con rebrotes a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche...	59
Figura 11. Curvas de rango abundancia por categoría de edad a lo largo de la cronosecuencia producto del sistema agrícola de RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.....	61
Figura 12. Curvas de acumulación de riqueza de especies por número de individuos en parcelas de 0.25 ha a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.	62
Figura 13. Ubicación geográfica del sitio de estudio. Fuente: Secretaría de Ecología 2008.....	85
Figura 14. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia de Gower) para las 113 especies en 16 parcelas de 0.25 ha, a partir de rasgos reproductivos, fenológicos, altura máxima y densidad de madera a través de una cronosecuencia producto de la RTQ en la smsp en Calakmul, Campeche.....	99
Figura 15. Gráfico producto del análisis de correspondencia entre los rasgos; fenología foliar (cad=caducifolio, per=perennifolio), agente dispersor (Anem=anemocoria, Autoc=autocoria, Zooc= zoocoria) (1=presencia del rasgo y 0=ausencia del rasgo) y la asociación a TFPs.	101

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

AB: área basal

Amax: altura máxima

CICY: Centro de Investigación Científica de Yucatán

CONABIO: Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad

Dap: diámetro a la altura del pecho

DM: densidad de madera

Ecosur: El Colegio de la Frontera Sur

FAD: índice de diversidad de atributos funcionales

FD: índice de diversidad funcional

FDc: índice de diversidad funcional basado en la comunidad

FDis: Dispersión funcional

FDiv: Divergencia funcional

FEve: equidad funcional

FRic: riqueza funcional

PBPY: Provincia Biótica Península de Yucatán

Ppm: parcela permanente de muestreo

PY: Península de Yucatán

RBC: Reserva de la Biosfera Calakmul

RTQ: roza, tumba y quema

Smsp: selva mediana subperennifolia

TFPs: Tipos funcionales de plantas

wFD. índice de diversidad funcional ponderado

1 INTRODUCCIÓN

Hoy en día los bosques tropicales son reconocidos como los más diversos del mundo en términos de su riqueza y abundancia relativa, entre otras características de la biodiversidad (Condit et ál. 2002) y cada vez, es más reconocido su papel en la provisión de servicios ecosistémicos elementales para el bienestar humano (De Groot et ál. 2002). No obstante, en la actualidad los bosques tropicales enfrentan un acelerado proceso de degradación a causa de las actividades humanas, con la consecuente extinción local de especies (Ochoa-Gaona et ál. 2007). Esta situación, asociada con los cambios ambientales a escala global dificulta aún más la predicción de las respuestas de las diferentes especies a los diferentes regímenes de perturbación (Tilman 2000).

En la actualidad, el paisaje tropical, es dominado por bosques secundarios resultado de los diferentes disturbios o perturbaciones causadas por actividades humanas o por fenómenos naturales (Murrieta et ál. 2007). Actualmente, los bosques secundarios son determinantes para la conectividad y funcionalidad en muchos paisajes para el mantenimiento de procesos ecológicos como la dispersión y polinización (Finegan 1992).

En el caso de México, uno de los países con mayor diversidad en el mundo, presenta una de las mayores tasas de deforestación (400 a 615, 000 ha al año) y degradación ambiental (Ramamoorthy 1993). Un ejemplo es la Península de Yucatán (PY), parte del *hotspot* de biodiversidad de Mesoamérica (Myers et ál. 2000), que presenta una flora nativa muy característica con alto endemismo (Carnevali et ál. 2003) pero a la vez, altas tasas de deforestación (Turner et ál. 2003).

En las zonas rurales de la PY las principales causas de pérdida de cobertura vegetal están asociadas al establecimiento de pastizales para ganadería, monocultivos, políticas de desarrollo mal establecidas y el crecimiento urbano (Turner et ál. 2001, Reyes et ál. 2003, García et ál. 2005). El sistema tradicional de agricultura migratoria, conocida localmente como milpa o *kol* en lengua maya, basado en la RTQ (roza, tumba y quema), forma parte de la estrategia de manejo de los recursos naturales de muchas comunidades indígenas y campesinas de la PY (Pool y Hernández 1995). Sin embargo, el crecimiento demográfico y otras presiones externas como son las políticas gubernamentales y las dinámicas de mercado han ocasionado

que los periodos de barbecho se acorten (García et ál. 2005, Ochoa-Gaona et ál. 2007) con serias repercusiones para las mismas comunidades (Dalle y De Blois 2006).

El hecho que la diversidad biológica se esté perdiendo a un ritmo sin precedentes (Chapin et ál. 2000) y que las evidencias señalan que los procesos ecológicos son consecuencia de las diferentes especies que habitan los ecosistemas (Hooper et ál. 2005), por lo que la pérdida de algún componente tiene efectos en su funcionamiento, ha impulsado la investigación científica hacia la comprensión de la relación diversidad-funcionamiento (Petchey y Gaston 2002).

Al principio el funcionamiento ecosistémico era relacionado de manera directa con la riqueza y diversidad de especies, es decir, se asumía que a mayor diversidad específica mayor estabilidad ecosistémica (Martín-López et ál. 2007). Actualmente, la diversidad funcional, definida como el valor y variedad de los rasgos funcionales de las especies presentes en determinado ecosistema, representa el enfoque a través del cual se intenta establecer las relaciones causales entre las características de las especies y los procesos y servicios ecosistémicos (Díaz y Cabido 2001, Hooper et ál. 2005, Petchey y Gaston 2006).

Es importante señalar que el enfoque de diversidad funcional no pretende sustituir las formas clásicas de estudiar y sistematizar la biodiversidad tropical o las formas de entender la evolución de las características interespecíficas; más bien, pretende ser un enfoque complementario que ayude a entender cómo varía la composición de rasgos funcionales entre los grupos y su influencia y respuesta en los procesos ecosistémicos (Díaz et ál. 2002).

En la región sur-sureste de México existe una gran cantidad de información relacionada con la estructura y diversidad florística de las comunidades vegetales y de los impactos de las diferentes actividades humanas en dicha estructura y diversidad (Read y Lawrece 2003, Urquiza-Hass et ál. 2007). Sin embargo, trabajos que pretendan explicar el impacto antropogénico en las comunidades vegetales desde la perspectiva funcional no existen.

El presente estudio se desarrolló en la zona de uso agrícola del ejido Nuevo Conhuás, ubicado en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, al interior de la reserva estatal sujeta a protección ecológica Balan-Kú en el municipio de Calakmul, Estado de

Campeche, México (INE 2000). Se establecieron parcelas de 1 ha con un área efectiva de muestreo de 0.25 ha, con la intención de consolidarlas como parcelas permanentes de muestreo. Mediante estas parcelas de muestreo se investigó, a través de una cronosecuencia, el proceso de sucesión en la selva mediana subperennifolia, la vegetación más representativa de la región, en términos de su estructura, composición, riqueza y diversidad taxonómica. Se clasificaron las especies en tipos funcionales de plantas (TFPs) y posteriormente, se determinó la composición de los TFPs de acuerdo a su abundancia y área basal; por último, se midió la diversidad funcional a través de diferentes índices: índice de atributos funcionales (FAD1 y FAD2), índice de diversidad funcional basado en cada parcela muestral (FD), índice de diversidad funcional basado en la comunidad (FDc), índice de diversidad funcional ponderada (wFD), riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve), divergencia funcional (FDiv) y la dispersión funcional (FDis), además se determinó la media ponderada de la comunidad (CWM) para las variables altura máxima y densidad de la madera.

Los supuestos del estudio son que los atributos florísticos entre sitios estudiados, sujetos a perturbación por la agricultura de RTQ varían en función de la edad de abandono y que la diversidad funcional aumenta en función del tiempo, siendo mayor en sitios sin perturbación reciente aparente.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento del proceso de sucesión de la vegetación secundaria en una selva mediana subperennifolia, en tierras sujetas a perturbación por la agricultura de roza, tumba y quema (RTQ) en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, en términos de su estructura, composición, riqueza y diversidad taxonómica y funcional.

1.1.2 Objetivos específicos

Determinar el avance del proceso de restauración de la selva mediana subperennifolia en una cronosecuencia, producto de la agricultura de RTQ en términos de su estructura, composición, riqueza y diversidad taxonómica.

Identificar tipos funcionales de plantas (TFPs) presentes en la selva mediana subperennifolia a través de una cronosecuencia producto de la agricultura tradicional de RTQ con base a rasgos asociados a dicha perturbación.

Determinar y comparar la composición de los tipos funcionales de plantas identificados en términos de su abundancia y área basal, en relación al tiempo de abandono como respuesta a la perturbación producto de la agricultura de RTQ.

Determinar y comparar la diversidad funcional según los diferentes estadios sucesionales, con base en los rasgos funcionales señalados.

1.2 Hipótesis del estudio

Existen diferencias en estructura, composición, riqueza y diversidad taxonómica entre las parcelas estudiadas, sujetas a perturbación por la agricultura de RTQ, en función de la edad de abandono.

La diversidad funcional en la selva mediana subperennifolia sujeta a perturbación por el sistema tradicional de RTQ se incrementa conforme aumenta el tiempo de abandono.

La diversidad funcional es mayor en la selva mediana subperennifolia sin evidencias de perturbaciones recientes que en la selva mediana subperennifolia secundaria producto de la perturbación por agricultura de RTQ.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Biodiversidad de los bosques tropicales

El término biodiversidad comprende un amplio espectro de escalas, desde la variación genética hasta la distribución de ecosistemas en el planeta (Halffter y Ezcurra 1992), llegando a abarcar, conceptualmente, cuestiones sociales, políticas y económicas (Núñez et ál. 2003) que dificultan la comprensión y por tanto el abordaje del mismo.

De acuerdo con Halffter y Ezcurra (1992), la biodiversidad es resultado del proceso evolutivo que se manifiesta en los diferentes modos de ser de la vida y los fenómenos de mutación, selección natural, deriva génica, al igual que la migración e inmigración determinan las características y diversidad que existe en un lugar y momento dados.

Para Estrada y Coates-Estrada (2003), no existe una definición de biodiversidad que sea simple, comprensiva y totalmente operacional y sería más útil caracterizar la biodiversidad como compuesta por tres atributos interrelacionados: composición, estructura y función, que determinan y constituyen la biodiversidad de un área.

Independientemente de la discusión conceptual y tomando en cuenta aspectos como la riqueza y composición de especies, así como las abundancias relativas de las especies, entre otras características de la biodiversidad (Hopper et ál. 2005), los bosques neotropicales han sido identificados como los más diversos del mundo (Phillips et ál. 1994, Berry 2002, Condit et ál. 2002). Por ejemplo, Gentry (1988) registró 283 especies de árboles en Yanamono, Perú; en tanto, Valencia et ál. (1994) reportaron 307 especies en una parcela cercana a Cuyabeno, Ecuador.

Sin embargo, la biodiversidad en el neotrópico no está basada únicamente en la riqueza arbórea; de hecho excluyendo los árboles la riqueza florística sigue siendo muy alta debido a la presencia de epífitas y trepadoras (Hartshorn 2002). El interés actual se ha centrado en la identificación de los factores que influyen en las características, distribución y mantenimiento de dicha riqueza (Gaston 2000).

Varios esfuerzos a gran escala han combinado la información existente para evidenciar la alta biodiversidad y priorizar los esfuerzos de manejo y conservación en el neotrópico. Así,

encontramos la clasificación por ecoregiones, basada en la variación macroclimática y la historia biogeográfica de grandes extensiones de comunidades naturales que comparten ciertos rasgos (Olson y Dinerstein 2002).

Otra iniciativa es la delimitación de lo que Myers et ál. (2000) denominaron *hotspots* o puntos calientes de biodiversidad. Estos autores identificaron 25 áreas con base en los criterios de alta concentración de endemismo y una acelerada tasa de disminución de hábitat; constituyéndose las plantas como el grupo focal y los mamíferos, aves, reptiles y anfibios como soporte.

2.1.1 La biodiversidad de México

México es identificado como una de las zonas con mayor diversidad mundial (Ramamoorthy 1993), debido en parte a su posición geográfica en la que confluyen las zonas Neártica y Neotropical, por los dos océanos que bañan sus costas, el Pacífico y el Atlántico y como resultado de su variada historia biogeográfica y su accidentada topografía (Williams-Linera et ál. 1992, Estrada y Coates-Estrada 2003, Morrone 2005).

Esta situación determina variadas condiciones ambientales y un elevado endemismo que hacen que México ocupe el tercer lugar entre los países megadiversos (Ramamoorthy 1993). Las plantas son uno de los grupos que evidencian claramente esta riqueza (Dirzo 1995), con una diversidad estimada de 22, 000 especies de fanerógamas distribuidas en 2, 410 géneros y 220 familias (Rzedowski 1991). Dentro del territorio mexicano se presentan todos los grandes tipos de vegetación que se conocen en nuestro planeta (Rzedowski 1991) y en un área de aproximadamente 2 millones de km² se alberga alrededor del 10% de las especies conocidas de plantas vasculares a nivel mundial (Dirzo 1995).

2.1.2 La Península de Yucatán y la selva mediana subperennifolia

La Península de Yucatán (PY), ubicada en la región sureste de México, con una superficie cercana a 140 mil km² no es una de las áreas más diversas de México; sin embargo, presenta una flora nativa característica por sus condiciones edáficas, climáticas y por su posición geográfica (Estrada-Loera 1991, Carnevali et ál. 2003).

Según los primeros estudios acerca de la flora de la PY, se determinó que la riqueza de especies estaba constituida por 1, 936 especies (Sosa et ál. 1985). Estudios más recientes sugieren que la flora de la porción mexicana de la Provincia Biótica Península de Yucatán (PBPY) incluirá entre 2, 000 y 2, 400 especies (Carnevali et ál. 2003).

En términos generales la vegetación de la PY es tropical, sin elementos de bosque boreal (Miranda y Hernández 1963), siendo notable la ausencia de familias como Fagaceae y Betulaceae y la familia Pinaceae se encuentra representada por una sola especie de pino tropical (*Pinus caribaea* Morelet) (Flores y Espejel 1994).

En la PY se encuentran, básicamente, cinco tipos de selvas y varios tipos de asociaciones edáficas (Carnevali et ál. 2003). Predominando en el estado de Yucatán las selvas bajas caducifolias integradas por comunidades y asociaciones vegetales propias de rejolladas, cenotes, aguadas y cavernas, selva mediana subcaducifolia, selva mediana subperennifolia y alta perennifolia, selva baja inundable, sabanas, petenes y manglares; en Campeche y en Quintana Roo dominan la selva mediana subperennifolia y manglares (Flores y Espejel 1994).

De los tipos de vegetación de la PY, la selva mediana subperennifolia (smsp) es la que ocupa mayor extensión. Estructuralmente, es muy similar a la selva alta subperennifolia pero con una altura menor. Se desarrolla en lugares con precipitación de aproximadamente 1 300 mm anuales y una época muy definida sin lluvias de fines de noviembre a principios de mayo. Durante la época seca la precipitación alcanza apenas 191 mm al año (Flores y Espejel 1994).

La altura media que alcanza el dosel de la smsp oscila entre los 15–25 m (Martínez y Galindo-Leal 2002) o hasta 30 m según Miranda y Hernández (1963), desarrollándose en un suelo calizo, somero, con roca aflorante y con poca materia orgánica (García et ál. 2002). Según Flores y Espejel (1994) en este tipo de vegetación se distinguen tres estratos arbóreos, de 4 a 12 m, de 12 a 22 m y de 22 a 35 m; formando parte de los estratos bajo y medio las palmas.

Durante la época seca, entre el 25 y el 50% de los árboles como *Alseis yucatanensis*, *Coccoloba spicata*, *Swartzia cubensis* y *Vitex gaumeri* pierden sus hojas (García et ál. 2001), mientras, que los árboles dominantes como *Brosimum alicastrum* y *Manilkara zapota* las conservan (Flores y Espejel 1994, Miranda y Hernández 1963).

Otras especies caducifolias arbóreas abundantes en esta comunidad son, *Bursera simaruba*, *Coccoloba cozumelensis*, *Laetia thamnia*, *Lonchocarpus rugosus*, *Lysiloma latisiliquum* y *Piscidia piscipula* (Palacios et ál. 1991).

En el área de estudio del presente trabajo la smsp es la que predomina, cubriendo poco más del 65% de la superficie de la RBC. Por otro lado, agrupando la smsp con las selvas más altas de Calakmul, Martínez y Galindo-Leal (2002), identificaron cinco asociaciones vegetales de acuerdo con las especies dominantes: asociación de chicle (*Manilkara zapota*), asociación de ramón (*Brosimum alicastrum*), asociación de pukte' (*Bucida buceras*), asociación de bayo (*Aspidosperma cruentus* y *A. megalocarpon*) y asociación de machiche (*Lonchocarpus castilloi*). Las dos primeras asociaciones las reportan como extensas en la región, la tercera y cuarta como restringidas y como rara la asociación de machiche (*L. castilloi*).

2.1.3 La Reserva de la Biosfera Calakmul: el contexto local

Calakmul forma parte de la Región Neotropical que comprende los trópicos americanos en el sur de México, América Central, las Antillas, el sur de la Península de Florida y la mayor parte de América del Sur; es parte de la Subregión Caribeña y del dominio Antillano comprendido por las Antillas y la PY. Dentro del dominio Antillano, Calakmul, forma parte de la Provincia Biótica Península de Yucatán (Morrone 2005).

Calakmul es considerado de alta prioridad para la conservación porque más del 90% de su extensión, corresponde a vegetación no perturbada (García et ál. 2001). Su importancia aumenta al considerar que esta gran extensión de vegetación se prolonga en áreas contiguas a Chiapas y Quintana Roo en México, el Petén guatemalteco y el oeste de Belice conformando una de las mayores extensiones forestales de Mesoamérica (Boege 1995).

En cuanto a la fauna, Calakmul se identifica con la región zoogeográfica neotropical y en particular con la PBPY (Arriaga et ál. 2000). En esta región existen poblaciones viables de casi todos los grandes mamíferos (Ceballos et ál. 2002). Un número considerable de la flora y fauna calakmuleña se encuentran enlistados como amenazadas, raras, en peligro de extinción o sujetos a protección especial según la NOM-ECOL-059/1994 (INE 2000).

Por su importancia, Calakmul es considerado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) como Región Terrestre Prioritaria (RTP 151: Silvituc-Calakmul); Región Hidrológica Prioritaria (RHP 96 Calakmul) (Arriaga et ál. 2002) y Área de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAS SE-26) (Berlanga et ál. 1999). Además de ser parte, junto con el resto de las selvas mayas, del *hotspot* mesoamericano de biodiversidad (Myers et ál. 2000).

2.2 La importancia de los bosques secundarios y su estudio

Aunque existen variadas definiciones para los bosques secundarios, el consenso es que éstos se originan de disturbios o perturbaciones causadas por acciones antrópicas o por fenómenos naturales como huracanes y tormentas, deslizamientos, inundaciones, entre otros (Smith et ál. 1997, Muller 2002).

Finegan (1992) define los bosques tropicales secundarios como la vegetación leñosa que se desarrolla en tierras que son abandonadas o que se dejan en descanso después de que su vegetación original es destruida por la acción humana. Otras definiciones como la de Guariguata y Ostertag (2001) solo enfatizan la recuperación después de la eliminación total del bosque por cualquier actividad humana. Esta recuperación del bosque está dada por la sucesión secundaria como un proceso contingente que depende de las condiciones al inicio de dicha sucesión (Finegan 1997). De cualquier modo, lo cierto, es que la extensión de los bosques secundarios se ha incrementado, significativamente, llegando a ser el principal tipo de bosque en varias regiones tropicales (Wright 2005).

De esta manera, los bosques secundarios cobran cada vez mayor importancia como proveedores de productos y servicios ecosistémicos (Ferreira et ál. 2002) tales como; el almacenamiento de carbono (Vaccaro et ál 2003), protección de nacientes de agua, mantenimiento de la biodiversidad, protección contra la erosión, mantenimiento de la fertilidad natural (Herrera y Campos 1997) y productos maderables (por ej. especies heliófitas de vida larga) (Finegan 1992, Hutchinson 1993) y no maderables como plantas medicinales, materia prima para artesanías, construcción e incluso plantas ceremoniales (Cruz 2000).

Varios estudios en bosques secundarios han documentado la presencia de especies con alto potencial productivo por su abundancia y rápido crecimiento tales como; *Cordia*

alliodora, *Vochysia ferruginea*, *Cedrela odorata* y *Vochysia guatemalensis* en Costa Rica (Finegan 1992). En bosques secundarios derivados de smsp intervenida por el sistema de RTQ en la PY, el tzalam (*Lysiloma latisiliquum*) es una especie muy abundante y de importancia económica (López-Torres y Tamarit-Urias 2005), al igual que jabín (*Piscidia piscipula*), ramón (*Brosimum alicastrum*), chechem (*Metopium brownei*), granadillo (*Platymiscium yucatanum*), chacah (*Bursera simaruba*), guayacán (*Guaicum sanctum*), entre otras especies (García et ál. 2005, Rebollar et ál. 2002).

Toledo et ál. (2005) reportan un alto porcentaje de especies útiles para las comunidades indígenas de Santa Cruz, Bolivia, enfatizando su abundancia en barbechos jóvenes. Autores como Méndez-Cabrera y Montiel (2007) y Toledo et ál. (2008), entre otros, han documentado el aprovechamiento y manejo de los bosques secundarios por las comunidades.

Actualmente, los bosques secundarios son parte integral de muchos paisajes (Murrieta et ál. 2007), lo cual es indicativo de que su formación y dinámica no solo están determinadas por los factores a escala del sitio sino también por fuerzas interrelacionadas a mayor escala, incluyendo factores sociales, ya que suelen estar en áreas accesibles, cerca de asentamientos humanos. Por lo tanto, los bosques secundarios son cada vez más determinantes en la conectividad y funcionalidad del paisaje para el mantenimiento de procesos ecológicos (Muller 2002, Murrieta et ál. 2007).

Considerando que los bosques secundarios constituyen hábitat en islas, rodeados de bosque primario o de terrenos no forestales, su estudio y conservación es vital para mantener la conectividad funcional tanto de las comunidades vegetales como de las mismas especies dispersoras y polinizadoras (Finegan 1992).

2.2.1 Modelos sucesionales

Evidentemente, el proceso sucesional es diferente y de complejidad variable según las características del ecosistema en regeneración, razón por la que es muy difícil tener un modelo general de regeneración para todos los ecosistemas (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1985).

A pesar de la dificultad de predecir los patrones de sucesión secundaria existen modelos que pretenden describir los procesos que ocurren durante la misma, aunque los datos empíricos son muy limitados (Guariguata y Ostertag 2001).

En una secuencia básica se siguen las siguientes etapas:

Primera etapa. Durante la primera etapa la sucesión es dominada por especies herbáceas de ciclos de vida cortos, plántulas de especies arbustivas o arbóreas pioneras (Finegan 1992); esta etapa puede durar unos cuantos meses hasta años (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanez 1985). El proceso sucesional se puede detener si el área es nuevamente perturbada, por ejemplo, si se dedica al pastoreo (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanez 1985).

Segunda etapa. Etapa dominada por especies secundarias arbustivas o pioneras de vida corta que con su sombra eliminan a las herbáceas. Esta etapa puede durar desde pocos meses hasta 20 años (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanez 1985, Guariguata y Ostertag 2001). El sistema ofrece condiciones microclimáticas como un incremento en la productividad primaria neta y altas tasas de recambio de nutrientes suelo-vegetación (Guariguata y Ostertag 2001) que permite el establecimiento de especies pioneras como *Guazuma ulmifolia* y *Cochlospermum vitifolium* y algunas especies heliófitas de vida larga como *Cordia alliodora* (Spittler 2000).

Tercera etapa. La tercera etapa puede ser un bosque maduro en el cual, el dosel solo presenta claros pequeños, mayor acumulación de biomasa aérea, disminución de la productividad primaria neta y de la tasa de caída de hojarasca, entre otros acontecimientos, tal como señalan Guariguata y Ostertag (2001) y puede durar hasta 100 años (Finegan 1992).

Según la zona, la metodología utilizada y otros intereses de investigación, se pueden delimitar más etapas sucesionales: Gómez-Pompa y Vásquez-Yanez (1985) identificaron 5 etapas para las selvas lluviosas altas de Veracruz, México; Spittler (2000), también identificó 5 fases sucesionales para los bosques secos secundarios de la región Chorotega en Costa Rica.

Tanto la composición florística inicial (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1985), como la extensión, frecuencia e intensidad de la perturbación previa influyen en la capacidad de regeneración de las selvas (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Otro aspecto importante es el banco de semillas así como las semillas recién dispersadas después del abandono; según

Guariguata y Ostertag (2001) el banco de semillas es el aspecto más significativo para el surgimiento de la vegetación secundaria.

2.2.2 Milpas y sucesión secundaria

La milpa es el sistema de cultivo más difundido en Mesoamérica y es aquel donde se alternan un ciclo agrícola (policultivo de maíz, frijol, calabaza, etc.) de 1-3 años y un ciclo de descanso o barbecho de 10-15 años en el que se desarrolla el *acahual* o *hubché* (vegetación secundaria) (García et ál. 2005, Guevara et ál. 2005, Porter et ál. 2006).

El modelo maya de aprovechamiento del bosque manejaba -y aun maneja- las especies de la milpa, el *hubché* (diferentes fases sucesionales de la selva) y el bosque maduro, además de la fauna asociada (Rico-Gray 1992, Navarro et ál. 2000, Méndez-Cabrera y Montiel 2007, Toledo et ál. 2008). Tan solo en los *hubché* de una comunidad indígena de Quintana Roo, Navarro et ál. (2000) identifican más de 100 especies de flora y fauna aprovechables. En una parcela de 60 ha de smp sucesional, Chan-Dzul (2005) reporta 167 especies (86%), de un total de 195, con algún uso de las cuales 70 eran árboles y 14 arbustos.

En la zona maya del sur de Quintana Roo, la gente clasifica la vegetación originada por el sistema de RTQ de acuerdo con las características de cada etapa: los tres primeros años de abandono, cuando solo se encuentran residuos de la cosecha y rebrotes, los bosques son denominados como *cañada* o *sak'ab*; de acuerdo a sus características diamétricas las siguientes etapas del monte se conocen de manera genérica como *hubché* y por último están los “montes altos” o *kanal k'aax*, distinguidos por ser de edades más avanzadas y por una altura y estructura similar a los bosques poco perturbados (Cruz 2000, Navarro et ál. 2000).

En la región de Calakmul, la agricultura migratoria basada en la RTQ sigue siendo una de las actividades productivas más importantes (Turner et ál. 2001, Vance 2004). Contreras (2003) reporta para tres comunidades un 96% de productores que tienen como actividad primaria la milpa, en tanto, Reyes et ál. (2003) encontraron un 100% de ejidatarios que siembran maíz en milpa. Incluso, al interior de la RBC, García et ál. (2001) reportan más de 2, 000 ha (0.33 %) ocupadas por este sistema de producción.

Aunque se ha mencionado que el sistema de RTQ es causa de la destrucción de la selva se sabe que la milpa es, básicamente, un sistema agroforestal (Macario et ál. 1995). Al abandonarse los terrenos se produce una sucesión basada en el rebrote de tocones o árboles dejados intencionalmente (Guevara et ál. 2005) y la llegada de semillas de la vegetación circundante (Quintana-Ascencio et ál. 1996). Lo anterior permite a la selva recuperarse, ocasionando cambios en la fertilidad que permiten volver a cultivar el área (Pool y Hernández 1995). En general, se observa que la riqueza florística es menor en aquellos casos donde el incendio ha sido el factor de perturbación, mientras que el sistema de RTQ permite que aun en el estado inicial de cinco años la riqueza específica sea importante (Sánchez et ál. 2007).

Sin embargo, la milpa como sistema agrícola no es lo suficientemente adaptable al crecimiento demográfico y a las presiones externas como las dinámicas de mercado (Díaz et ál. 2001) y programas gubernamentales mal planificados, situación que es muy evidente en Calakmul (Klepeis y Vance 2003, Reyes et ál. 2003, Klepeis y Chowdhury 2004, García et ál. 2005, Bray y Klepeis 2005); por lo que cada vez es menos rentable “hacer milpa” tanto en términos económicos como ambientales (García et ál. 2005).

Considerando que la perturbación provocada por la milpa es muy alta los cada vez más comunes periodos de barbecho cortos (García et ál. 2005) provocan que el banco de semillas esté dominado por especies arvenses de las cuales algunas son exóticas (Quintana-Ascencio 1996), agresivas y difíciles de erradicar como el helecho *Pteridium aquilinum* en Calakmul (Schneider 2006).

Esta tendencia de incremento de la intensidad y frecuencia de uso, genera una matriz homogénea y de mayor contraste con las áreas forestales circundantes, que impide la dispersión, el establecimiento y el mantenimiento de la porción de flora nativa (Ochoa-Gaona et ál. 2007). Lo anterior no solo como resultado de un desbalance del banco de semillas (Quintana-Ascencio 1996) sino por desbalances biogeoquímicos; por ejemplo, Lawrence et ál. (2007) encontraron en milpas de tres ciclos de cultivo una disminución de 44% en la disponibilidad de Potasio, que eventualmente repercutiría en los procesos de sucesión del bosque y en la diversidad funcional del ecosistema. Esta situación compromete la sobrevivencia a largo plazo de las comunidades humanas que dependen no solo de la milpa sino de sus diferentes estadios sucesionales (Dalle y De Blois 2006).

2.3 Composición y estructura florística en bosques secundarios

2.3.1 Riqueza y diversidad

En términos generales, el número de especies dentro de una comunidad representa la riqueza de la misma y cuando se evalúa la abundancia de cada una de las especies se determina la diversidad de la comunidad en cuestión (Berry 2002). Respecto a la medición de la diversidad, un modelo conceptual bastante utilizado consiste en desglosar la diversidad en tres componentes: diversidad *alfa* (local), diversidad *beta* (tasa de acumulación de especies en diferentes áreas en una misma región) y diversidad *gama* (diversidad global de una región) (Bourgeron 1983, Halffter y Moreno 2005).

Respecto a los bosques secundarios, diferentes estudios han documentado la tendencia a incrementar la riqueza y diversidad de especies en función del tiempo (Centeno 1989, Finegan 1992, Cruz 2000, Guariguata y Ostertag 2001, Toledo et ál. 2005). Las primeras etapas sucesionales están caracterizadas por un gran número de individuos (densidad) en relación con las especies, o sea por una baja diversidad (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1985). Spittler (2000) reporta los valores más altos entre los 30-35 años, señalando que esto se debe a que en estas fases aún se encuentran especies pioneras típicas, entremezcladas con heliófitas durables y esciófitas parciales y totales.

Para una selva mediana subperennifolia en Escárcega, Campeche, Centeno (1989) reporta que el índice de diversidad de Shannon-Weaver pasa de 2.3 en un bosque sucesional de 11 años a 4.4 en uno de más de 40 años de abandono, lo que denota un aumento de diversidad en función del tiempo.

En un estudio llevado a cabo en Calakmul, Schmook (2005) tomó en cuenta tres diferentes rangos de edad (1-5, 6-10 y 11-15 años) y consideró las especies con $DAP \geq 5$ cm. Esta autora obtuvo los índices de diversidad más altos, utilizando el índice de diversidad de Shannon-Weaver, en la clase de edad de 10-15 años; 2.62 en un *acahual* de 10 años y 2.53 en uno de 15 años. El primero con una sola intervención agrícola en tanto el segundo tuvo dos intervenciones agrícolas; ambas a partir de selva mediana subperennifolia.

2.3.2 Estructura y composición

Durante mucho tiempo el estudio de la estratificación vertical fue muy relevante por la alta diversidad de especies de diferentes tamaños y el gran número de individuos en el dosel medio, superior y emergente (Bourgeron 1983). De acuerdo a sus objetivos, autores como Meave et ál. (1992) definieron la estructura vertical como la distribución de los individuos que conforman la comunidad en relación a sus alturas, cuya descripción implica el reconocimiento de estratos en los que se agrupan árboles de tamaños similares.

No obstante, la objeción principal al concepto de estratificación vertical es que esta no puede ser constante y que una tipología estructural no reconoce la dinámica del dosel (por ej. después de perturbaciones), además, depende de la metodología utilizada y de la experiencia del investigador entre otros aspectos (Bourgeron 1983, Popma et ál. 1988).

La descripción de la estructura vertical de una comunidad es mejor explicada como un complejo gradiente que involucra una gran cantidad de aspectos (Popma 1988). Actualmente, las alturas de las especies de un sitio se utilizan más como indicadores de la dinámica de los bosques; por ejemplo, analizando la ganancia de altura o de biomasa relacionada con esas alturas (Toledo et ál. 2005). Finegan et ál. (1999), clasificaron 106 especies de árboles adultos de un bosque tropical muy húmedo, de acuerdo a su rango de altura, para formar grupos funcionales en combinación con la variable de incremento diamétrico.

Por otro lado, la estructura horizontal entendida como la distribución espacial de las diferentes poblaciones e individuos está relacionada con los factores del medio ambiente. A gran escala puede estar influenciado por la altitud o por la latitud; en tanto, a pequeña escala la topografía local y la disponibilidad del agua parecen ser los principales agentes (Clark 2000). Aunque algunas áreas son obviamente diferenciables, por ejemplo, los bajos inundables inmersos en la selva mediana subperennifolia de la Península de Yucatán (Martínez y Galindo-Leal 2002), no siempre es fácil correlacionar los rasgos de la distribución horizontal (frecuencia, dap, abundancia, cobertura) con los factores ambientales, no obstante su importancia para comprender los mecanismos de fenómenos como la sucesión secundaria para la conservación y manejo a largo plazo en los bosques trópicos (Bourgeron 1983).

La determinación de la composición florística de los bosques (familias, géneros, especies) ayuda a caracterizar las comunidades y generar información acerca de la dinámica de los bosques naturales y su respuesta a diferentes regímenes de perturbación (Delgado et ál. 1997). La mayoría de estudios de composición florística se han basado en especies arbóreas por su representatividad en términos de dominancia (biomasa, abundancia, cobertura) determinando, por lo tanto, la estructura y funcionamiento del bosque. Sin embargo, no hay que olvidar los sesgos generados por el tamaño mínimo de dap considerado, el área muestreada y la confiabilidad de la determinación florística del sitio (Berry 2002).

Respecto a los bosques secundarios, los estudios han demostrado que la composición florística varía con las diferentes edades de abandono (Ferreira et ál. 2002) y con la frecuencia e intensidad de la historia de perturbación (Delgado et ál. 1997, Cruz 2000, Spittler 2000). De acuerdo con Finegan (1992) es en la segunda etapa del proceso sucesional en la que se presentan los bosques más ricos y diversos.

2.4 Diversidad funcional

Desde hace décadas, varios ecólogos han sostenido que una mayor diversidad de especies conlleva a una mayor estabilidad de los ecosistemas al aumentar la eficiencia en el consumo de los recursos y la probabilidad de que el ecosistema haga frente a perturbaciones extremas o raras (Vilà 1998). No obstante, esta relación entre diversidad de especies y el funcionamiento ecosistémico ha sido muy controversial (Díaz y Cabido 2001).

Diferentes hipótesis han sido formuladas sobre el efecto de la riqueza específica en el funcionamiento ecosistémico. La hipótesis de la diversidad y estabilidad asume que una comunidad rica en especies posee mayor resistencia a perturbaciones, por otro lado, la hipótesis del “remache” propone que todas las especies contribuyen, de alguna manera, en los procesos del ecosistema y que la pérdida de alguna especie limita su funcionamiento (Vilà 1998). En el otro extremo la hipótesis de la redundancia funcional menciona que existe un mínimo de especies para que el ecosistema funcione ya que existen especies “redundantes” en la composición biológica de los ecosistemas (Walker 1992).

Actualmente, se sabe que los procesos ecológicos son consecuencia de los organismos que habitan determinado ecosistema; sin embargo, el efecto de dichos organismos en los

procesos es difícilmente asignable y, más aún, medible en cada especie. Esto ha ocasionado que, comúnmente, el funcionamiento ecosistémico sea relacionado de manera directa con la riqueza de especies como una forma de abordar dicha complejidad (Martín-López et ál. 2007).

Ante la evidencia de que esta aproximación es incorrecta debido a que no refleja el efecto o respuesta de las especies en los procesos ecosistémicos, actualmente, los esfuerzos se han enfocado en el establecimiento de relaciones causales entre las características de las especies y los procesos y servicios ecosistémicos a través del enfoque funcional (Díaz y Cabido 2001, Hopper et ál. 2005).

En este sentido, tres factores han motivado el interés por entender esta relación, a partir de la diversidad funcional: primero, el hecho de que la diversidad biológica se está perdiendo a un ritmo sin precedentes a nivel mundial (Chapin et ál. 2000, Díaz y Cabido 2001) debido a los cambios de uso del suelo y a la deforestación de los bosques, principalmente (Wright 2005), el segundo, que cada vez hay más evidencias de que la pérdida o disminución de algún componente de la biodiversidad puede tener diferentes efectos en el funcionamiento ecosistémico (Tilman 2000, Petchey y Gaston 2002a, Wright 2005); y por último, que muchos de los efectos son impredecibles y pueden significar una amenaza para los servicios elementales que mantienen los componentes del bienestar humano (Petchey y Gaston 2002a, EEM 2003, Díaz et ál. 2006).

Al principio la diversidad funcional era definida, simplemente, como el número de grupos funcionales representados por las especies en una comunidad (Naeem y Li 1997). Posteriormente, Tilman (2001) menciona que la diversidad funcional se refiere a los componentes de la diversidad biológica que influyen en cómo funciona u opera un ecosistema.

Más recientemente, se incorpora la abundancia relativa de los caracteres como componente clave de la diversidad funcional definiéndose entonces como el valor y variedad de los rasgos funcionales de las especies presentes en un determinado ecosistema (Díaz y Cabido 2001, Petchey y Gaston 2006). El valor se refiere a la presencia y abundancia relativa de ciertos caracteres como tamaño de la hoja, contenido de nitrógeno foliar, altura del dosel, características de dispersión de semillas y fenología vegetativa y reproductiva (Cornelissen et ál 2003). La variedad hace referencia a la diferencia entre valores dentro de los mismos

rasgos, por ejemplo la gama de tamaños de hojas, los estratos de altura y las diferentes profundidades de enraizamiento (Díaz y Cabido 2001).

La importancia de medir la diversidad funcional reside en que es el componente que mejor explica los efectos de la biodiversidad en los bienes y servicios vitales para el bienestar humano, sean éstos de regulación, abastecimiento o incluso culturales (Petchey 2004, Díaz et ál. 2006).

2.4.1 Rasgos funcionales

El concepto de rasgos funcionales, como indicadores de procesos y funciones ecosistémicos, ha sido muy utilizado en estudios ecológicos tanto a nivel de comunidad como de paisaje, en los últimos años (Díaz et ál. 2001, Petchey y Gastón 2002b). Sin embargo, la expansión del uso de este término ha sido acompañada de diferentes aproximaciones conceptuales, en ocasiones, contradictorias (Violle et ál. 2007).

De acuerdo con Violle et ál. (2007), estudios como el de Petchey et ál. (2004), con la intención de demostrar el impacto de la diversidad funcional en los ecosistemas, han mezclado rasgos inherentes a los individuos con lo que estos autores denominan “parámetros demográficos” en el caso de poblaciones (reclutamiento, mortalidad, etc.) o “propiedades” (biomasa, disponibilidad de recursos en el suelo, etc.) en el caso de comunidades.

En el afán de unificar criterios, Violle et ál. (2007) definen los rasgos funcionales como una característica morfológica, fisiológica o fenológica medibles desde el nivel de una célula o a nivel de todo un individuo sin hacer referencia a ningún otro nivel de organización. Además, estos rasgos se asocian con un efecto sobre uno o más procesos ecológicos o con una respuesta a uno o más factores ambientales (Violle et ál. 2007)

Según Violle et ál. (2007), dentro de una especie los rasgos funcionales, ya sean continuos o categóricos, pueden mostrar diferentes valores a lo largo de gradientes ambientales o en el tiempo. De manera que no existe un solo valor de rasgo para una especie e incluso rasgos categóricos como la forma de vida o la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, que se consideran inherentes a las especies pueden variar en función de las condiciones del medio ambiente (Cornelissen et ál. 2003). Por lo tanto, diferentes individuos,

fenotipos, ecotipos o estadíos de una misma especie pueden ser parte de diferentes grupos funcionales (Díaz et ál. 2002, Martín-López et ál. 2007).

Por otro lado, existen diferentes iniciativas de clasificación de rasgos funcionales de plantas. Cornelissen et ál. (2003) los dividen en rasgos del individuo completo (forma de crecimiento, forma de vida, altura de la planta, etc.); foliares (área específica foliar, tamaño foliar, concentración de nitrógeno, etc.); de tallo (densidad específica de la madera, grosor de la corteza, etc.); rasgos bajo el suelo (longitud específica de la raíz, diámetro de raíces finas, estrategia de absorción de nutrientes, etc.) y regenerativos (modo de dispersión, masa de semillas, capacidad de respuesta después de una perturbación, etc.).

Hodgson et ál. (1999) dividen los rasgos funcionales en la dicotomía *soft/hard* ó fáciles/difíciles de medir. Los rasgos “difíciles” son aquellos que capturan la función de interés pero, o son difíciles, o son caros de obtener, mientras que los rasgos “fáciles” sustituyen a los anteriores y son menos caros y más fáciles de medir. Sin embargo, de acuerdo con Violle et ál. (2007) esta terminología es subjetiva ya que el alto costo de un rasgo es relativo a la disponibilidad, ingresos económicos y/o equipo del investigador, en tanto que un rasgo fácil de medir solo puede serlo en apariencia.

Por otro lado, también es posible distinguir entre rasgos efecto, que son aquellos que afectan determinado proceso o propiedad ecológica y rasgos respuesta que son aquellas características que determinan la respuesta de una especie a un factor ambiental, tales como perturbaciones y condiciones del clima (Díaz y Cabido 2001, Hooper et ál. 2005). Así, el conjunto de rasgos funcionales y sus abundancias relativas dentro de la comunidad se considera que son uno de los factores determinantes del funcionamiento ecosistémico (Chapin et ál. 2000, Díaz y Cabido 2001), más allá de la simple riqueza de especies.

2.4.2 Tipos funcionales de plantas (TFPs)

La idea de que la diversidad biológica tiene una influencia determinante en la estabilidad de los ecosistemas cobra, cada vez, mayor consenso (Vilà 1998); sin embargo, establecer en qué medida cada especie responde o influye en determinado proceso del sistema es complicado en los megadiversos bosques tropicales (Berry 2002, Martín-López et ál. 2007). De manera que para poder evaluar los efectos de la diversidad de especies en el

funcionamiento ecosistémico y para establecer comparaciones entre ecosistemas se hace necesario agruparlas en una jerarquía más amplia que la de especies, pero menos amplia que el de productores/consumidores o tolerantes/intolerantes a la sombra (Vilà 1998).

La importancia de abordar la compleja biodiversidad tropical desde el enfoque funcional radica en que éste permite entender las relaciones entre biodiversidad, factores abióticos y procesos ecosistémicos de una manera que las clasificaciones taxonómica clásica y filogenética, por sí solas, no pueden (Díaz et ál. 2002). Se ha avanzado en la consecución de este objetivo a través del enfoque de tipos funcionales de plantas (TFPs) (Walker 1992), cuya definición más aceptada, considera los TFPs como grupos de especies, frecuentemente polifiléticos, que tienen un papel semejante en el funcionamiento del ecosistema (como productividad, ciclado de nutrientes, transferencia trófica, etc.) o respuestas similares a factores ambientales (Díaz y Cabido 1997, Díaz et ál. 2002, Hooper et ál. 2005). De tal forma que la diversidad funcional (el tipo y rango de caracteres funcionales presentes en un sitio), es considerada como un componente más de la biodiversidad de un área (Vilà 1998) y no es solo el simple número de especies para la determinación de los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido 2001).

Existen dos formas básicas de identificar TFPs, los métodos *a priori* y los métodos *a posteriori*. De acuerdo con Díaz y Cabido (1997) y Díaz et ál. (2002), los métodos *a priori* se basan en un solo carácter para la definición de los TFP, tales como las distinciones entre gramíneas con vía metabólica C₃ y C₄ a través de gradientes de temperatura o humedad y su respuesta a factores de perturbación como el fuego; en tanto los métodos *a posteriori* se basan en la recolección de información sobre una serie de rasgos y la posterior identificación de TFPs a partir de la consideración simultánea de dichos rasgos, es decir, los caracteres más relevantes surgen como resultado de dicha agrupación. Algunos ejemplos de aplicación de este enfoque son los trabajos de Condit et ál. (1996), Díaz y Cabido (1997), Köhler et ál. (2000), Salgado-Negret (2007) y Fernández (2007), entre otros.

Los TFPs también pueden clasificarse en tipos funcionales respuesta y efecto. De acuerdo con Walker et ál. (1999), los TFPs respuesta son grupos de especies de plantas que responden al ambiente biótico y abiótico o a regímenes de perturbación de manera similar. Ejemplos de TFPs respuesta son las agrupaciones de especies de claros o especies de dosel,

resistentes a heladas o sequías y especies tolerantes o intolerantes al pastoreo. Por otro lado, los TFPs efecto son aquellos que tienen efectos similares sobre los procesos dominantes del ecosistema, como la productividad primaria, el ciclo de nutrientes y la transferencia trófica; un ejemplo sería TFPs de especies fijadoras de nitrógeno.

Sin embargo, hay que tener en cuenta que un TFP puede simultáneamente tener rasgos de efecto y respuesta; por ejemplo, los rasgos que confieren alta resistencia a la herbivoría como la fuerza tensil foliar (respuesta), pueden también determinar la tasa de descomposición y frenar o hacer más lento el ciclo de nutrientes (efecto) (Díaz et ál. 2002, Fernández 2007).

Es importante señalar que esta forma de abordar la biodiversidad no pretende sustituir las formas clásicas de estudiar y sistematizar la composición, estructura, riqueza y diversidad florística o las formas de entender la evolución de los rasgos dentro de las especies, sino más bien pretende ser un enfoque complementario ante los inminentes cambios a escala global y su potencial efecto en los bienes y servicios que proveen los ecosistemas.

2.4.3 Medición de la diversidad funcional

Una de las razones para medir la diversidad funcional es la importancia de determinar cómo varía la composición de rasgos funcionales entre los diferentes tipos funcionales de plantas (Petchey y Gaston 2007) y de esta manera conocer la influencia y respuesta de dichos rasgos en los procesos ecosistémicos (Díaz et ál. 2002, Petchey et ál. 2004). De acuerdo con Petchey y Gaston (2006), las formas de medir la diversidad funcional se pueden dividir en discontinuas, que sería la riqueza de tipos funcionales de plantas (FGR) en una comunidad determinada; y continuas que sería la medición de la diversidad funcional a partir de índices. Ambas formas se basan en caracteres ecológicamente significativos para las relaciones de la planta con su entorno biótico y abiótico con capacidad de reflejar la acción de diferentes presiones selectivas (Díaz et ál. 2002).

Las limitaciones de la riqueza de grupos funcionales (FGR) radica en que el nivel al cual las diferencias interespecíficas son funcionalmente significativas es arbitrario; se asume que las especies de un mismo TFP son funcionalmente idénticas (las especies dentro de un mismo grupo son totalmente redundantes). También se asume que todos los pares de especies de dos TFPs diferentes son totalmente diferentes. Es decir que al agregar una especie de un

nuevo grupo funcional a una comunidad, automáticamente, aumenta la riqueza funcional de dicha comunidad (Petchey et ál. 2004).

Respecto a los índices de diversidad, los puntos críticos son la elección de rasgos funcionales apropiados a las preguntas de interés, cómo resumir la información de esa diversidad de rasgos en una medida de diversidad funcional (análisis estadístico), y que esas medidas de diversidad funcional sean validadas a través de análisis cuantitativos y pruebas experimentales en campo (Petchey y Gaston 2006). Esto es particularmente importante en regiones de alta diversidad taxonómica como los bosques del Neotrópico (Díaz et ál. 2006).

Algunos de los índices más usados, en los primeros estudios de diversidad funcional, fueron; el índice de diversidad de atributos funcionales (FAD1 y FAD2) propuesto por Walker et ál. (1999) y el índice de diversidad funcional (FD) propuesto por Petchey y Gaston (2002b) y Petchey y Gaston (2006). Actualmente, se han sumado otros índices que miden diferentes propiedades de la diversidad funcional cumpliendo los criterios propuestos por diferentes autores y tomando en cuenta la abundancia relativa de las especies en la comunidad (Mason et ál. 2005, Riccota 2005, Villéger et ál. 2008, Laliberté y Legendre 2010).

En los siguientes párrafos se describen algunos de los índices más comunes y que fueron utilizados en el presente trabajo, de acuerdo a la clasificación en índices multi-rasgo (FAD1, FAD2, FD, FDc, wFD Q de Rao), multidimensionales (FRic, FEve, FDiv y FDis) y mono-rasgo (en este caso solo se describe la media ponderada de la comunidad, CWM).

El índice FAD1 es el número de combinaciones diferentes de rasgos que ocurren dentro de la comunidad. Este valor puede ser igual o menor que el número de especies y en el contexto de la diversidad filogenética es análogo al número de especies o riqueza de especies (Walker et ál.1999).

El índice FAD2 es la suma de las distancias estandarizadas por el rango de cada rasgo entre pares de especies (Figura 1). Como distancia ecológica se utiliza la distancia Euclidiana entre dos especies (Walker et ál. 1999) o la distancia de Gower que permite combinar datos cuantitativos y cualitativos (Casanoves et ál. 2008). Tanto FAD1 como FAD2 son afectados por la riqueza de especies y por valores extremos de rasgos y no toman en cuenta las abundancias de las especies (Walker et ál. 1999, Villéger 2008).

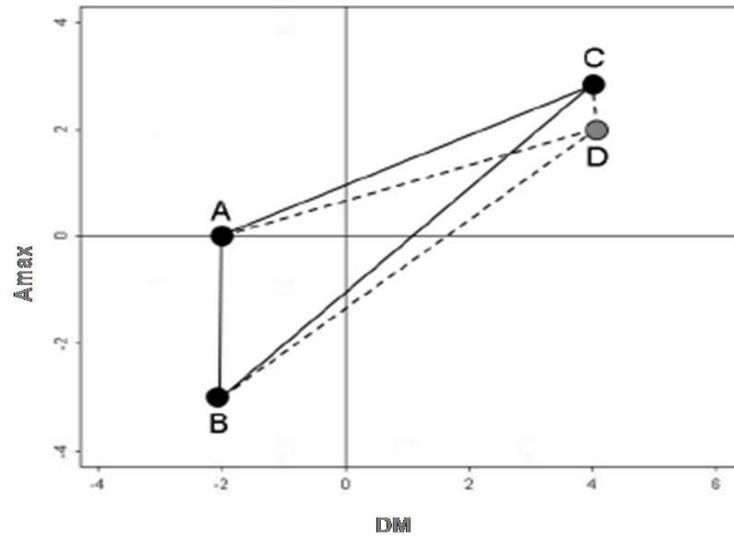


Figura 1. Representación gráfica de las distancias en las que se basa el índice de diversidad de rasgos funcionales FAD2. Las letras A, B, C y D, representan especies. Se utilizan los rasgos densidad de madera y altura máxima como ejemplos. Modificado de Villéger (2008).

Por otro lado el índice de diversidad funcional, definido como la longitud total de las ramas de un dendrograma funcional elaborado a través de un análisis de conglomerados (Figura 2), permite cuantificar la diversidad funcional y determinar cómo ésta se relaciona con el funcionamiento ecosistémico y para su cálculo Petchey y Gaston (2002b) proponen cuatro pasos:

- obtener una matriz de los valores de los rasgos de las especies en cada parcela,
- convertir la matriz de rasgos a matriz de distancias,
- usar la matriz de distancias para generar un dendrograma y
- calcular la suma de las distancias estadísticas representadas por cada rama de dendrograma por parcela.

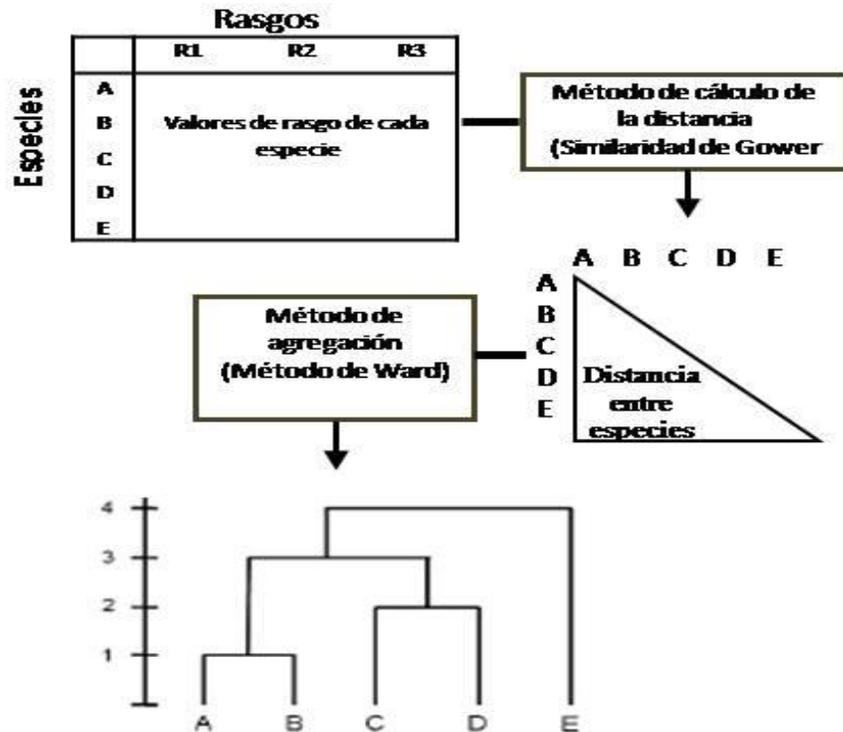


Figura 2. Diagrama del cálculo de DF, basado en dendrogramas. Se calcula una matriz de distancias a partir los valores de rasgos funcionales para todas las especies, luego se utiliza un método de aglomeración para finalmente calcular la DF a través de la longitud de ramas del eje que conecta las especies de la comunidad. Modificado de Villéger (2008).

La primera expresión de FD fue cuestionada porque aún cuando solo había una especie el índice de diversidad presentaba un valor mayor a cero (Podani y Schmera 2006). Podani y Schmera (2006) propusieron recalculer el dendrograma para cada parcela, aunque al hacerlo se pierde el supuesto deseable de conjunto monótonico; por su parte, Petchey y Gaston (2006) insistieron en calcular un dendrograma para toda la comunidad y en su nueva propuesta (FDc) corrigen la falta de monotonidad que se pierde cuando se calcula un dendrograma por cada parcela y también corrigen la ausencia de valor cero cuando sólo una especie está presente. Esto se alcanza al sumar la longitud de las ramas necesarias para conectar las especies presentes, excluyendo la longitud de rama requerida para conectarse a la raíz.

Por otro lado, el índice wFD o índice de diversidad funcional ponderado mide el rango, el valor y la abundancia de los rasgos funcionales en una comunidad. Los valores de wFD se generan a partir de una matriz de distancias entre especies en el espacio de los rasgos

ponderada por la abundancia (frecuencia, área basal, cobertura, biomasa) y genera un dendrograma funcional que combina el espacio rasgo y el espacio abundancia (Pla et ál. 2008).

Tanto FD como FDc y wFD se basan en una clasificación jerárquica (dendrograma), pero los dos primeros índices no consideran la abundancia relativa de las especies que si toma en cuenta el índice de diversidad funcional ponderado o wFD. También se ha encontrado una correlación positiva entre FD y FDc con la riqueza de especies y con los índices de diversidad taxonómica Shannon-Weaver y Simpson (Aquino 2009, Fernández 2007) y correlación negativa entre la wFD y estos mismos índices (Aquino 2009).

El índice de diversidad funcional Q de Rao (Rao 1982, Riccota 2005) se deriva de la teoría de la entropía y se expresa como una forma cuadrática usando la abundancia relativa de las especies como ponderador. Para su cálculo se requiere tener una distancia ecológica entre especies en el espacio rasgo. Este índice se ha encontrado altamente correlacionado con el índice de dispersión (FDis) propuesto por Laliberté y Legendre (2010).

Recientemente, Villeger et ál. (2008a) han propuesto tres índices de diversidad funcional que exploran diferentes aspectos de la diversidad funcional: riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y divergencia funcional (FDiv). Complementariamente, Laliberté y Legendre (2010) propusieron el índice de dispersión funcional (FDis) (Figura 3).

El índice de riqueza funcional (FRic), es la amplitud de valores de los rasgos funcionales exhibidos por las especies de una comunidad (Farias y Jaksic 2009). En su cálculo, basado en el volumen de cierre convexo (Cornwell et ál. 2006), el algoritmo utilizado identifica las especies extremas y estima el volumen en el espacio rasgo (Casanoves et ál. 2008). Este índice es afectado por valores extremos de rasgos y por la riqueza de especies y no considera las abundancias relativas de las especies (Villéger et ál. 2008) (Figura 3A).

La equidad funcional (FEve), por su parte, es la uniformidad en la representación relativa de los valores de los rasgos funcionales dentro de la comunidad (Farias y Jaksic 2009) y se basa en el árbol de recorrido mínimo que enlaza todas las especies en el espacio funcional multidimensional. Este índice cuantifica la regularidad con que la abundancia de especies es distribuida a lo largo del árbol de recorrido mínimo (Villéger et ál. 2008) (Figura 3B). Por su parte, la divergencia funcional (FDiv) se basa en el volumen de cierre convexo, y se relaciona

a cómo la abundancia se distribuye dentro del volumen del espacio de rasgos funcionales (Figura 3C) (Casanoves et ál. 2008).

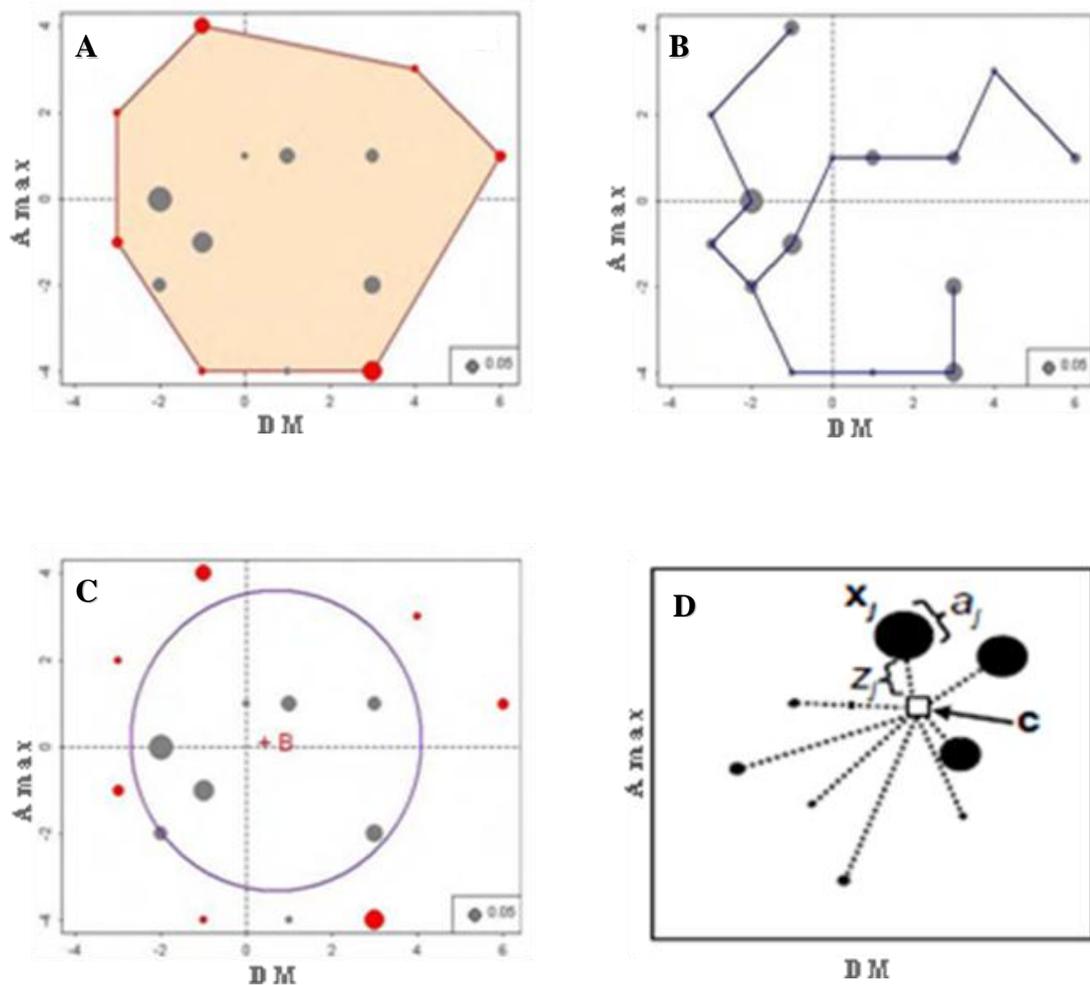


Figura 3. Diagrama de los índices de diversidad multidimensionales: A) Riqueza funcional (FRic); B) Equidad funcional (FEve); C) Divergencia funcional (FDiv) y D) Dispersión funcional (FDis). Se utilizan los rasgos DM (densidad de madera) y Amax (altura máxima) a modo de ejemplo. Modificado de Villéger et ál. (2008) y Laliberté y Legendre (2010).

También se calculó el índice de dispersión funcional (FDis) (Laliberté y Legendre 2010) que es la distancia promedio en el espacio rasgo de cada especie al centroide de todas las especies de la comunidad (Figura 3D). El centroide es afectado por las especies altamente dominantes, toma en cuenta las abundancias de las especies y es poco afectado por la riqueza de especies (Botta-Dukát 2005).

Por último, también se tienen los índices mono-rasgo tales como la regularidad funcional (FRO) de Mouillot et ál (2005), la divergencia funcional (FDvar) de Mason et ál. (2003) y la media ponderada de la comunidad (CWM). La CWM, entendida como la suma de los valores de los rasgos de las especies ponderada por algún parámetro de la comunidad; no es propiamente un índice de diversidad pero es muy útil para representar el valor funcional esperado de un rasgo en la comunidad (Violle et ál. 2007, Díaz et ál. 2007).

3 BIBLIOGRAFÍA

- Aquino, S. 2009. Variación temporal de la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos bajo manejo forestal en Costa Rica: una aproximación desde la ecología funcional. Tesis Mag. Sc. CR. CATIE. 121 p.
- Arriaga, L.; Espinoza, J. M.; Aguilar, C.; Martínez, E.; Gómez L. y Loa E. (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Escala de trabajo. (en línea) (consultado 1 marzo 2008). CONABIO. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/>
- Arriaga, L.; Aguilar, V.; Alcocer, J. 2002. "Agua continental y diversidad biológica de México" (en línea) (consultado 15 abril 2008). CONABIO. México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/hidrologicas.html>
- Berlanga C., M.; Salgado O., J.; Wood, P.; Figueroa E., E. M. 1999. AICA: SE-26, Calakmul. En Benítez, H.; Arizmendi, C.; Márquez, L. Base de datos de las AICAS (en línea) (Consultado 1 marzo de 2008). CIPAMEX, CONABIO, FMCN, CCA. Disponible en: <http://conabioweb.conabio.gob.mx/aicas/doctos/SE-26.html>
- Berry, P. E. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de baja altura. In Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Cartago, CR. LUR. p. 83-96.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.
- Bray, D. B.; Kepleis, P. 2005. Deforestation, forest transitions, and institutions for sustainability in southeastern Mexico, 1900-2000. *Environment and History* 11: 195-223.
- Boege, E. 1995. The Calakmul Biosphere Reserve, México. Paris, Francia. Unesco. 42 p. (Working Papers No. 13).
- Bourgeron, P. S. 1983. Spatial aspects of vegetation structure. In Golley, F. B. (Ed.) Tropical rain forest ecosystems. Structure and function. Nueva York, USA. Elsevier. P. 29-47.
- Carnevali, G.; Ramírez, I.; J. González-Iturbe, A. 2003. Flora y vegetación de la Península de Yucatán. In Colunga-García M., P.; Larqué S., A. Eds. Naturaleza y sociedad en el área maya: presente, pasado y futuro. Mérida, Yuc. MX. AMC-CICY. P. 53-68.
- Casanoves, F.; Di Rienzo, J. A.; Pla, L. 2008. User manual f-Diversity: statistical software the analysis of functional diversity. Buenos Aires, Argentina. Disponible en: <http://www.infostat.com.ar/descargas/demo/fdiversityinstaller.exe>
- Ceballos, G., Chávez, C.; Rivera, A.; Manterola, C. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. In Medellín, R.; Chetkiewicz, C.; Rabinowitz, A.; Redford, K.; Robinson, J.; Taber, A. Eds. Jaguares en el Nuevo milenio: una evaluación de su estado, detección de

prioridades y recomendaciones para la conservación de los jaguares en América. FCE-UNAM-WWF. México, DF. P. 403-481

- Centeno E., L. R. 1989. Análisis estructural de cuatro etapas sucesionales de selva mediana subperennifolia en la región de Escárcega, Campeche. Tesis Mag. Sc. Chapingo, MX. Universidad Autónoma Chapingo. 178 p.
- Chan-Dzul, A. M. 2005. Vegetación de la reserva del CBTA 186 en Kantunilkín, Quintana Roo. Tesis de Licenciatura. Conkal, Yucatán. MX. ITA No. 2. 150 p.
- Chapin, F. S.; Zavaleta, E. S.; Eviner, V. T.; Naylor, R. L.; Vitousek, P. M.; Reynolds, H. L.; Hooper, D. U.; Lavorel, S.; Sala, O. E.; Hobbie, S. E.; Mack, M. C.; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Clark, D. B. 2000. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. *In* Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR. LUR. P. 193-221.
- Condit, R.; Hubbell, S. P.; Foster, R. B. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of vegetation Science* 7: 405-416.
- Condit, R.; Pitman, N.; Leigh, E. G.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster, R. B.; Núñez V., P.; Aguilar, S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, C.; Losos, E.; Hubell, S. P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Contreras G. J. A. 2003. Sistemas agroforestales y adopción de árboles de uso múltiple: estudio de caso con productores en Calakmul, Campeche y Zona Maya, Quintana Roo. Tesis Mag. Sc. México. Universidad Autónoma Chapingo. 100 p.
- Cornelissen, J. H. C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D. E.; Reich, P. B.; ter Steege, H.; Morgan, H. D.; van der Heijden, M. G. A.; Pausas, J. G.; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornwell, W. K.; Schwilk, D. W.; Ackerly, D. D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87(6): 1465-1471.
- Cruz, M. S. 2000. Estructura y aprovechamiento de vegetación secundaria en X'hazil Sur y Anexos, ejido de la zona maya de Quintana Roo. Tesis Profesional. Instituto Tecnológico de Chetumal, Chetumal, Quintana Roo. 175 p.
- Dalle, S. P.; De Blois, S. 2006. Shorter fallow cycles affect the availability of noncrop plant resources in a shifting cultivation system (en línea). *Ecology and Society* 11 (2). Disponible en: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art2/>
- De Groot, R. S.; Wilson, M. A.; Boumans, R. M. J. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41: 393-408.

- Delgado, D.; Finegan, B.; Zamora, N.; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. Cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Turrialba, CR. CATIE. 55 p. (Serie Técnica, Informe Técnico No. 298).
- Díaz G., J. R.; García G., G.; Castillo A., O.; March M., I. 2001. Uso del suelo y transformación de selvas en un ejido de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. *Investigaciones Geográficas* 44: 39-53.
- Díaz, S.; Cabido, M.; Casanoves, F. 2001. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Díaz, S.; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (11): 646-655.
- Díaz, S.; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation Science* 8: 463-474.
- Díaz, S.; Fargione, J.; Chapin, S.; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4 (8): e277. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040277. Disponible en: <http://biology.plosjournals.org/>
- Díaz, S.; Gurvich, D. E.; Pérez H., N.; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37 (1-2): 135-140.
- Díaz, S.; Lavorel, S.; de Bello, F.; Quétier, F.; Grigulis, K.; Robson, T. M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS* 104(52): 20684-20689.
- Dirzo M., R. 1995. Las selvas tropicales de México: un recurso amenazado. *In* Delfín G., H. Parra T., V.; Echazarreta G., C. Eds. *Conocimiento y manejo de las selvas de la Península de Yucatán*. Mérida, MX. Universidad Autónoma de Yucatán. P. 81-88.
- EEM (Evaluación de los Ecosistemas del Milenio). 2003. Ecosistemas y bienestar humano: marco para la evaluación. (Resumen). Trad. Wittig, F. Washington, D. C. World Resources Institute. 20 p.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. 2003. Las selvas tropicales húmedas de México. *Recurso poderoso pero vulnerable*. SEP-FCE-CONACyT. 149 p.
- Estrada-Loera, E. 1991. Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeographic*. 18:187-197.
- Farias, A. A.; Jaksic, F. M. 2009. Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos* 118: 591-603.
- Fernández M., F. 2007. Diversidad funcional de bosques húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR. CATIE. 96 p.

- Ferreira, C. M.; Finegan, B.; Kanninen, M.; Delgado, L. D.; Segura, M. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. *Revista Forestal Centroamericana*. 38: 44-50.
- Finegan, B. 1992. El potencial de manejo de los bosques secundarios neotropicales de las tierras bajas. Turrialba, CR. CATIE. 29 p. (Serie Técnica, Informe Técnico No. 188).
- Finegan, B. 1997. Bases ecológicas para el manejo de bosques húmedos tropicales secundarios. En *Memorias del taller internacional sobre el estado actual y potencial de manejo y desarrollo del bosque secundario tropical en América Latina*. Pucalpa, Perú.
- Finegan, B.; Camacho, M.; Zamora, N. 1999. Diameter increment pattern among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121 (3): 159-176.
- Flores, J. S.; Espejel I. 1994. Tipos de asociaciones vegetales en la península de Yucatán. Mérida, Yuc. MX. Riverside-UADY. 135 p. (Etnoflora Yucatanense, Fascículo 3).
- García, J.; Mizrahi, A.; Bautista, F. 2005. Manejo campesino de la selva baja y selección de especies arbóreas para barbechos mejorados en Hocabá, Yucatán. *In* Bautista, F.; Palacio, G. Eds. *Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales*. Mérida, Yuc. MX. UADY-UAC. P. 195-208.
- García G., G.; March M., I.; Castillo S., M. A. 2001. Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 46: 45-57.
- García G., G.; Palacio P., J. L.; Ortiz P., M. A. 2002. Reconocimiento geomorfológico e hidrológico de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas* 48: 7-23.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Gentry, A. H. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85: 156-159.
- Gómez-Pompa, A.; Vásquez-Yanes, C. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. *In* Gómez-Pompa, A.; Del Amo R., S.eds. 1985. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Xalapa, Veracruz. MX Alhambra-INIREB. P. 1-26.
- Guariguata, M, R.; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Guevara, S.; Laborde, J.; Sánchez-Ríos, G.2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30 (10): 595-601.

- Halffter, G.; Ezcurra, E. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? In G. Halffter (compilador) La diversidad biológica de Iberoamérica. 1ª edición. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México.
- Halffter, G. y Moreno, C. E. 2005. Significado biológico de las diversidades *Alfa*, *Beta* y *Gamma*. In Halffter, G.; Soberón, J.; Koleff, P.; Melic, A. (eds). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades *alfa*, *beta* y *gamma*. Zaragoza, España. SEA, Conabio, Diversitas, Conacyt. P. 5-18. (Monografías Tercer Milenio, Vol. 4).
- Hartshorn, G. S. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Cartago, CR. LUR. p. 59-81.
- Herrera, B.; Campos, J. J. 1997. Avances en la investigación sobre la calidad de sitio en bosques secundarios tropicales. Revista Forestal Centroamericana 8 (4): 380-393.
- Hodgson, J. G.; Wilson, P. J. Hunt, R.; Grime, J. P.; Thompson, K. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. Oikos 85: 282-294.
- Hopper, D. U.; Chapin, F. S.; Ewel, J. J.; Hector, A.; Inchausti, P.; Lavorel, S.; Lawton, J. H.; Lodge, D. M.; Loreau, M.; Naeem, S.; Schmid, B.; Setälä, H.; Symstad, A. J.; Vandermeer, J.; Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75 (1): 3-35.
- Hutchinson, I. 1993. Silvicultura y manejo en un bosque secundario tropical: caso Pérez Zeledón, Costa Rica. Revista Forestal Centroamericana. 2: 13-18.
- INE. 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. México, D. F. 268 p.
- Klepeis, P.; Vance, C. 2003. Neoliberal policy and deforestation in southeastern México: an assessment of PROCAMPO program. Economic Geography. 79 (3): 221-240.
- Kepleis, P.; Chowdhury, R. R. 2004. Institutions, organizations, and policy affecting land change: complexity within and beyond the ejido. In Turner, B. L.; Geoghegan, J.; Foster, D. R. Integrated land-change Science and tropical deforestation in the southern Yucatán: Final frontiers. Oxford. P. 145-169.
- Köhler, P.; Ditzer, T.; Huth, A. 2000. Concepts for aggregation of tropical tree species into functional types and application to Sabah's lowland forests. Journal of Tropical Ecology 16: 591-602.
- Laliberté, E.; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology. Ecology 91(1): 299-305.
- Lawrence, D.; D'Odorico, P.; Diekmann, L.; DeLonge, M.; Das, R.; Eaton, J. 2007. Ecological feedbacks following deforestation create the potential for a catastrophic ecosystem shift in tropical dry forest. Proceedings of the National Academy of Sciences 104 (52): 20696-20701.

- López-Torres, J. L.; Tamarit-Urias, J. C. 2005. Crecimiento e incremento en diámetro de *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. en bosques secundarios en Escárcega, Campeche, México. *Revista Chapingo* 11 (2): 117-123.
- Macario M., P. A.; Cortina, H. S.; Poot M., O. T. 1995. Estudio de la vegetación y recursos forestales en Quintana Roo. *In* Delfín G., H.; Parra T., V.; Echazarreta G., E. Eds. Conocimiento y manejo de las selvas de la Península de Yucatán. Mérida, Yuc. MX. Universidad Autónoma de Yucatán. p. 191-200.
- Martín-López, B.; González, J. A.; Díaz, S.; Castro, I.; García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16 (3): 69-80.
- Martínez, E.; Galindo-Leal, C. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7-32.
- Martínez R., M.; García-Orth, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84.
- Mason, N. W. H.; Mouillot, D.; Lee, W. G.; Bastow W., J. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- Meave, J.; Soto, M. A.; Calvo I., L. M.; Paz H., H.; Valencia, A. S. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 52: 31-77.
- Méndez-Cabrera, F.; Montiel, S. 2007. Diagnóstico preliminar de la fauna y flora silvestre utilizada por la población maya de dos comunidades costeras de Campeche, México. *Universidad y Ciencia* 23 (2): 127-139.
- Miranda, F.; Hernández X., E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (28): 29-176.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76 (2): 207-252.
- Mouillot, D.; Mason, N. W. H.; Wilson, J. B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecología* 142: 353-359.
- Muller, E. 2002. Los bosques secundarios salen a la luz. *Actualidad Forestal Tropical*. 10 (4): 16-18. Consultado 01 mayo 2008. Disponible en: http://www.itto.or.jp/Live_Server/188/
- Murrieta, E.; Finegan, B.; Delgado, D.; Villalobos, R.; Campos, J. J. 2007. Identificación y caracterización florística de bosques naturales en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* 51-52: 57-68.

- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; da Fonseca G. A. B.; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities *Nature* 403: 853-858.
- Naeem, S.; Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390 (6659): 507-509.
- Navarro M., M. A.; Schmook, B.; Martínez C.; J. 2000. Manejo tradicional de hubches en una comunidad maya de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 2 (1): 19-30.
- Núñez, I.; González G., E.; Barahona, A. 2003. La biodiversidad: historia y contexto de un concepto. *Interciencia* 28 (7): 387-393.
- Ochoa-Gaona, S.; Hernández V., F.; De Jong, B. H. J.; Gurri G., F. D. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de tozotumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 65-80.
- Olson, D. M.; Dinerstein, E. 2002. The global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 199-224.
- Palacios C, R, B. Ludlow-Wiechers y R. Villanueva G. 1991. Flora palinológica de la reserva de la biosfera de Sian Ka' an, Quintana Roo, México. Q. Roo, MX. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. 321 p.
- Petchey, O. L. 2004. On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional Ecology*. 18: 297-303.
- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. 2002a. Extinction and the loss of functional diversity. *Proc. R. Soc. Lond.* 269: 1721-1727.
- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. 2002b. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116: 1422-1426.
- Petchey, O. L.; Hector, A.; Gaston, K. J. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85 (3): 847-857.
- Phillips, O. L.; Hall, P.; Gentry, A. H.; Sawyer, S.; Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 2805-2809.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J; Fernandez, F; Finegan, B. 2008. Confidence intervals for functional diversity indices considering species abundance. XXIV International Biometric Conference, Dublin, 2008.

- Podani, J.; Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115: 179-185.
- Pool N., L.; Hernández-X, E. 1995. Los contenidos de materia orgánica de los suelos en áreas bajo el sistema de roza, tumba y quema: importancia del muestreo. *In* Hernández-X, E.; Bello, B.; Levy T., S. Comps. *La milpa en Yucatán. Un sistema de producción agrícola tradicional*. Texcoco, Edo. de México. Colegio de Postgraduados, Montecillo. P. 109-127.
- Popma, J.; Bongers, F.; Meave, J. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio*. 74: 81-91.
- Porter B., L.; Drew, A. P.; Vergara-Tenorio, C. 2006. Analysis of a natural management system in the Calakmul Biosphere Reserve. *Landscape and Urban Planning* 74: 223-241.
- Quintana-Ascencio, P. F.; González-Espinosa, M.; Ramírez-Marcial, N.; Domínguez-Vázquez, G.; Martínez-Icó, M. 1996. Soil seed bank and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Biotrópica* 28 (2): 192-209.
- Ramamoorthy, T. P. 1993. Introduction. *En*: Ramamoorthy, T. P.; Bye, R.; Lot, A.; Fa, J. Eds. *Biological Diversity of Mexico*. Oxford University Press. 812 p.
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor. Pop. Biol.* 21: 24-43.
- Read, L.; Lawrence, D. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological application* 13 (1): 85-97.
- Rico-Gray, V. 1992. Los mayas y el manejo de las selvas. *Ciencias* 28: 23-26.
- Ricotta, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479-486.
- Rebollar D., S; Santos J., V.; Sánchez A., R. L. 2002. Estrategias de recuperación de selvas en dos ejidos de Quintana Roo, México. *Madera y Bosques* 8(1): 19-38.
- Reyes H., H.; Cortina V., S.; Perales R., H.; Kauffer M., E.; Pat F., J. 2003. Efecto de los subsidios agropecuarios y apoyos gubernamentales sobre la deforestación durante el periodo 1990-2000 en la región de Calakmul, Campeche, México. *Investigaciones Geográficas* 51: 88-106.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Salgado-Negret., B. E. 2007. Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano. Tesis Mg. Sc. Turrialba, CR. CATIE. 136 p.

- Sánchez S., O.; Islebe, G. A.; Valdéz H., M. 2007. Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales en la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 9 (2): 17-26.
- Schneider, L. 2006. Invasive species and land-use: the effect of land management practices on bracken fern invasión in the region of Calakmul, Mexico. *Journal of Latin American Geography* 5(2): 91-107.
- Smith, J.; Finegan, B.; Sabogal, C.; Gonçalves F., M. do S.; Siles G., G.; van de Kop, P.; Díaz B., A. 2002. Bosques secundarios y manejo integrado de recursos en la agricultura migratoria por colonos en Latinoamérica. Turrialba, CR. CATIE-CIFOR (Serie Técnica, Inf. Téc. No. 332).
- Smith, J.; Sabogal, C.; de Jong, W.; Kaimowitz, D. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. CIFOR. 31 p. (Occasional Paper No. 13).
- Schmook, B. 2005. Subproyecto acahuals. *In* Pozo, M. C.; Calmé, S. Uso y monitoreo de los recursos naturales en el Corredor Biológico Mesoamericano (áreas focales Xpujil-Zohlaguna y Carrillo Puerto). México, D. F. ECOSUR. (Informe final, SNIB-CONABIO BJ002).
- Sosa, V.; Flores, J. S.; Rico-Gray, V.; Lira, R.; Ortiz, J. J. 1985. Lista florística y sinonimia maya. Xalapa, Ver., MX. INIREB. 225 p. (Etnoflora Yucatanense, Fascículo 1).
- Spittler, P. 2000. Dinámica de los bosques secundarios secos de la región Chorotega, Costa Rica. *In* Avances en el manejo del bosque secundario en Costa Rica (San José, CR). Memorias. Ed. Quesada M., R. TEC, COSEFORMA, GTZ. p. 182-198.
- Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405: 208-211.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity* Ed. Levin. Academic Press. Vol. 3. p. 109-120.
- Toledo, M.; Salick, J.; Loiselle, B.; Jorgensen, P. 2005. Composición florística y usos de bosques secundarios en la provincia Guarayos, Santa Cruz, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 18: 1-16.
- Toledo, V. M.; Barrera-Bassols, N.; García-Frapolli, E.; Alarcón-Chaires, P. 2008. Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *Interciencia* 33 (5): 345-352.
- Turner, B. L.; Matson, P.; McCarthy, J.; Corell, R., Chistensen, L.; Eckley, N.; Hovelsrud-Broda, G.; Kasperson, J.; Kasperson, R.; Luers, A.; Martello, M.; Mathiesen, S.; Naylor, R.; Polsky, C.; Pulsipher, A.; Schiller, A.; Selin, H.; Tyler, N. 2003. Illustrating the coupled human-environment system for vulnerability analysis: three case studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 (14): 8080-8085.
- Turner, B. L.; Cortina V., S.; Foster, D.; Geoghegan, J.; Keys, E.; Kepleis, P.; Lawrence, D.; Mendoza, P.; Manson, S.; Ogneva-Himmelberger, Y.; Plotkin, A.; Pérez S., D.

- Chowdhury, R.; Savitsky, B.; Schneider, L.; Schmook, B.; Vance, C. 2001. Deforestation in the southern Yucatán peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology and Management* 154: 353-370.
- Urquiza-Haas, T.; Dolman, P. M.; Peres, C. A. 2007. Regional scale variation in forest and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 247: 80-90.
- Vaccaro, S.; Arturi, M. F.; Goya, J. F.; Frangi, J. L.; Piccolo, G. 2003. Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de misiones, Argentina. *Interciencia* 28 (9): 521-527.
- Valencia, R.; Balslev, H.; Paz y Miño, G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28.
- Vance, C. 2004. The semi-market and semi-subsistence household: The evidence and test of smallholder behavior. *In* Turner, B. L.; Geoghegan, J.; Foster, D. R. *Integrated land-change science and tropical deforestation in the southern Yucatán: Final frontiers*. Oxford. p. 221-243.
- Vilà, M. 1998. Efectos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas. *Orsis* 13: 105-117.
- Villéger, S.; Mason, N. W. H.; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290-2301.
- Villéger, S. 2008. Comment décrire la diversité fonctionnelle des communautés? *In* Villéger, S. *Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (Lagune de Terminos, Mexique)*. Ph.D. Thesis. Montpellier. Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques. P. 91-104.
- Violle, C.; Navas, M.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6(1): 18-23.
- Walker, B. H.; Kinzig, A.; Langridge, J. L. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- William-Linera, G.; Halffter, G.; Ezcurra, E. 1992. Estado de la biodiversidad en México. *In* G. Halffter. *Comp. La diversidad biológica de Iberoamérica*. Xalapa, Ver. MX. Instituto de Ecología. P. 285-312.
- Wright, S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*. 20: 553-560.

4 ARTÍCULO 1

Diversidad, composición y estructura en una cronosecuencia producto de la agricultura de roza-tumba-quema en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, México

4.1 Introducción

El bosque seco tropical, caracterizado por su fuerte estacionalidad en disponibilidad de agua y sus respuestas (hojas caducifolias, por ejemplo) a esta y otras condiciones estresantes (Lawrence 2005), corresponde a uno de los ecosistemas terrestres más importantes tanto por su biodiversidad particular (Maass et ál. 2005) como por su extensión -según Murphy y Lugo (1995), abarca 42% de los bosques tropicales a nivel mundial y cerca de 49% de los bosques de Mesoamérica- como por su relación ancestral con las comunidades humanas (Sánchez-Azofeifa et ál. 2005) y por lo tanto su suministro de servicios ecosistémicos para el bienestar humano (Maass et ál. 2005).

No obstante la importancia de los bosques tropicales secos, en la actualidad su distribución representa solo una fracción de su cobertura original. Por ejemplo, en México, menos del 27% de la distribución original de este ecosistema permanecía en buen estado a principios de la década de 1990 (Trejo y Dirzo 2000); siendo la principal causa de su pérdida la reconversión de los bosques a pastizales y campos de cultivo (Maass et ál. 2005, Lebrija-Trejos et ál. 2008).

La selva mediana subperennifolia, también conocida como bosque tropical perennifolio de acuerdo a Rzedowski (2006), es un tipo de bosque tropical seco según el sistema de Holdridge (1982) y es el tipo de vegetación de mayor extensión en la zona cálido húmeda de México en general (Pennington y Sarukhán 2005) y particularmente en la región de Calakmul, en el estado de Campeche (García et ál. 2001, Martínez y Galindo-Leal 2002).

Aunque aparentemente la selva mediana subperennifolia de Calakmul guarda un alto grado de conservación (García et ál. 2001), estos bosques han sido manejados de manera intensa desde épocas precolombinas por los grupos mayas que habitaban la región (Turner et ál. 2001) a través, del sistema de producción conocido como roza, tumba y quema (RTQ)

(Urquiza-Hass et ál. 2007), luego por la extracción forestal (Turner et ál. 2001, Haenn 2002) y más recientemente por el establecimiento de monocultivos (Keys 2004).

El sistema de producción de RTQ, conocido localmente como milpa, es aquel donde se alternan un ciclo agrícola (policultivo de maíz, frijol, calabaza, entre otros cultivos) de 1-3 años y un ciclo de descanso o barbecho de 10-15 años (Porter et ál. 2006). Básicamente, este sistema se basa en la eliminación de arvenses y arbustos (roza), la eliminación de los árboles de gran porte (tumba) y la posterior quema del material vegetal cuando este se seca. Después del fuego, el movimiento de nutrientes se hace muy dinámico y beneficioso para los cultivos pero también se pierden con relativa facilidad dejando el terreno infértil razón por la que se tiene que abandonar la milpa, lo que da lugar a un complejo proceso de sucesión en el que se desarrolla el *acahual* o *hubché* (vegetación secundaria) (Levy et ál. 1991, Navarro et ál. 2000) que permite la recirculación de minerales entre el suelo y la fitomasa, y la reincorporación de materia orgánica disminuida durante el ciclo de cultivo (Levy et ál. 1991).

Aunque existen patrones generales de sucesión secundaria (Gómez-Pompa y Vásquez-Yanes 1985, Guariguata y Ostertag 2001), la regeneración en las milpas abandonadas estará determinada por la extensión, frecuencia e intensidad de la perturbación (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Ochoa-Gaona et ál. 2007), así como por la vegetación circundante, el banco de semillas y la lluvia de semillas (Quintana-Ascencio et ál. 1996). Otros aspectos importantes son la capacidad de regeneración a partir de rebrotes a ras del suelo y por tocones (Levy et ál. 1991), los efectos de los árboles dejados en pie (Dockersmith et ál. 1999, Guevara et ál. 2005) y si continua o no algún tipo de manejo durante la fases sucesionales (Dalle y De Blois 2006).

En general varios estudios han demostrado que la recuperación de los bosques estacionales perturbados por el sistema agrícola de RTQ es relativamente rápida en términos de área basal, biomasa aérea y riqueza de especies (Lawrence y Foster 2002, Urquiza-Hass 2007), pero no así en su composición de especies (Lawrence y Foster 2002). Durante las primeras etapas de sucesión los rebrotes son una fuente de regeneración muy importante (Miller y Kauffman 1998a) y la dominancia de especies de la familia Fabaceae es altamente significativa (Gillespie et ál. 2000) sea por su capacidad de rebrotar, de fijar nitrógeno (González-Iturbe et ál. 2002), por la resistencia de sus semillas al fuego y/o porque la época de producción de semillas coincide con las épocas de quemadas (Miller y Kauffman 1998b).

Actualmente, el principal problema para el sistema agrícola milpa es el acortamiento de los periodos de barbecho (García et ál. 2005), que se traduce en amenaza para los relictos de bosque maduro y para la recuperación de los bosques secundarios abandonados (Ochoa-Gaona et ál. 2007). Esta situación es exasperada por el establecimiento de pastizales para ganado vacuno y monocultivos como la chihua (*Cucurbita* sp.) y chile jalapeño (*Capsicum* sp.) (Keys 2004) y recientemente, la venta y especulación de tierras con fines de desarrollo turístico en el caso específico del sitio de estudio.

Se han hecho una gran variedad de estudios en la selva mediana subperennifolia tanto en áreas poco perturbadas (Martínez y Galindo-Leal 2002), en áreas en diferentes etapas sucesionales (Romero-Duque et ál. 2007) y en gradientes de perturbación (Urquiza-Haas 2007). Sin embargo, en una región tan importante como Calakmul, no existe ningún estudio realizado en la selva mediana subperennifolia con el objetivo, a largo plazo, de conocer la dinámica de la comunidad vegetal a través del establecimiento de parcelas permanentes de muestreo.

La selva mediana de Calakmul tiene la particularidad de contener múltiples asociaciones vegetales caracterizadas por la dominancia de pocas especies (Martínez y Galindo-Leal 2002) debido a sus condiciones especiales de suelo e hidrografía: los suelos no contienen humedad debido a la permeabilidad del sustrato kárstico y los procesos de disolución impiden la acumulación de corrientes superficiales de agua (García et ál. 2002); los suelos contienen grandes cantidades de carbonato de calcio y sulfato de calcio que ocasionan aridez fisiológica en la raíz de las plantas al retener el agua disponible (Martínez y Galindo-Leal 2002). Esto pudiera ocasionar las características de subperennifolia de los bosques de Calakmul aun cuando se encuentra en un clima de selva alta perennifolia (Pennington y Sarukhán 2005).

Dentro de este contexto se hace evidente la importancia de realizar estudios para conocer la dinámica de recuperación de la selva mediana. Ya no solo su respuesta a los factores de perturbación antes mencionados sino a los factores climáticos agudizados por el cambio climático tal como las prolongadas sequías que se han presentado al menos en las últimas dos décadas en la región de Calakmul (Martínez y Galindo-Leal 2002).

El objetivo principal del presente estudio fue determinar el avance del proceso de restauración de la selva mediana subperennifolia en términos de la estructura, composición, riqueza y diversidad taxonómica a través de una cronosecuencia producto de la agricultura de roza-tumba-quema. Este estudio se llevó a cabo en el área de uso agrícola del ejido Nuevo Conhuás en donde fueron establecidas parcelas permanentes de muestreo a través de la cronosecuencia y en un bosque sin evidencias recientes de perturbación, como referencia.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en el área de uso agrícola del ejido Nuevo Conhuás ubicado al interior de la zona de uso del área estatal sujeta a conservación ecológica Balan Kú, en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC). Se localiza en las coordenadas extremas 18°33'0'' N y 89°55'39'' O. (SECOL 2008, Lasch y Serrano 2005) (Figura 4).

De acuerdo al sistema de clasificación de Köppen modificado por García (1973), el clima es del tipo Aw subtipo Aw₁; cálido subhúmedo con lluvias en verano y parte de otoño (de mayo a noviembre) y temperatura media anual de 24.6 °C. La precipitación promedio es de 1,138 mm, con un régimen muy irregular y con marcadas variaciones entre las estaciones (INE 2000, García et ál. 2002). Aunque durante el año hay ocho meses de precipitación mayor que 50 mm, la época más lluviosa ocurre de junio a octubre periodo que coincide con la temporada de huracanes (junio-noviembre). Existe un periodo seco bien marcado de diciembre a abril donde el mes menos lluvioso es marzo con 24 mm en promedio (Mendoza et ál. 2008).

Fisiográficamente, la región constituye una unidad caracterizada por contener la meseta central de Zoh Laguna con una altitud promedio entre 200 y 250 msnm (García et ál. 2002). La localidad de Conhuás se encuentra entre 150 a 160 msnm (Mendoza et ál. 2008). La hidrografía está determinada por la cantidad y distribución de la precipitación ya que la mayor parte de la región tiene superficies de alta permeabilidad; por lo que no se encuentran cuerpos de agua superficiales permanentes (García et ál. 2002, Martínez y Galindo-Leal 2002).

Gran parte de la región tiene suelos someros en terrenos con topografía kárstica, provenientes de rocas calizas carbonatadas o sulfatadas (Martínez y Galindo-Leal 2002). Las

asociaciones de suelo dominantes son las rendzinas (Flores y Espejel 1994, García et ál. 2002). Mendoza et ál. (2008) describen los suelos del sitio como medianamente alcalinos (pH de 7.8-8.0), de color oscuro, someros, pedregosos, con abundante MO, N total y Ca, Mg, K y Na intercambiables aunque muy pobre en P aprovechable.

Respecto a la vegetación, Martínez y Galindo-Leal (2002) reportan 7 tipos principales para la región de Calakmul: selvas altas y medianas subperennifolias, selvas medianas subcaducifolias, selvas bajas, bajos, palmares, sabanas y asociaciones de origen secundario. Vester et ál (en prensa) mencionan la selva mediana subperennifolia como la más representativa de Calakmul, coincidiendo con Martínez y Galindo-Leal (2002), Pennington y Sarukhan (2005), Rzedowski (2006) y García et ál. (2001).

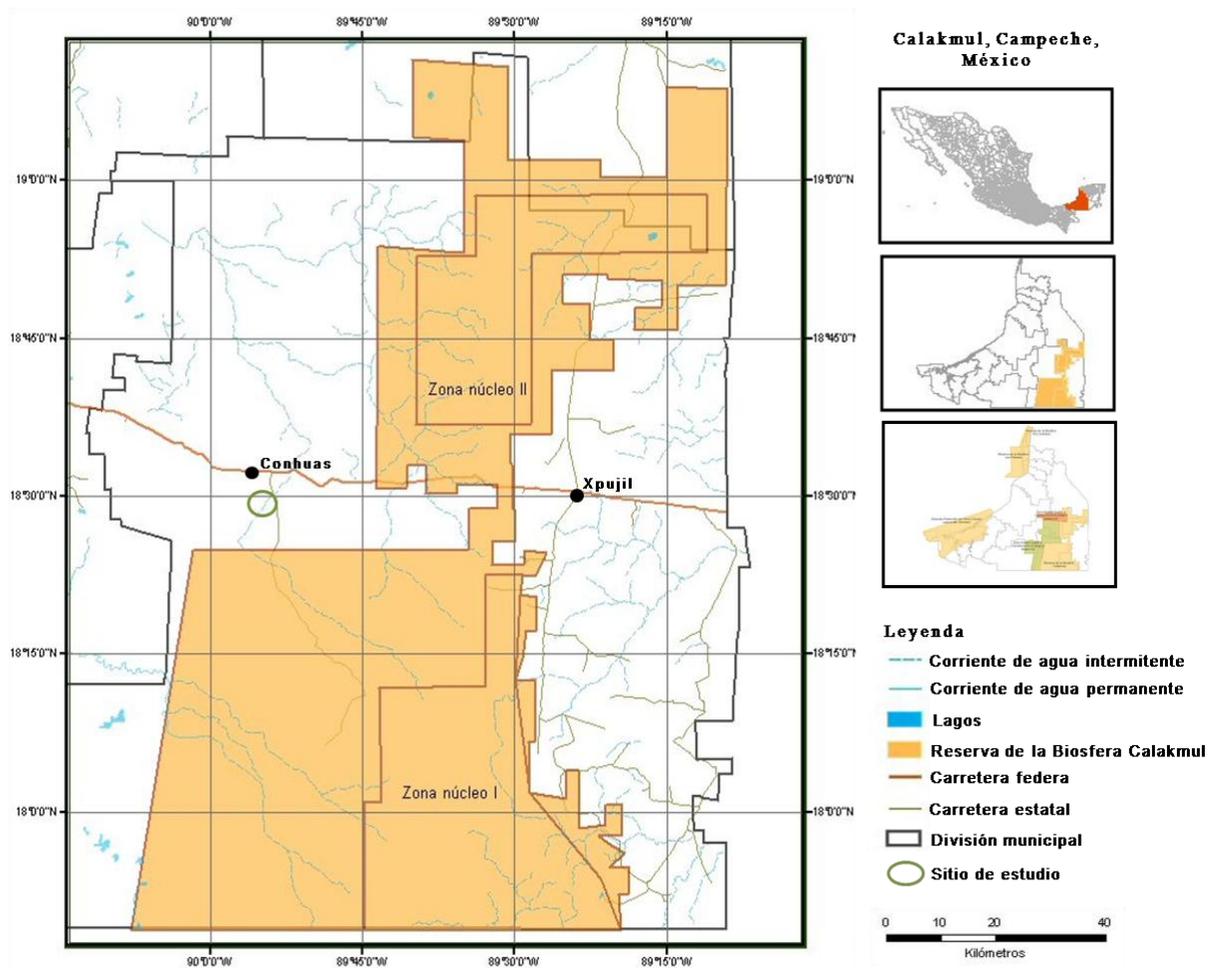


Figura 4. Ubicación geográfica del sitio de estudio. Modificado de Secretaría de Ecología Estatal (2008).

4.2.2 Selección de sitios de muestreo

A través de entrevistas semi-estructuradas se identificó la historia de uso de las parcelas ejidales y a los productores que participarían en el proyecto. Por medio de las entrevistas se ubicaron 40 parcelas de vegetación secundaria producto de la agricultura de RTQ de 26 productores. No obstante estas 40 parcelas presentaron una historia de uso muy variable, respecto a la edad de abandono, periodo de descanso, fecha en que se derribó la vegetación original, entre otros; además que estaban distribuidas en tres tipos de paisajes reconocidos localmente como “planadas”, “bajos inundables” y “cerros”.

La clasificación local de “planadas”, “bajos inundables” y “cerros” son reconocidos por Mendoza et ál. (2008) como planicies no inundables, planicies inundables y lomas, respectivamente, y su clasificación se basa en la topografía del terreno (topoforma). La característica principal de los “cerros” es que presentan una pendiente de 3 a 15% con nula inundación en la época lluviosa; las “planadas” presentan una pendiente de <3% y pueden presentar alguna inundación esporádica y por último los “bajos inundables” presentan una pendiente de <3% y se inundan durante la temporada de lluvias.

Aunque originalmente se pretendía establecer cuatro clases de edad de abandono, la dificultad de ubicar parcelas de vegetación secundaria alrededor de los 10 años de abandono solo permitió establecer tres clases de edad con un rango de tres años (4-6 años, 14-16 años y 19-21 años). Tampoco se pudieron ubicar parcelas de vegetación secundaria más allá de los 23 años por la historia reciente de colonización de la zona. Todas las parcelas de muestreo fueron ubicadas en la topoforma conocida localmente como “cerros” y en vegetación secundaria cuyo origen fuera bosque primario. En la topoforma “planada” no se encontraron suficientes parcelas que cumplieran con los requisitos para incluirlas en el estudio.

También se ubicaron parcelas de muestreo en bosques primarios o bosques sin evidencia de disturbio reciente. Cabe señalar que estos bosques nunca han sido talados pero es muy probable que hayan sido perturbados por la extracción selectiva de especies comerciales o como materiales de construcción de acuerdo a la descripción de los propietarios de los terrenos y a las evidencias en algunas parcelas.

Una vez seleccionadas las parcelas, por medio de la información de los dueños, se procedió a realizar una visita a cada área de bosque y una vez corroborado que cumplían los criterios requeridos para el presente estudio, se procedió a establecer una parcela de muestreo. Por cada parche de vegetación, ya sea de vegetación secundaria o de bosque primario, se estableció una sola parcela de muestreo, es decir, 16 parcelas de muestreo en 16 parches diferentes y a distancias variables entre parcelas.

4.2.3 Establecimiento de parcelas de muestreo y toma de datos

En cada edad de vegetación seleccionada, mas el bosque primario de referencia, se establecieron cuatro parcelas de 1 ha en las que se ubicó una subparcela efectiva de muestreo de 0.25 ha (con la intención de consolidarlas como parcelas permanentes de muestreo, PPM).

Se decidió establecer parcelas de muestreo de 0.25 ha, debido a que en este tipo de bosques el número de especies arbóreas de diámetros mayores, por ejemplo ≥ 10 cm de dap es mucho menor (Centeno 1989, Sánchez et ál. 2007) en comparación con los bosques tropicales más húmedos (Valencia et ál. 1994). Además, este tamaño facilita el manejo y registro de datos de campo y puede capturar la varianza ante la dificultad de instalar parcelas de mayor tamaño o de instalar mayor número de parcelas pequeñas (Pinelo 2000) (Figura 5).

Las parcelas de muestreo consistieron en una superficie de $100\text{ m} \times 100\text{ m}$ (1 ha), en cuyo centro se ubicó un cuadro de $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ ($2,500\text{ m}^2$) en el que se tomaron los datos requeridos. El resto de la hectárea ($7,500\text{ m}^2$) corresponde a una superficie de protección para evitar el efecto de borde, el cual se recomienda sea al menos igual a la altura máxima del dosel (Pinelo 2000). Las parcelas se establecieron trazando una línea principal de norte a sur con la ayuda de un GPS Garmin V. 8.

En cada subcuadro de $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ se realizó un censo de la vegetación leñosa con dap ≥ 5 cm, a 1.30 m de altura con cinta diamétrica. Para árboles con contrafuertes, el dap se midió inmediatamente arriba de ellos, en tanto para árboles con tallos múltiples se midieron los diámetros de todos los que tuvieran el dap mínimo establecido a la altura del pecho (Godínez-Ibarra y López-Mata 2002). Para todos los individuos muestreados se registró si su origen era por semilla o por rebrote. El criterio utilizado para decidir si un individuo se origina

por rebrote fue la presencia de más de un tallo principal o si tenía alguna marca evidente de rebrote aun cuando tuviera un único tallo.

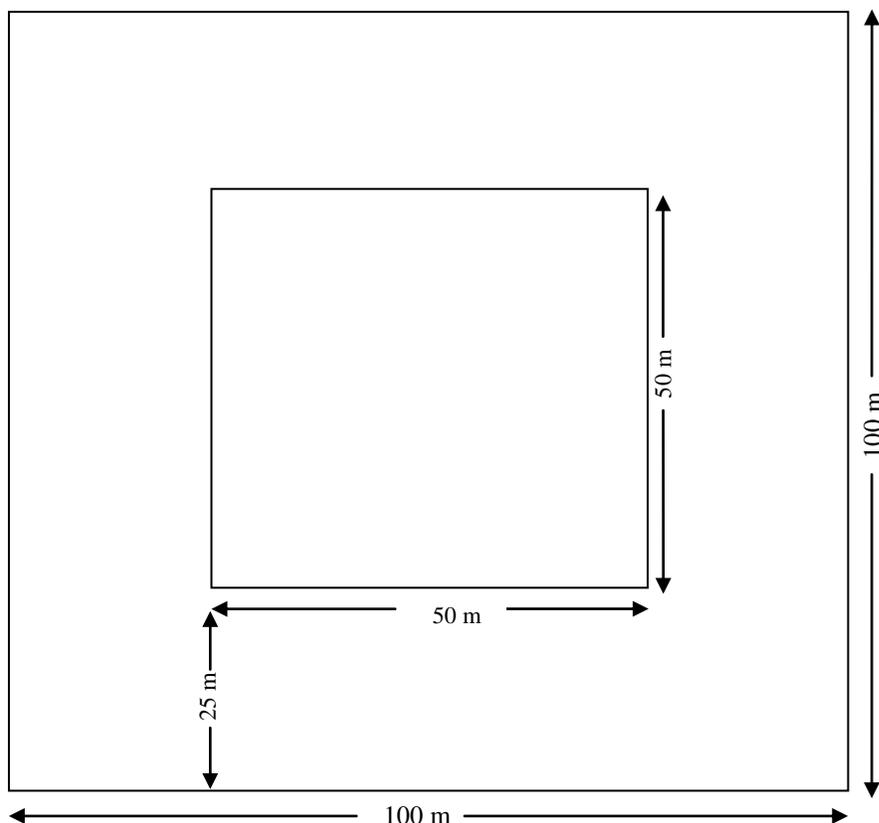


Figura 5. Esquema de una parcela de 1 ha con un área de muestreo efectivo de 0.25 ha en el centro y el resto como área de protección.

Se colectaron, etiquetaron (Lot y Chiang 1986) y tomaron fotografías a todas las especies encontradas en las parcelas de muestreo con o sin estructuras reproductivas. Todas las especies fueron herborizadas y posteriormente identificadas por el Dr. Germán Carnevali y el Biol. José Luis Tapia del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY). Copias de ejemplares de las muestras botánicas fueron depositadas en los herbarios del CICY en Yucatán, México y de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) en Quintana Roo, México.

4.2.4 *Análisis de datos*

4.2.4.1 *Composición y estructura*

Los tipos de vegetación sucesionales se caracterizaron y compararon según las variables: composición florística, riqueza, diversidad, densidad y área basal.

El área basal (AB) de cada árbol se obtuvo con la fórmula: $AB = \pi \left(\frac{dap}{2} \right)^2$;

donde:

$$\pi = 3.1416$$

dap = diámetro a la altura del pecho (1.3 m).

El área basal relativa es el área basal de cada especie dividida por el área basal total en el área muestreada por 100.

La densidad relativa es el número de individuos por unidad de superficie por especie, dividida por el número total de individuos presentes por unidad de superficie por 100.

La frecuencia relativa, es el valor expresado en porcentaje para cada especie con relación a la suma total de las frecuencias absolutas de la comunidad, dada por la fórmula:

$$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{Número de cuadros en los que está presente la especie}}{\text{Número de cuadros de todas las especies}} \times 100$$

Para evaluar el valor de importancia de las especies encontradas se utilizaron las variables: abundancia, dominancia y frecuencia, combinadas y expresadas en forma porcentual (Moreno 2001) de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$IVI = \text{Abundancia relativa} + \text{Dominancia relativa} + \text{Frecuencia relativa}$$

Con la intención de saber si las parcelas de muestreo se agrupan de acuerdo a la edad de abandono a lo largo de la cronosecuencia, mediante los datos de IVI, se construyó un dendrograma a partir de un análisis de conglomerados utilizando el método de Ward y distancia Euclídea. A partir del análisis de conglomerados se realizó un análisis de especies

indicadoras (cálculo de un valor indicador VI) con la finalidad de conocer el número e identidad de las especies que predominan en cada uno de los grupos (Dufrene y Legendre 1997). Además, el análisis de especies indicadoras permite a partir de la prueba de Monte Carlo, definir el número de grupos más óptimo a través del número total de especies indicadoras y el valor promedio de significancia (p), considerando $\alpha=0.05$. De acuerdo con McCune y Mefford (1999) el rango de VI es de 0-100, donde 100 indica a una especie indicadora perfecta de un grupo. Tanto para el análisis de conglomerados como para el análisis de especies indicadoras se utilizó el programa PC-ORD v. 4.25 (McCune y Mefford 1999).

Mediante la matriz de IVI de las especies por parcelas, se realizó una ordenación utilizando el método NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling) utilizando el programa PC-ORD v. 4.25 en el que se seleccionó la opción de autopiloto y la medida de distancia de Sorensen (Bray-Curtis). Esta técnica de ordenación permite visualizar de manera gráfica la distribución de las parcelas de muestreo a través de los ejes y las especies asociadas a cada una. En este caso se muestran las especies con mayor valor de IVI.

4.2.4.2 Diversidad florística

Para establecer la diversidad de estos tipos de vegetación a través de la cronosecuencia se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Weaver (H'), índice de Simpson (λ), el índice Alfa de Fisher (α) y el índice de equidad de Pielou (J') (Moreno 2001, Díaz et ál. 2002, Berry 2002, Godínez-Ibarra y López-Mata 2002).

Tanto el índice de Shannon-Weaver (H'), como el de Simpson (λ) y el alfa de Fisher se calcularon mediante el programa EstimateS V.8 (Colwell 2006).

Las bases de datos generados mediante Estimates V.8 (Colwell 2006) se utilizaron para elaborar las curvas de rarefacción para lo cual se empleó el programa SigmaPlot 2000.

Los datos de estructura, riqueza y diversidad, florística y funcional fueron analizados usando ANDEVA para un diseño completamente aleatorizado con 4 repeticiones por tratamiento. Los tratamientos consisten en tres tiempos sucesionales y un bosque de referencia, y el modelo matemático para el análisis es:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + \varepsilon_{ij}$$

donde:

Y_{ij} = la variable respuesta

μ = la media general

T_i = el efecto del i -ésimo tratamiento

ε_{ij} = el término de error aleatorio independiente supuestamente distribuido normal con media cero y varianza constante.

Para determinar diferencias entre medias de tratamientos se utilizó la prueba LSD de Fisher. Todas las pruebas estadísticas se realizaron mediante el programa InfoStat versión 2009 (Di Rienzo et ál. 2009), con un nivel de significancia de 0.05.

4.3 Resultados

4.3.1 *Composición, estructura y diversidad florística*

4.3.1.1 **Composición florística**

Se registraron 7, 949 individuos con $dap \geq 5$ cm en las 16 parcelas de 50 m x 50 m (0.25 ha), pertenecientes a 113 especies distribuidas en 38 familias botánicas y 91 géneros. Seis especies fueron determinadas hasta el nivel de género y una especie de la familia Euphorbiaceae no pudo ser determinada. En el total de parcelas estudiadas la familia Fabaceae fue la más importante en número de especies con 25, seguida de Euphorbiaceae con 8 especies, Rubiaceae con 6 y Sapindaceae con 5; Boraginaceae, Ebenaceae, Flacourtiaceae, Polygonaceae y Sapotaceae estuvieron representadas por 4 especies cada una y el resto de las familias presentaron entre 1 a 3 especies. Quince familias presentaron solo una especie.

Respecto a la dominancia de familias por el número de especies por tratamiento se observa un patrón similar a la descripción general a lo largo de la cronosecuencia, es decir se observa una dominancia de las familias Fabaceae y Euphorbiaceae seguidas por Rubiaceae y Sapindaceae además de Polygonaceae y Flacourtiaceae (Cuadro 1).

Cuadro 1. Familias mejor representadas específicamente a lo largo de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana superennifolia en Calakmul, Campeche (se incluyen las familias con 4 o más especies).

Familias	Tratamientos			
	4-6 años	14-16 años	19-21 años	BP
Fabaceae	13	19	15	14
Euphorbiaceae	7	5	5	7
Rubiaceae	---	---	---	5
Sapindaceae	---	5	4	---
Polygonaceae	4	4	---	4
Flacourtiaceae	---	---	---	4

En la categoría de edad de 4-6 años (T1), *Lysiloma latisiliquum* presentó el valor más alto de IVI por su alta abundancia y área basal. Esta especie con menor abundancia pero con el mismo valor promedio de área basal ocupa los lugares quinto y sexto en las categorías de edad de 14-16 años (T2) y de 19-21 años (T3), respectivamente. Por su abundancia *Bursera simaruba* fue la segunda especie más importante en el T1; en tanto, en el T2 y T3 ocupó el primer lugar por su abundancia y área basal. *Cecropia peltata* solo apareció en el T1 ocupando el tercer lugar, básicamente por su área basal ya que fue poco abundante y frecuente. *Lonchocarpus xuul*, que ocupa el cuarto lugar en este tratamiento, es una especie muy abundante en los bosques secundarios de esta edad, sin embargo tal parece que de los 4-6 años de abandono un alto porcentaje de individuos de esta especie tienen un dap inferior a los 5 cm (observaciones personales del autor). *Piscidia piscipula*, *Thevetia gaumeri*, *Sideroxylon salicifolium*, *Vitex gaumeri*, *Caesalpinia yucatanensis* y *Hampea trilobata* complementan las especies más importantes de acuerdo a su IVI en esta clase de edad (Cuadro 2).

Para la categoría de edad de 14-16 años (T2) la segunda especie con mayor IVI fue *P. piscipula*, por debajo de *B. simaruba* ya mencionada. La tercera especie con mayor valor de IVI fue *H. trilobata* seguida por *L. latisiliquum*, *T. gaumeri*, *Spondias mombin*, *V. gaumeri*, *Croton arboreus*, *Lonchocarpus yucatanensis* y *Jatropha gaumeri* (Cuadro 2).

En el caso de la categoría de edad de 19-21 años (T3) las especies con mayor IVI fueron *B. simaruba* y *P. piscipula* y, apareciendo por primera vez, *Thouinia paucidentata*, una especie común en todas las clases de edad con abundantes rebrotes en las primeras etapas de sucesión. Otras especies con alto IVI fueron *Acacia gaumeri*, *L. latisiliquum*, *L. xuul*, *C. arboreus*, *Ginnopodium floribundum*, *H. trilobata* y *T. gaumeri* (Cuadro 2).

En el BP la especie con el mayor IVI fue *T. paucidentata*, poco abundante en el bosque primario pero con valores importantes de área basal, le siguieron *Drypetes lateriflora* un árbol pequeño perennifolio abundante en el sotobosque, *G. floribundum* también un árbol pequeño pero caducifolio y abundante en el sotobosque. Aparte de *L. xuul* y de *B. simaruba* (séptimo y décimo lugar) el resto de las especies con mayor IVI en el BP son especies perennifolias típicas de bosques maduros tales como *Guaiacum sanctum*, *Manilkara zapota*, *Brosimum alicastrum*, *Amyris elemífera* y *Melicoccus oliviformis*. Con excepción de *A. elemifera*, estas especies perennifolias también se encontraron en los bosques secundarios (Cuadro 2).

Cuadro 2. Índice de Valor de Importancia por tratamiento en la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se presentan las 10 especies con los valores más altos).

	N	Nr	G	Gr	F	Fr	IVI	IVIr
4-6 años								
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	266	19.65	2.20	32.58	3	2.75	54.98	18.33
<i>Bursera simaruba</i>	227	16.77	0.99	14.70	4	3.67	35.13	11.71
<i>Cecropia peltata</i>	69	5.10	0.60	8.89	2	1.83	15.82	5.27
<i>Lonchocarpus xuul</i>	102	7.53	0.28	4.09	4	3.67	15.29	5.10
<i>Piscidia piscipula</i>	50	3.69	0.35	5.13	4	3.67	12.49	4.16
<i>Thevetia gaumeri</i>	59	4.36	0.20	2.96	4	3.67	10.99	3.66
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	70	5.17	0.26	3.82	1	0.92	9.91	3.30
<i>Vitex gaumeri</i>	36	2.66	0.21	3.14	3	2.75	8.55	2.85
<i>Caesalpinia yucatanensis</i>	42	3.10	0.16	2.42	1	0.92	6.43	2.14
<i>Hampea trilobata</i>	32	2.36	0.09	1.26	3	2.75	6.83	2.13
Subtotal	953	70.38	5.34	78.99	29	26.61	175.98	58.65
Otros	401	29.62	1.42	21.01	80	73.39	124.02	41.35
Total	1354	100	6.76	100	109	100	300	100
14-16								
<i>Bursera simaruba</i>	285	12.95	2.83	16.78	4	2.68	32.42	10.81
<i>Piscidia piscipula</i>	224	10.18	2.56	15.22	4	2.68	28.09	9.36
<i>Hampea trilobata</i>	275	12.50	0.92	5.44	4	2.68	20.62	6.87
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	93	4.23	2.16	12.80	2	1.34	18.37	6.12
<i>Thevetia gaumeri</i>	160	7.27	0.85	5.03	4	2.68	14.99	5.00
<i>Spondias mombin</i>	63	2.86	1.58	9.40	4	2.68	14.95	4.98
<i>Vitex gaumeri</i>	67	3.05	0.80	4.75	4	2.68	10.48	3.49
<i>Croton arboreus</i>	113	5.14	0.36	2.11	3	2.01	9.26	3.09
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i>	86	3.91	0.40	2.35	3	2.01	8.27	2.76
<i>Jatropha gaumeri</i>	54	2.45	0.34	2.00	4	2.68	7.14	2.38
Subtotal	1420	64.55	12.79	75.88	36	24.16	164.58	54.86
Otros	780	35.455	4.07	24.12	113	75.84	135.42	45.08
Total	2200	100	16.85	100	149	100	300	100

N= densidad absoluta, Nr= densidad relativa, G= área basal absoluta, Gr= área basal relativa, F= frecuencia absoluta, Fr= frecuencia relativa, IVI= Índice de Valor de Importancia absoluta, IVIr= Índice de Valor de Importancia relativa.

Cuadro 2. (Continuación). Índice de Valor de Importancia por tratamiento en la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se presentan las 10 especies con los valores más altos).

	N	Nr	G	Gr	F	Fr	IVI	IVIr
19-21 años								
<i>Bursera simaruba</i>	264	10.68	2.59	14.72	4	2.96	28.36	9.45
<i>Piscidia piscipula</i>	161	6.51	2.06	11.72	4	2.96	21.19	7.06
<i>Thouinia paucidentata</i>	202	8.17	1.13	6.44	4	2.96	17.57	5.86
<i>Acacia gaumeri</i>	148	5.98	0.65	3.70	4	2.96	12.65	4.22
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	66	2.67	1.61	9.14	1	0.74	12.55	4.18
<i>Lonchocarpus xuul</i>	145	5.86	0.78	4.45	3	2.22	12.53	4.18
<i>Croton arboreus</i>	170	6.87	0.48	2.74	3	2.22	11.84	3.95
<i>Gymnopodium floribundum</i>	140	5.66	0.53	3.00	4	2.96	11.63	3.88
<i>Hampea trilobata</i>	143	5.78	0.50	2.83	3	2.22	10.84	3.61
<i>Thevetia gaumeri</i>	83	3.36	0.70	3.97	4	2.96	10.29	3.43
Subtotal	1522	61.54	11.02	62.72	34	25.19	149.45	49.82
Otros	951	38.46	6.55	38.46	101	74.81	150.55	50.17
Total	2473	100	17.6	101.2	135	100	300	100
BP								
<i>Thouinia paucidentata</i>	151	7.86	2.48	9.06	4	2.26	19.17	6.39
<i>Drypetes lateriflora</i>	214	11.13	1.38	5.04	4	2.26	18.44	6.15
<i>Gymnopodium floribundum</i>	209	10.87	1.43	5.23	3	1.69	17.80	5.93
<i>Guaiaacum sanctum</i>	103	5.36	1.80	6.57	3	1.69	13.62	4.54
<i>Manilkara zapota</i>	49	2.55	2.20	8.03	4	2.26	12.84	4.28
<i>Brosimum alicastrum</i>	45	2.34	2.29	8.37	3	1.69	12.41	4.14
<i>Lonchocarpus xuul</i>	106	5.52	1.05	3.84	4	2.26	11.61	3.87
<i>Amyris elemifera</i>	100	5.20	0.88	3.22	3	1.69	10.12	3.37
<i>Melicoccus oliviformis</i>	40	2.08	1.45	5.31	4	2.26	9.65	3.22
<i>Bursera simaruba</i>	30	1.56	1.37	5.00	4	2.26	8.82	2.94
Subtotal	1047	54.47	16.33	59.66	36	20.34	134.48	44.83
Otros	875	45.53	11.04	40.34	141	79.66	165.52	55.20
Total	1922	100	27.36	100	177	100	300	100

N= densidad absoluta, Nr= densidad relativa, G= área basal absoluta, Gr= área basal relativa, F= frecuencia absoluta, Fr= frecuencia relativa, IVI= Índice de Valor de Importancia absoluta, IVIr= Índice de Valor de Importancia relativa.

Mediante el análisis de conglomerados se construyó el dendrograma de la Figura 6, y en combinación con el análisis de especies indicadoras (25 especies indicadoras, media de $p=0.0183$), se determinaron tres grupos y dos parcelas que no se pudieron ubicar en algún grupo. El Grupo 1 ubicó 7 de las 16 parcelas (2 del T1, 3 del T2, 2 del T3); en el Grupo 2 se ubicaron tres parcelas (1 del T2, 2 del T3). Las parcelas 2 y 4 del T1 fueron las más disímiles entre ellas y el resto de los grupos, debido a una fuerte dominancia de *C. peltata* en la parcela

2 y de *L. latisiliquum* en la parcela 4; además de que *G. sepium* y la Euphorbiaceae, cuya especie es desconocida, aparecieron únicamente en estas dos parcelas. Por su parte, las parcelas del BP formaron un único grupo, siendo la parcela 2 la más disímil. En general, se observó que no existe un patrón de agrupamiento por edad de abandono a través de la cronosecuencia, porque durante estas etapas de la sucesión, las especies dominantes de acuerdo a los valores de IVI fueron similares.

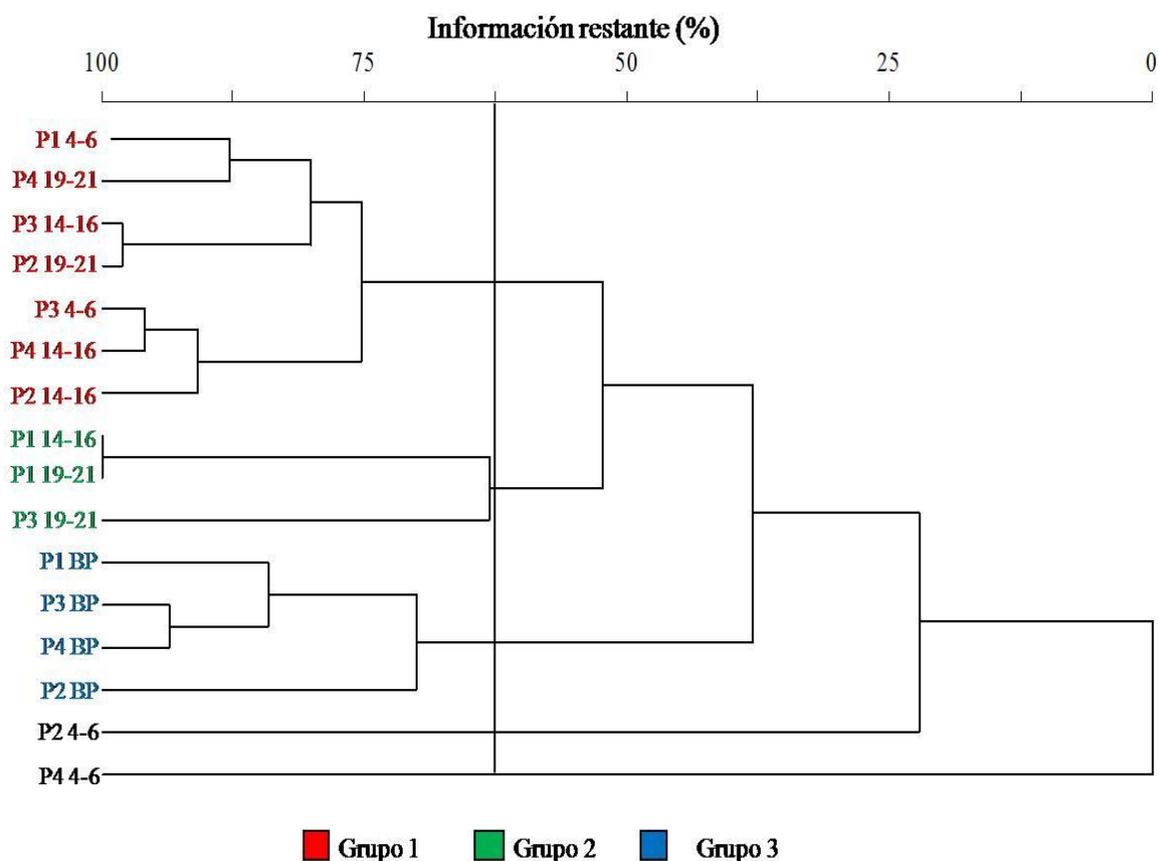


Figura 6. Dendrograma producto del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclídea) de los IVIs de las especies de 16 parcelas de 0.25 ha, a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche.

Respecto a las especies indicadoras se obtuvo un total de 25, variando de 44.3-100 el rango de Valor de Importancia (VI): el Grupo 1 exhibió 5 especies indicadoras, el Grupo 2 presentó 5, el Grupo 3 presentó 10 y las dos parcelas que no se agruparon 5 (Cuadro 3). Solo 2 especies indicadoras del Grupo 1 y del Grupo 2 aparecen entre las 10 primeras especies con mayor valor de IVI por edad de abandono: *B. simaruba* que aparece en todas las categorías de edad incluyendo el BP y *P. piscipula* que aparece en todas las categorías de edad, pero no en

el BP. Los valores más altos de indicación (75.3-100) se dan en las especies de las parcelas que no se agruparon. Estas especies son típicas de edades sucesionales tempranas; por ejemplo, *Gliricidia sepium*, *Trema micrantha* y *Euphorbiaceae*, solo aparecen en el T1 y *C. peltata* y *A. tomentosa*, aunque aparecen en otras categorías de edad son más abundantes en el T1. *C. peltata* fue la única especie indicadora, de estas dos parcelas, que presentó un alto valor de IVI por categoría de edad (T1). En el BP también aparecieron especies con altos valores de indicación, entre las que destaca *Malmea depressa*, que solo apareció en el BP. Cinco especies con valores de indicación significativos también aparecen con altos valores de IVI en el BP: *D. lateriflora*, *M. zapota*, *A. elemífera*, *M. oliviformis* y *T. paucidentata*. En general el BP es el grupo mejor diferenciado al presentar especies claramente dominantes (Cuadro 3).

Considerando el objetivo de caracterizar el bosque a lo largo de la cronosecuencia se corrió el análisis de especies indicadoras tomando en cuenta las categorías de edad (4-6 años, 14-16 años, 19-21 años y el BP). En este caso, se obtuvieron 16 especies indicadoras ($p=0.025$).

El T1 presentó 3 especies indicadoras, *Eupatorium albicaule*, *T. micrantha* y *A. tomentosa*; las dos últimas aparecen como indicadoras en las parcelas que no se agruparon en el dendrograma y que pertenecen a esta categoría de edad. Estas especies, como ya se ha comentado, son típicas de bosques sucesionales muy jóvenes; por ejemplo, *E. albicaule*, es un arbusto o herbácea perenne que se observó que empezaba a desenraizar y secarse en parcelas de esta edad y no se observó en ninguna otra categoría de edad. El T2 presentó 2 especies indicadoras, *Hampea trilobata* y *Jatropha gaumeri*, ambas heliófitas, muy abundantes y con valores altos de IVI en este tratamiento o categoría de edad. El T3 solo presentó una especie indicadora, *Karwinskia humboldtiana*, una especie heliófita durable, de madera dura, poco abundante, que solo apareció en esta categoría de edad. Por último, el BP es de nuevo el que mejor se diferenció por tener más especies indicadoras y altos valores de indicación (43.4-100). De nuevo son 10 especies indicadoras -solo no aparece *C. acapulcensis* y aparece en su lugar *Exostema mexicanum*- y las mismas 5 del primer análisis también aparecen entre las 10 especies con valores altos de IVI. Fueron de nuevo las especies con mayor valor de indicación, *M. depressa* y *M. zapota* (Cuadro 4).

Cuadro 3. Especies indicadoras (prueba de Monte Carlo, $p < 0.05$) de los grupos definidos a partir del análisis de conglomerados en la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.

Especie	Clave	Grupo	VI	VI promedio	Desviación estándar	p*
<i>Erythroxylon sp.</i>	ERYTSP	1	71.4	29.4	14.16	0.020
<i>Nectandra coriacea</i>	NECTCO	1	61.8	32.4	13.61	0.039
<i>Diospyros verae-crucis</i>	DIOSVE	1	58.5	35.5	7.99	0.002
<i>Trichilia hirta</i>	TRICGL	1	55.2	34.2	8.94	0.009
<i>Bursera simaruba</i>	BURSSI	1	48.7	34.8	4.73	0.006
<i>Pithecellobium mangense</i>	PITHMA	2	78.2	33.1	14.84	0.004
<i>Sapranthus campechianus</i>	SAPRCA	2	66.7	28.2	13.80	0.036
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	KARWHU	2	58.4	28.6	15.39	0.045
<i>Piscidia piscipula</i>	PISCPI	2	57	37.8	7.98	0.013
<i>Croton lundelli</i>	CROTLU	2	56.7	36.4	11.05	0.043
<i>Malmea depressa</i>	MALMDE	3	100	29.1	14.71	0.001
<i>Drypetes lateriflora</i>	DRYPLA	3	95.5	35.1	15.91	0.001
<i>Manilkara zapota</i>	MANIZA	3	92.6	31.8	15.36	0.002
<i>Krugiodendron ferreum</i>	KRUGFE	3	87.3	32.8	13.4	0.001
<i>Amyris elemifera</i>	AMYREL	3	75	30.3	16.15	0.030
<i>Guettarda elliptica</i>	GUETEL	3	75	27.7	15.53	0.031
<i>Melicoccus oliviformis</i>	MELIOL	3	65.7	38.3	13.25	0.044
<i>Coccoloba acapulcencis</i>	COCCAC	3	57.6	33.9	9.91	0.006
<i>Thouinia paucidentata</i>	THOUPA	3	48.7	35.9	5.58	0.015
<i>Guapira sp.</i>	GUAPSP	3	44.3	34.1	6.13	0.041
<i>Euphorbiaceae</i>	EUPHOR	4	100	27.6	14.35	0.011
<i>Gliricidia sepium</i>	GLIRSE	4	100	27.9	13.68	0.011
<i>Cecropia peltata</i>	CECRPE	4	95.6	36.5	17.88	0.027
<i>Trema micranta</i>	TREMMI	4	91.3	29	15.68	0.007
<i>Albizia tomentosa</i>	ALBITO	4	75.3	30.7	15.12	0.013

Cuadro 4. Especies indicadoras (prueba de Monte Carlo, $p < 0.05$) por tratamientos (categorías de edad de abandono) en parcelas de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.

Especie	Clave	Grupo/ tratamiento	VI	VI promedio	Desviación estándar	p
<i>Eupatorium albicaule</i>	EUPAAL	1 (T1)	75	23.7	14.22	0.025
<i>Trema micrantha</i>	TREMMI	1 (T1)	75	24	13.63	0.025
<i>Albizia tomentosa</i>	ALBITO	1 (T1)	55.5	28.5	13.13	0.036
<i>Hampea trilobata</i>	HAMPTR	2 (T2)	52.6	34.5	7.96	0.024
<i>Jatropha gaumeri</i>	JATRGA	2 (T2)	44.9	33.3	5.43	0.025
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	KARWHU	3 (T3)	75	24.2	14.3	0.028
<i>Drypetes lateriflora</i>	DRYPLA	4 (BP)	92.4	32.4	14.33	0.001
<i>Krugiodendron ferreum</i>	KRUGFE	4 (BP)	79.7	30.6	11.83	0.001
<i>Malmea depressa</i>	MALMDE	4 (BP)	100	26.5	12.79	0.001
<i>Manilkara zapota</i>	MANIZA	4 (BP)	87.8	30.5	14.39	0.008
<i>Melicoccus oliviformis</i>	MELIOL	4 (BP)	62.5	37.9	12.47	0.015
<i>Amyris elemifera</i>	AMYREL	4 (BP)	75	28.4	15.13	0.039
<i>Exostema mexicanum</i>	EXOSME	4 (BP)	63.5	26.9	13.38	0.039
<i>Guettarda elliptica</i>	GUETEL	4 (BP)	75	24.8	15.03	0.039
<i>Thouinia paucidentata</i>	THOUPA	4 (BP)	43.3	34.6	4.87	0.043
<i>Guapira sp.</i>	GUAPSP	4 (BP)	41.7	32.1	7.02	0.049

El análisis de ordenación NMS muestra una tendencia similar al observado en el análisis de conglomerados para los grupos identificados. La ordenación final (solución recomendada 3-dimensional) mostró un “stress” final de 8.434 y una estabilidad de 0.000010 con 108 iteraciones. Considerando que el criterio de estabilidad recomendado es de 0.00010 el resultado obtenido en este análisis se considera una solución estable (McCune y Grace 1999). El gráfico de ordenación indica que la suma de los ejes 1 y 3 explican el 67.9% de la variación (eje 1, 29.3% y eje 3, 38.6%). En el diagrama de ordenación puede observarse que la variación entre las parcelas es continua, principalmente entre las parcelas que forman parte de las diferentes categorías de edad a través de la cronosecuencia. Es posible, sin embargo, observar una tendencia de agrupación que es más claro respecto al bosque primario (Figura 7).

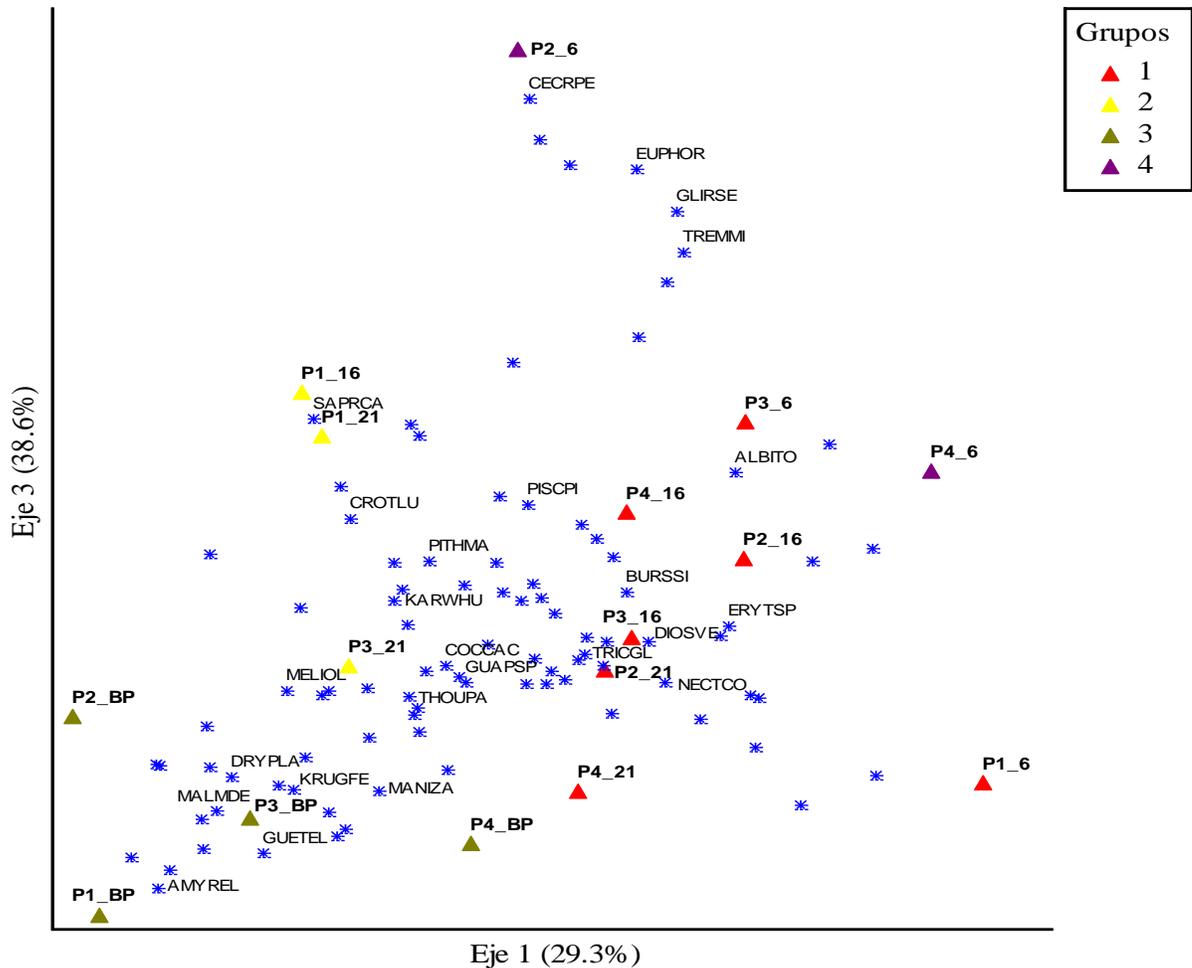


Figura 7. Diagrama de ordenación resultado del análisis NMS para 16 parcelas de 0.25 ha y su relación con las especies con mayor valor de indicación a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en Calakmul, Campeche. Los triángulos representan las parcelas y los colores la relación con el agrupamiento a partir del análisis de conglomerados. Para las claves de las especies ver Cuadro 3.

4.3.1.2 Estructura

Densidad (N). La densidad promedio de individuos (N/ha^{-1}) con $dap \geq 5$ cm varió con la edad de abandono desde poco más de 1, 350 $indiv/ha^{-1}$ en T1 (4-6 años) hasta cerca de 2, 480 $indiv/ha^{-1}$ en las parcelas del T3 (19-21 años). En tanto, el bosque primario presentó un promedio de 1, 922 $indiv/ha^{-1}$. Se observa una tendencia de incremento discreto conforme avanza la edad de abandono, pero sin diferencia estadística significativa.

Considerando la abundancia (N/ha^{-1}) promedio total, no se encontró diferencia significativa mediante ANDEVA entre las categorías de edad a lo largo de la cronosecuencia ni de estas respecto al bosque primario (Figura 8).

Si se analiza las clases diamétricas donde se concentra la mayoría de los individuos registrados; en la clase diamétrica de 5-9 cm (N=72.8%) se observa una tendencia de incremento de la abundancia conforme avanza la edad de abandono; sin embargo, no hay diferencia significativa a través de la cronosecuencia ni con respecto al BP. En esta categoría diamétrica la abundancia promedio de T1 es más similar a los valores de abundancia del BP, lo que indica una alta abundancia de individuos pequeños en el sotobosque del BP. En la clase diamétrica de 10-19 cm (N=23%) los bosques más viejos (T2 y T3) se asemejan al BP y los tres se diferencian de manera significativa del T1 ($p=0.0010$). En la clase diamétrica de 20-29 cm solo se encuentran individuos en los bosques más viejos de la cronosecuencia y su abundancia se diferencia significativamente del BP ($p=0.0001$) (Figura 8).

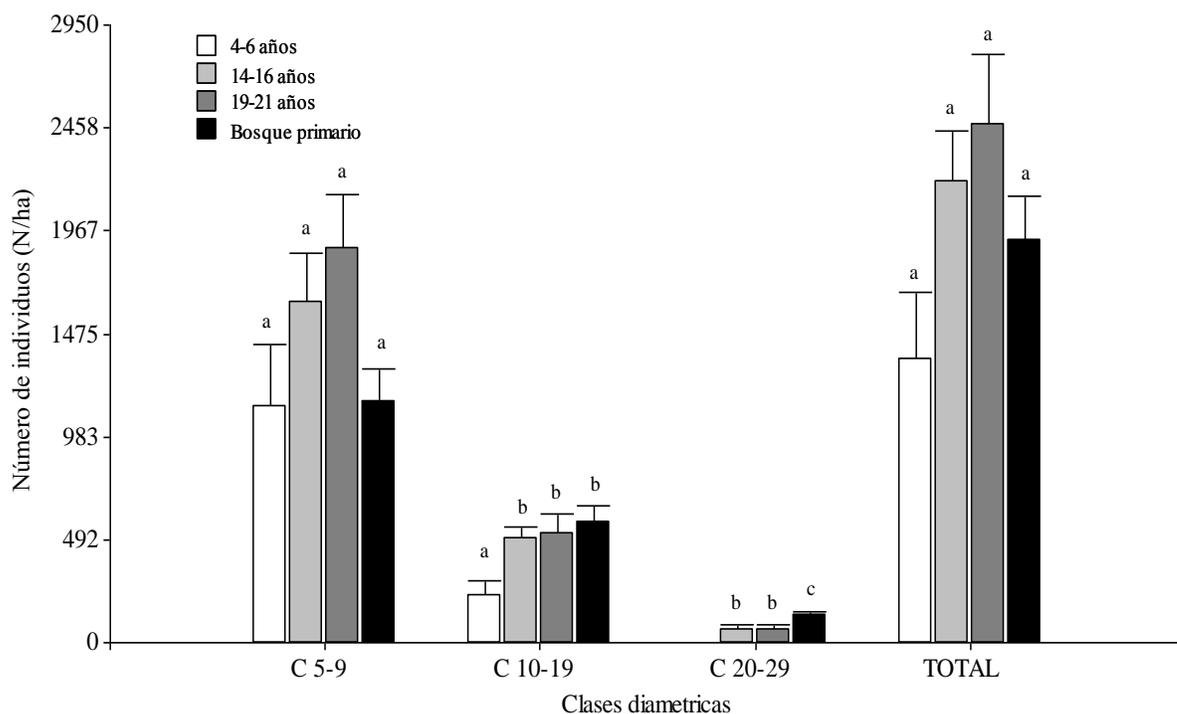


Figura 8. Número de individuos por hectárea a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche. Letras siferentes indican diferencias significativas (prueba LSD de Fisher, $\alpha=0.05$).

Área basal (G). Al igual que para la densidad, el área basal tiende a incrementar con la edad de abandono. Los valores promedio variaron de 6.7 m²/ha en T1 hasta 16.8 y 17.5 m²/ha en T2 y T3, respectivamente. El bosque primario presentó 27.36 m²/ha de área basal.

Para los valores medios de área basal, se encontró diferencia significativa mediante ANDEVA entre los bosques más jóvenes (T1) respecto a los de mayor edad de abandono (T2 y T3) y entre estos y el bosque primario ($p=0.0001$) (Figura 9). Analizando las clases diamétricas con mayor valor de área basal, se observa que en la clase de 5-9 cm ($G=32\%$) no existe diferencia significativa entre las categorías de edad. El área basal del bosque primario en esta clase diamétrica no se diferenció de ningún tratamiento y su valor es más similar al del T1. En la clase diamétrica de 10-19 cm ($G=38\%$) los valores de T2, T3 y BP son semejantes y los tres se diferencian significativamente del T1 ($p=0.0110$). En las clases diamétricas mayores los valores de área basal disminuyen hasta hacerse cero en las clases de edad más jóvenes. El área basal de la categoría de edad de 14-16 años en la clase diamétrica de 40-49 cm, probablemente esté dada por los árboles dejados en pie durante el proceso de RTQ (Figura 9).

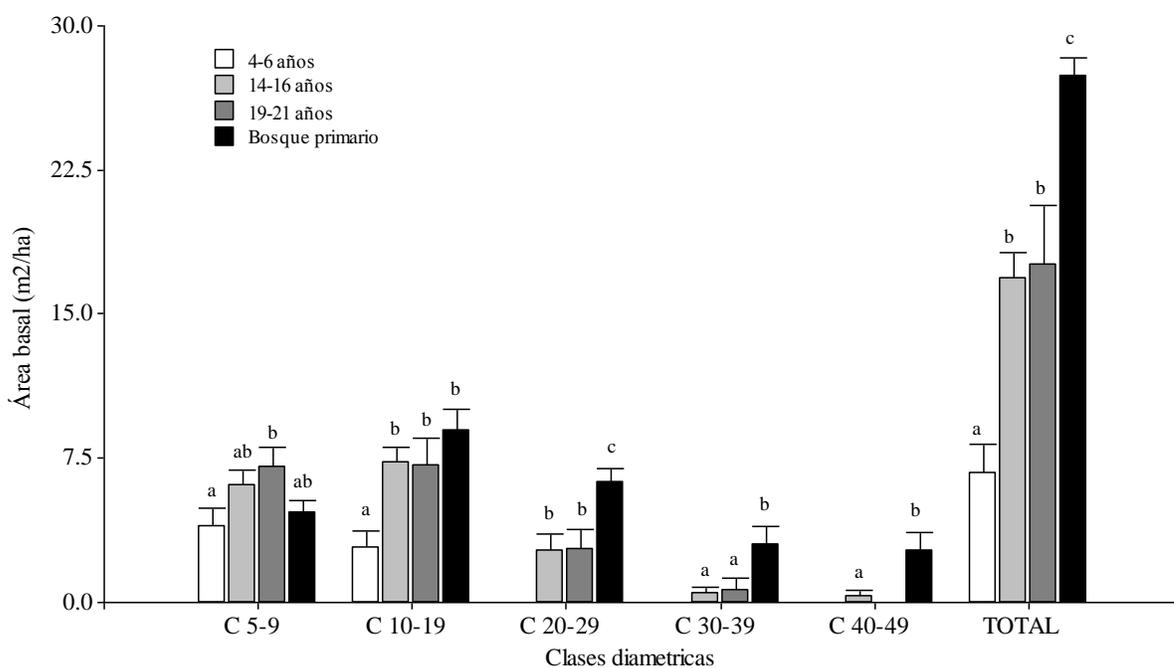


Figura 9. Área basal por hectárea a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba LSD de Fisher, $\alpha=0.05$).

Otro elemento importante en la estructura de los bosques fue la presencia de individuos con más de un tallo principal. Este rasgo se infirió como una capacidad del individuo de regenerarse a partir de rebrotes. El porcentaje de individuos con rebrotes fue levemente mayor en el T1 (35%) pero no hubo diferencia significativa con los otros bosques secundarios (31%)

y si entre éstos y el BP, de acuerdo al ANDEVA ($p < 0.0001$), que presentó apenas un 8% de individuos con rebrotes. En términos generales el porcentaje de individuos sin rebrotes fue mayor en todas las categorías de edad (Figura 10).

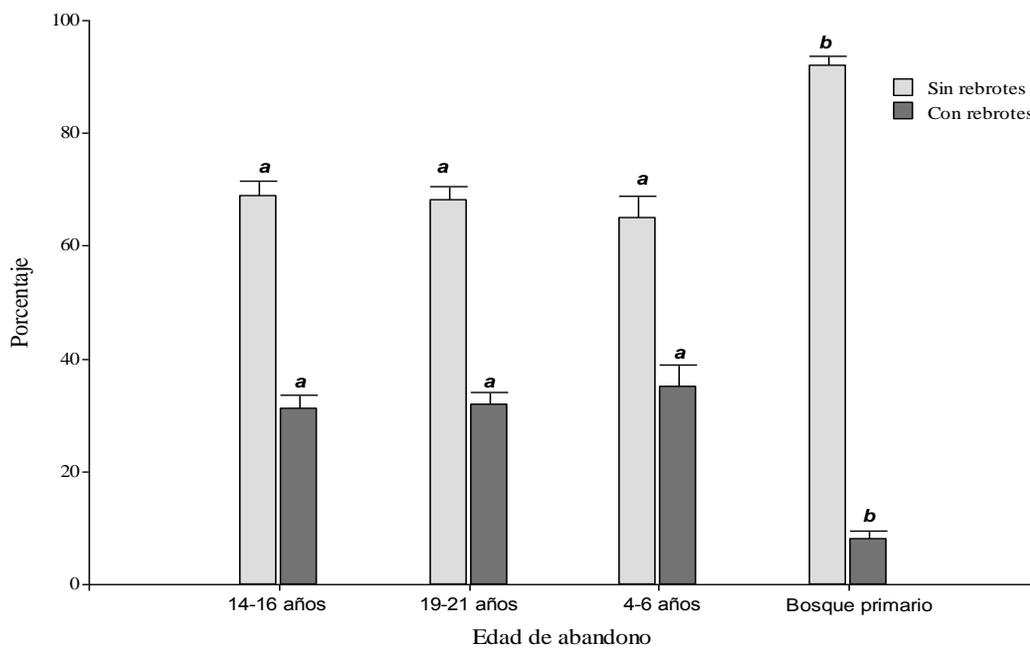


Figura 10. Porcentaje de individuos con $dap \geq 5$ cm con rebrotes a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.

4.3.2 Riqueza y diversidad

Para los valores promedio de riqueza de especies y los índices de diversidad de Shannon-Weaver (H'), Simpson (λ), Alfa de Fisher (α) y equidad (E) no se encontraron diferencias significativas utilizando ANDEVA entre las categorías de edad a través de la cronosecuencia, no obstante es posible advertir una ligera tendencia al incremento en estos valores conforme avanza la edad de abandono. El T2 (14-16 años) presentó una riqueza y diversidad ligeramente mayor que el T3 (19-21 años). Respecto al bosque primario, la riqueza de especies se diferenció de manera significativa del T1 y del T3 ($p=0.0231$). También se encontraron diferencias significativas para el índice de diversidad de Shannon entre el bosque primario con mayor diversidad y el bosque de la categoría de edad de 4-6 años menos diverso ($p=0.0547$). El índice Alfa de Fisher también registró diferencia significativa entre el BP y las categorías de edad de 14-16 y de 19-21 años ($p= 0.0231$) (Cuadro 5).

Los valores de equidad del índice de Pielou (J'), indicaron cierta dominancia específica en cada uno de los tratamientos; sin embargo, no se encontró diferencia significativa entre estos. La categoría de edad de 4-6 años presentó el valor más bajo de equidad. En este tratamiento *L. latisiliquum* y *B. simaruba* concentraron el 44% de la densidad (Cuadro 2). El bosque primario presentó una distribución más equitativa de individuos entre las especies y aunque esta diferencia respecto a las clases de edad de la cronosecuencia sea mínima se puede observar en la curva de rango-abundancia (Figura 11).

Cuadro 5. Valores promedio y error estándar de riqueza, índices de diversidad y equidad por categoría de edad (tratamientos) en la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba LSD de Fisher, $\alpha \leq 0.05$).

Índice	Tratamientos				F	P
	4-6 años	14-16 años	19-21 años	Bosque primario		
Riqueza (S)	27±2.46 a	37±4.03 ab	34±3.45 a	44±3.09 b	4.59	0.0231
Shannon (H')	2.40±0.16 a	2.80±0.11 ab	2.69±0.13 ab	2.99±0.12 b	3.37	0.0547
Simpson (λ)	6.96±1.40 a	11.54±1.14 a	11.0±1.52 a	12.94±2.09 a	2.40	0.1191
α Fisher	7.20±0.66 a	9.28±1.51 ab	7.68±0.74 a	11.93±0.84 b	4.59	0.0231
Equidad (J')	0.73±0.06 a	0.78±0.01 a	0.77±0.02 a	0.79±0.02 a	0.58	0.6364

Las curvas de rango abundancia para cada tratamiento a lo largo de la cronosecuencia y el bosque primario, confirman la presencia de pocas especies con altos valores de abundancia y muchas especies representadas por pocos individuos. Esta tendencia es más evidente en la categoría de edad de 14-16 donde tres especies presentan la mayor densidad de individuos y la diferencia entre su abundancia es mínima (*B. simaruba*, *P. piscipula* y *H. trilobata*). El BP también presenta dos especies muy abundantes (*D. lateriflora* y *G. floribundum*). En la categoría de edad de 4-6 años y la de 19-21 años la distancia entre la primera especie más abundante y la siguiente es mayor (Figura 11).

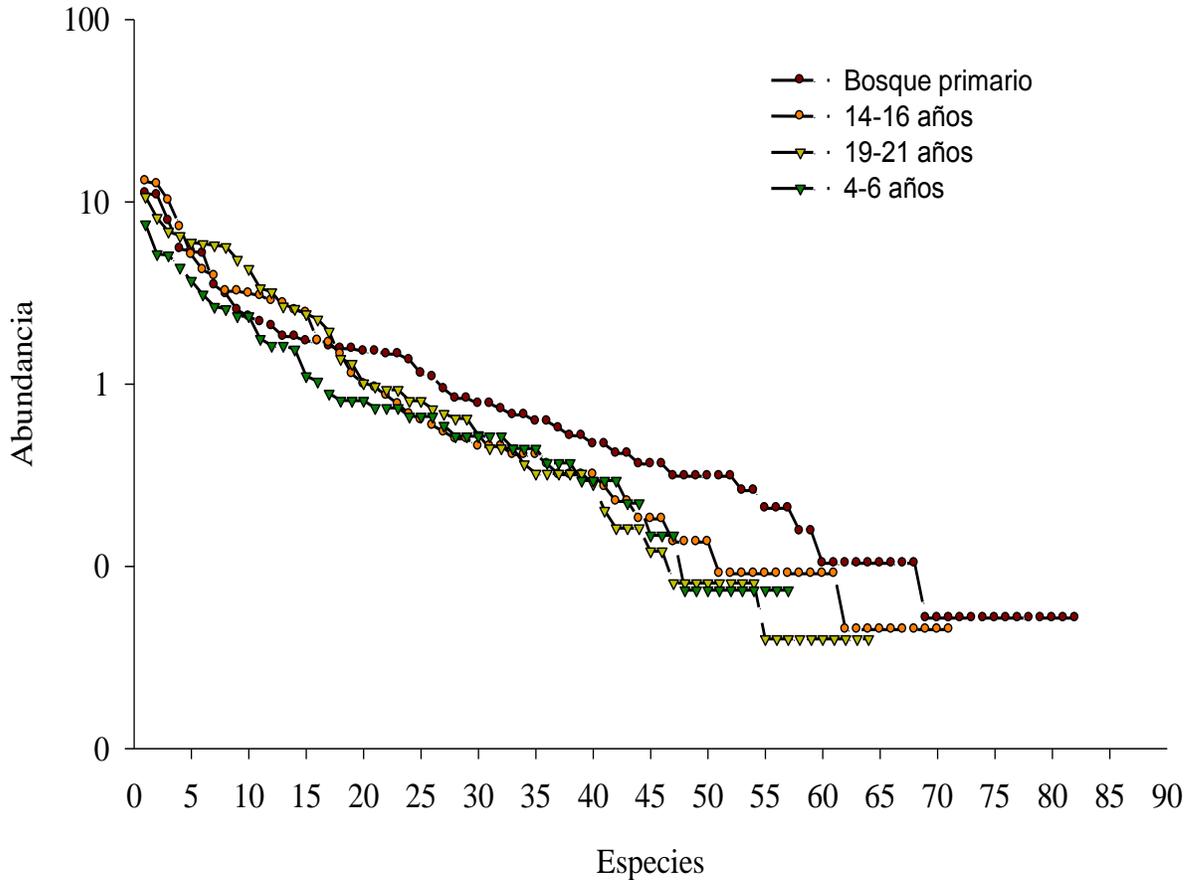


Figura 11. Curvas de rango abundancia por categoría de edad a lo largo de la cronosecuencia producto del sistema agrícola de RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.

Respecto a las curvas de rarefacción por tratamientos, se observa que después de 1000 individuos las curvas de acumulación de especies empiezan a estabilizarse. Aunque el T2 (14-16 años) acumula más especies que el T3 (19-21 años) no se diferenció de los otros bosques sucesionales hasta poco más de los 1000 individuos. Por otro lado, el bosque primario es el que acumula más especies y se diferenció claramente de los otros tratamientos desde antes de los 500 individuos (Figura 12). Aunque la acumulación de especies en los bosques secundarios se estabiliza acercándose al bosque primario la composición observada es diferente.

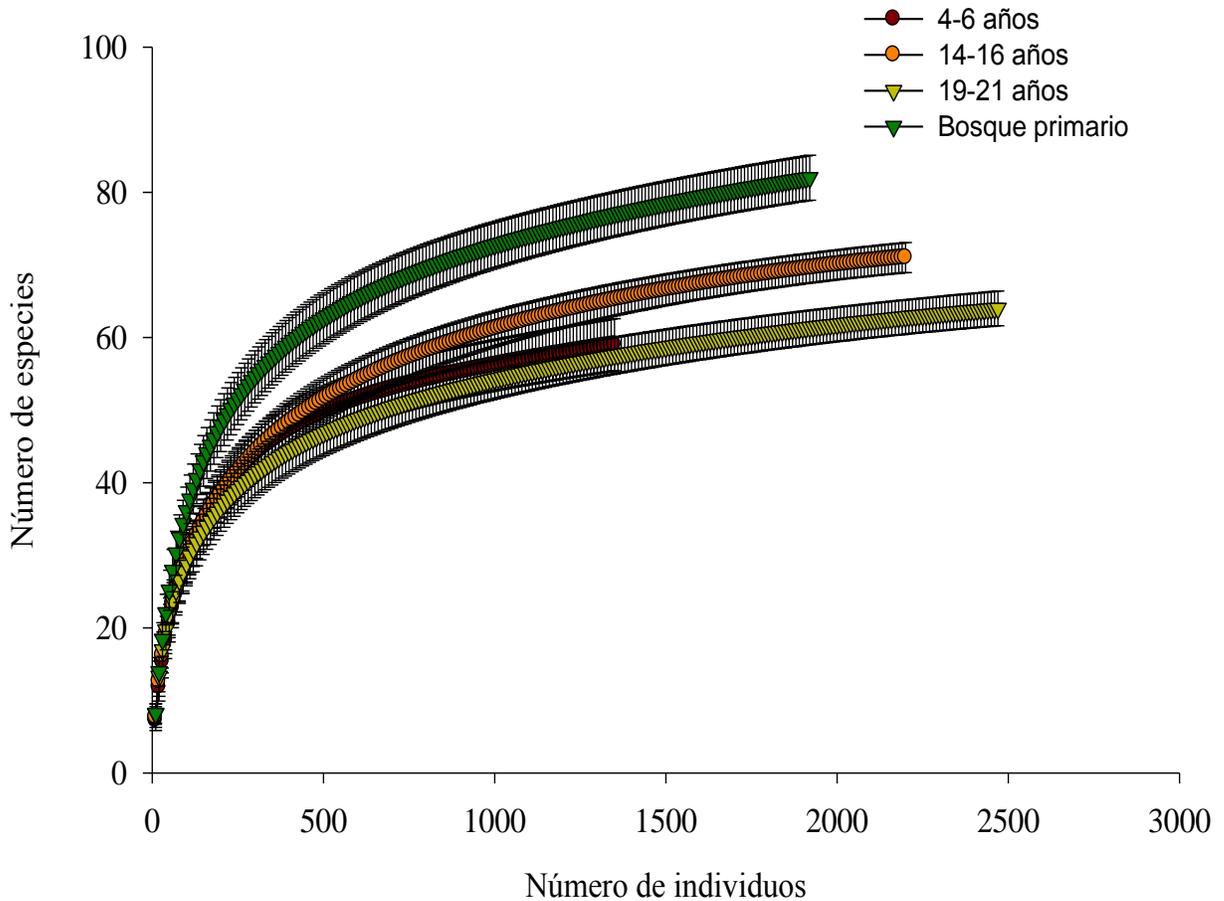


Figura 12. Curvas de acumulación de riqueza de especies por número de individuos en parcelas de 0.25 ha a través de la cronosecuencia producto de la RTQ en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.

4.4 Discusión

4.4.1 Composición florística

En el presente trabajo las familias Fabaceae, Euphorbiaceae y Rubiaceae, y en menor medida Sapindaceae, Boraginaceae, Ebenaceae, Flacourtiaceae y Polygonaceae fueron las especies más dominantes en cuanto al número de especies que las representaron. En general, estas familias en diferente orden y proporciones son las que dominan taxonómicamente las selvas tropicales del sur de México, tanto en bosques poco perturbados (Bongers et ál. 1988, Escalante 2000, Godínez-Ibarra y López-Mata 2002, Zamora et ál. 2008), en bosques en diferentes estadios sucesionales producto de la agricultura de roza, tumba y quema (RTQ) (Levy 1991, Cruz, 2000, Ceccon et ál. 2002, Levy et ál 2006) y en sitios con otros usos e intensidades de manejo del suelo (González-Iturbe et ál. 2002, Romero-Duque et ál. 2007).

La dominancia de pocas familias representadas por un alto número de especies (Carnevali et ál. 2003), así como la presencia de muchas familias representadas por pocas o una especie ha sido ampliamente reportado en sitios tropicales de baja altura en general, particularmente con respecto a la familia Fabaceae (Gillespie et ál. 2000, Godínez-Ibarra y López-Mata 2002). La dominancia específica de la familia Fabaceae en todas las categorías de edad y en el bosque primario puede deberse a que muchas especies de esta familia presentan una gran capacidad de regenerarse a partir de rebrotes, tienen una alta capacidad de fijar nitrógeno (González-Iturbe et ál. 2002) y de acuerdo con Miller y Kauffman (1998b) esta dominancia también puede estar relacionada a la resistencia de las semillas de fabaceas al fuego y a que la temporada de quemas en los bosques secos muchas veces coincide con el pico de dispersión de semillas.

Considerando las especies dominantes, en los tratamientos a través de la cronosecuencia, los bosques sucesionales de este estudio se pueden identificar como asociaciones de origen secundario de tzalam (*L. latisiliquum*), de xuul (*L. xuul*) y “acahuales” de acuerdo a la descripción de la vegetación de Calakmul hecha por Martínez y Galindo-Leal (2002). En dicha descripción estos autores denominan cada asociación de acuerdo a las especies dominantes. En este sentido, la asociación secundaria mejor representada serían los “acahuales”, que de acuerdo a Martínez y Galindo-Leal (2002) son comunidades de diversas edades, ampliamente distribuidas, afectadas por agricultura, tala e incendios, están asociados a poblados y compuestas por una gran variedad de especies pioneras tales como box catzín (*A. gaumeri*), chacah (*B. simaruba*), guarumbo (*C. peltata*), dzidzilché (*G. floribundum*), majagua (*H. trilobata*), xuul (*L. xuul*), tzalam (*L. latisiliquum*), sak katzín (*M. bahamensis*), chechem (*M. browni*) y jabín (*P. piscipula*), entre las más importantes y que coinciden con este estudio.

Respecto al bosque primario, las especies dominantes más conspicuas son el guayacán (*G. sanctum*), el ramón (*B. alicastrum*), el zapote o chicle (*M. zapota*) y la huaya (*M. oliviformis*). Estas especies son reportadas como características de la selva mediana en toda el área de distribución de este tipo de vegetación (Godínez-Ibarra y López-Mata 2002, Pennington y Sarukhán 2005), con asociaciones dominadas principalmente por estas especies pero en diferentes proporciones de acuerdo a las características del sitio (Flores y Espejel

1994), tales como el origen del suelo y el contenido de humedad como parece ser el caso de Calakmul (Martínez y Galindo-Leal 2002, García et ál. 2002).

Considerando las especies dominantes en el bosque primario y siguiendo con la clasificación de Martínez y Galindo-Leal (2002) el sitio de estudio se puede ubicar dentro de la selva mediana subperennifolia de ramón (*B. alicastrum*): esta asociación es conocida localmente como “ramonal”, se desarrolla en sitios con pendiente y generalmente está asociada a vestigios arqueológicos. Tiene una gran variación en cuanto a su fenología foliar ya que se pueden encontrar como selva mediana subcaducifolia. Otra asociación que se puede identificar es la de guayacán (*G. sanctum*); esta asociación se presenta en lomas, tiene un dosel más abierto y también se puede presentar como selva mediana subcaducifolia. La ubicación de parcelas dominadas por *G. sanctum* es importante tomando en cuenta que Calakmul es la única región de Mesoamérica y el mundo donde existe una extensión considerable de bosques dominados por la composición florística de esta asociación vegetal (Martínez y Galindo-Leal 2002, López-Toledo et ál. 2008).

La condición más subcaducifolia en el bosque primario puede estar indicado por la presencia de especies netamente heliófitas durables, de acuerdo a la clasificación de Sánchez et ál. (2001), tales como dzidzilché (*G. floribundum*), kánchunup (*T. paucidentata*), xuul (*L. xuul*) y chacah (*B. simaruba*) (por considerar solo las especies con mayor IVI). No obstante, la dominancia de estas especies puede ser relativamente reciente debido a disturbios antropogénicos, tales como la fuerte extracción maderera (García et ál. 2001, Haenn 2002) y disturbios naturales como huracanes, sequías e incendios (Whigham et ál. 1991); esta situación es exacerbada, y estas especies favorecidas, por el proceso de disminución gradual de la precipitación media anual registrada en las últimas décadas en la región de Calakmul (Martínez y Galindo-Leal 2002).

El análisis de conglomerados, como herramienta útil para agrupar datos de acuerdo a su similaridad cuando no se conoce una estructura previa de agrupamiento (Di Rienzo et ál. 2009) se ha utilizado en estudios de vegetación, entre otros fines, para definir tipos de bosques basado en las especies dominantes (Pérez et ál. 2001, Murrieta et ál. 2007, Chain 2009). En este estudio se construyó un dendrograma a partir del análisis de conglomerados con la finalidad de conocer si las parcelas se agrupan de acuerdo a la edad de abandono (tratamientos

o categorías de edad). Con el apoyo del análisis de especies indicadoras se pudieron determinar tres grupos: dos grupos constituidos por las parcelas de bosque secundario -más dos parcelas de la categoría de edad de 4-6 años que no se agruparon- y las parcelas del bosque primario en un grupo más o menos compacto. Analizando tanto las especies dominantes con valores de IVI más altos, como las especies indicadoras en las parcelas de la cronosecuencia se observa que en su mayoría corresponden a especies heliófitas durables mezcladas en menor medida con especies heliófitas efímeras propias de bosques jóvenes (Finegan 1992, Guariguata y Ostertag 2001, Sánchez et ál. 2007). De hecho, si se traza una línea de corte al 50% de información restante en el dendrograma (Figura 6), como un criterio sugerido por Di Rienzo et ál. (2009), se obtienen dos grupos; por un lado, todas las parcelas de la cronosecuencia (excepto de nuevo las parcelas 2 y 4 de la categoría de 4-6 años) y por otro lado las parcelas del bosque primario.

Al realizar el análisis de especies indicadoras, agrupando las parcelas de acuerdo a la edad de abandono, es interesante notar que la tendencia anterior es similar; aunque de manera más clara, ya que solo en la categoría de 4-6 años, aparece una especie heliófita efímera (*E. albicaule*). Las especies indicadoras en los tratamientos 1 y 2 (14-16 años y 19-21 años, respectivamente) son heliófitas durables de acuerdo con Sánchez et ál. (2007). Por último, las especies indicadoras en el bosque primario, correspondieron también a las especies con mayor valor de IVI y están formados por una mezcla de especies heliófitas durables y esciófitas parciales y totales (Sánchez et ál. 2007). También es importante recalcar que algunas de las especies de heliófitas durables, actualmente importantes o dominantes en el bosque primario no fueron reportados o eran escasos en los primeros estudios en la región antes de la sobreexplotación maderera y de la recolonización de la zona (Martínez y Galindo-Leal 2002).

Por otro lado, una proporción importante de las especies presentes a lo largo de la cronosecuencia son especies heliófitas durables, grupo ecológico en la que se ubican muchas especies comerciales tal como se ha señalado en otros estudios en bosques neotropicales (Finegan 1992, Moraes et ál. 2002, López-Torres y Tamarit-Urias 2005); por ejemplo, tzalam (*L. latisiliquum*), chechem (*M. brownei*), ramón (*B. alicastrum*), zapote (*M. zapota*), chacah (*B. simaruba*), granadillo (*P. yucatanum*), ciricote (*C. dodecandra*), jabín (*P. piscipula*), chacté viga (*C. mollis*), yaax nik (*V. gaumeri*), guayacán (*G. sanctum*), entre otros. Según Rebollar et ál. (2002) muchas de estas especies presentan características atractivas para el

mercado ya que sus valores de densidad y características de durabilidad son comparables con las especies comerciales de alto valor. Además, un alto porcentaje de las especies identificadas en este estudio presentan un valor de uso actual o potencial por parte de las comunidades aledañas al sitio de estudio (observación personal) y reportado en otros estudios de la región (Barrera et ál. 1977, Mizrahi et ál. 1997, Toledo et ál. 1995, Navarro et ál. 2000, Zamora et ál. 2009).

4.4.2 Estructura

La densidad de individuos y el área basal por hectárea mostraron una tendencia a aumentar conforme avanza la edad del bosque. Sin embargo, es importante mencionar que a diferencia del área basal, la densidad de individuos no mostró diferencias significativas entre las categorías de edad ni respecto al bosque primario. Esta tendencia de incremento estructural se ha reportado para otros sitios de selva mediana subperennifolia (Cruz 2000, Urquiza-Hass et ál. 2007) y otros bosques tropicales secos sucesionales, perturbados o no por la agricultura de RTQ (Gillespie et ál. 2000, Moraes et ál. 2002, Ruíz et ál. 2005, Leiva et ál. 2009).

La densidad de individuos se concentró en las primeras clases diamétricas (5-9 cm, 10-19 cm y menos en la clase de 20-29 cm). Después de la clase diamétrica de 20-29 cm son muy escasos los individuos aunque su área basal puede ser importante por el dap que presentan, como veremos más adelante. En general, las categorías de edad tienden a incrementar su densidad con la edad de abandono con valores similares o mayores a la abundancia del bosque primario. Tomando en cuenta que estos bosques son jóvenes y en las primeras etapas sucesionales (Guariguata y Ostertag 2001) esta situación es común ya que la competencia por espacio es menor y mayor la diversidad de estrategias de regeneración de las especies heliófitas (Finegan 1992, Chávez-Acosta et ál. 2000, Berry 2002). Mizrahi et ál. (1997) reportan una mayor densidad de individuos a los 12 años de abandono; Ruíz et ál. (2005) encuentran mayor abundancia de 11-17 años de abandono y Lebrija- Trejos et ál. (2008) entre los 15-20 años de abandono en bosques secos tropicales.

El área basal, al igual que la densidad de individuos se concentró en las primeras clases diamétricas y en general mostró una tendencia a incrementar con la edad de abandono. La clase diamétrica de 40-49 cm mostró un valor de 1.2 m²/ha para la categoría de 14-16 años,

esto se debe a los árboles dejados en pie durante el proceso de RTQ y al crecimiento de individuos a partir de tocones, situación que es común en este tipo de manejo de la vegetación (Guevara et ál 2005). Estos individuos son muy importantes durante el proceso de recuperación estructural ya que pueden funcionar como árboles semilleros o como atrayentes de fauna dispersora de semillas al ofrecer hábitat o alimento (Guevara et ál. 2005, Guariguata y Ostertag 2001).

Como ya se ha mencionado, a diferencia de la densidad, la tendencia de incremento del área basal con la edad de abandono fue significativa, estadísticamente. Esta tendencia ha sido reportada en otros estudios en bosques secos tropicales (González-Iturbe et ál. 2002) y en bosques abandonados después de la agricultura de RTQ, alcanzando hasta un 80% del área basal de un bosque primario a los 25 años (Turner et ál. 2001). En tres sitios, a través de un gradiente de humedad, de diferentes edades de abandono producto de la agricultura de RTQ en Calakmul, Campeche, Read y Lawrence (2003) encontraron diferencias significativas entre los bosques más jóvenes (2-5, 6-10 años) de los más viejos (12-25 años) y el bosque primario, pero no hubo diferencia entre la categoría de edad más avanzada y el bosque primario.

En general los valores de área basal para el sitio de estudio a través de la cronosecuencia son similares a los encontrados en otros bosques tropicales cercanos o incluso de la misma región (Read y Lawrence 2003). En el presente trabajo la categoría de 19-21 años presentó una parcela con un valor muy bajo de área basal ($8.35 \text{ m}^2/\text{ha}$); sin esta parcela la media del área basal para este categoría es de $20.64 \text{ m}^2/\text{ha}$, aunque sigue sin tener diferencia significativa con la categoría de 14-16 años. La tendencia de incremento con la edad de abandono es más evidente al igual que la similitud con otros bosques estudiados. Respecto al área basal del bosque primario de este estudio, tomando en cuenta las diferencias metodológicas, presenta valores relativamente más bajos, situación que puede estar más relacionada a las perturbaciones humanas recientes (Read y Lawrence 2003).

En resumen la similitud estructural de los bosques en este estudio (ver dendrograma y gráfico de ordenación, Figuras 6 y 7) puede estar dada por la etapa de sucesión en la que se encuentran los bosques (Finegan 1992, Guariguata y Ostertag 2001), por la historia de perturbación similar, la cercanía de la fuente de semillas (Quintana-Ascencio et ál. 1996, Guariguata et ál. 2002) al estar rodeadas las parcelas de una matriz de vegetación

relativamente en buen estado de conservación (Turner et ál. 2001) así como por la importancia de los rebrotes, tocones y árboles dejados en pie durante la perturbación (Guevara et ál. 2005).

Cuadro 6. Comparación de los valores de área basal de la cronosecuencia de este estudio con otras selvas medianas cercanas.

Localidad de estudio	Datos de muestreo	Fase sucesional	Área basal (m ² /ha)
El presente estudio: Ejido Nuevo Conhuás, Calakmul, Campeche, México	Muestra: 0.25 ha x 4	4-6 años	6.7
	Dap mínimo: ≥5 cm	14-16 años	16.8
		19-21 años	17.5
		Bosque primario	27.36
Ejido X-Hazil y Anexos, Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, Méx. (Cruz 2000)	Muestra: 0.1 ha x	8-9 años	10.19
	Dap mínimo: ≥5 cm	12-13 años	13.95
		> 50 años	37.19
C. E. “Ing. Eduardo Sangri Serrano”, Escárcega, Camp. México, (Centeno 1989)	Muestra: 0.25 ha	> 45 años	27.5
	Dap mínimo: ≥7.6 cm	11 años	13.5
Arroyo Negro, Nicolás Bravo, El Refugio, Calakmul, Campeche, México, (Read y Lawrence 2003)	Muestra:	2-5 años	12.3
	Dap mínimo: > 1cm	6-10 años	11.1
		12-25 años	30.5
		Bosque primario	38.1
Sta. Gertrudis, Veracruz, Méx. Selva mediana subperennifolia Godínez-Ibarra y López, 2002	Muestra: 1 ha	Bosque primario	45.33
	Dap mínimo: > 1cm	Bosque primario	33.35
		Bosque primario	37.30

Una característica de los bosques estacionales de diferentes edades de abandono es la presencia de árboles con varios tallos principales (Miller y Kauffman 1998a, Ruíz et ál. 2005) como un indicador de su capacidad de regeneración ya sea a partir de tocones o estructuras subterráneas (Guariguata y Ostertag 2001, Finegan y Nasi 2004). Los rebrotes representan una fuente de regeneración muy importante durante los primeros años de la sucesión, o al menos más visible en esta etapa (Levy et ál. 1991, Finegan y Nasi 2004), que va decreciendo conforme avanza la edad de abandono del sitio (Ruíz et ál. 2005). Levy et ál. (1991) encontraron que los rebrotes son la mayor fuente de regeneración en parcelas de 1-2 años afectadas por la RTQ pero ya desde el segundo año la presencia de rebrotes tendía a la baja.

Tomando en cuenta que las parcelas de menor edad de abandono, en este estudio, tienen de 4-6 años puede ser una de las razones por las que la presencia de individuos con rebrotes no fue significativa entre las categorías de edad. Sin embargo, entre los individuos con capacidad de rebrotar se encuentran las especies más abundantes y dominantes (*B. simaruba*, *L. latisiliquum*, *L. xuul*, *P. piscipula*, *T. paucidentata*, entre otras). Es de suponer que si los periodos de barbecho se siguen acortando o se intensifica el impacto en el uso del suelo (por ej. monocultivos de chile jalapeño, pasturas, etc.) se podría empobrecer la composición florística y limitarla a especies con capacidad de propagarse vegetativamente (Levy et ál. 1991, Ochoa-Gaona et ál. 2007), tal como reportan Miller y Kauffman (1998a) en sitios con diferentes intensidades de manejo después de la perturbación por RTQ; ya que existen especies que no tienen la capacidad de rebrotar o que rebrotan después de la roza pero no después de la quema (Miller y Kauffman 1998b).

4.4.3 Riqueza y diversidad

Tomando en cuenta las limitaciones al momento de hacer comparaciones con otros estudios por el tamaño de muestra, superficie muestreada y dap mínimo considerado (Berry 2002), los bosques secundarios y el BP en la zona de uso agrícola de la comunidad de Conhuás en Calakmul, Campeche presentaron valores de riqueza de especies (S) similares y valores de diversidad relativamente bajas en comparación con otras selvas medianas de México y valores similares a otros bosques estacionales de Centro y Sudamérica (Cuadro 7).

El índice de diversidad de Shannon (H') es el índice más usado en estudios ecológicos (Somarriba 1999) tal como se pudo apreciar en el análisis de la bibliografía disponible para este estudio. Considerando este índice, el bosque primario presentó un valor igual al reportado por Tun-Dzul et ál. (2008) en una selva mediana cercana (10 km) al sitio de estudio; respecto a bosques primarios de otras regiones, la diversidad del bosque primario de este estudio siempre fue más bajo y la riqueza de especies variable. Los bosques secundarios mostraron valores similares de riqueza y diversidad respecto a otros bosques de edades de abandono similares. Únicamente, los valores reportados por Leiva, et ál. (2009) mostraron valores más bajos tomando en cuenta que estos autores consideraron un dap mínimo igual a este estudio, aunque muestrearon un área menor.

Cuadro 7. Comparación de la riqueza (S) y diversidad de especies a partir de los índices de Shannon (H'), Simpson (λ) y Alfa de Fisher (α) de la cronosecuencia de este estudio con otras selvas estacionales neotropicales.

Localidad/referencia	Tratamiento (años de abandono)	Tamaño (ha)	Dap mínimo (cm)	H'	λ	α	S
Conhuás, Calakmul, Camp., Méx.	4-6 años	1	≥ 5	2.40	6.96	7.2	27
Selva mediana subperennifolia	14-16 años	4x0.25		2.80	11.54	9.2	37
Este estudio	19-21 años			2.69	11.0	7.68	34
	BP			2.73	12.94	11.93	44
Nadz Ka'an, Calakmul, Camp., Méx.	BP	0.2	≥ 3	2.73	--	--	28
Selva mediana subcaducifolia		0.05x4					
Tun-Dzul et ál. 2008							
Tzucacab, Yucatán, Méx.	BP 1	0.1	≥ 3	4.4	--	--	48
Selva mediana subcaducifolia	BP 2			4.35	--	--	50
Zamora et ál. 2008	BP 3			3.55	--	--	52
Sta. Gertrudis, Veracruz, Méx.	BP 1	1	≥ 1	3.15	13.10	12.57	75
Selva mediana subperennifolia	BP 2	1		3.52	18.80	20.03	109
Godínez-Ibarra y López, 2002	BP 3	1		3.23	14.10	14.09	78
Escárcega, Camp., Méx.	11 años	0.25	≥ 7.6	2.3	--	--	18
Selva mediana subperennifolia	17 años			3.0	--	--	30
Centeno 1989	23 años			3.5	--	--	34
	>40 años			4.4	--	--	45
Motul, Yucatán, Méx.	12 años	0.1	≥ 1	2.87	--	--	37
Selva baja caducifolia	26 años	0.02x4		2.86	--	--	40
Mizrahi et ál. 1997							
Sta. Rosa, Guanacaste, CR	10 años	1	≥ 5	1.83	--	--	16
Bosque tropical seco	15 años	0.05x20		1.95	--	--	20
Leiva et ál. 2009	20 años			2.02	--	--	18
	>100 años			3.73	--	--	47
Isla de Providencia, Colombia	6-10 años	0.12	≥ 2.5	2.6	9.90	--	31
Bosque tropical seco	11-16 años	0.13		2.5	6.80	--	36
Ruíz et ál. 2005	17-31 años	0.9		2.8	11.21	--	35
	>56 años	0.12		3.1	9.23	--	49

Inmersas en la matriz de selva mediana subperennifolia o subcaducifolia, en Calakmul, Campeche, se encuentran las selvas bajas o bajos inundables que presentan una riqueza y diversidad en ocasiones similar a la selva circundante (Díaz-Gallegos et ál. 2002, Tun-Dzul et ál. 2008) y cuya principal diferencia es la mayor densidad de tallos y menor altura del dosel (Palacio et ál. 2002). Por otro lado, si comparamos nuestro sitio de estudio con bosques más húmedos (selvas altas perennifolias y subperennifolias, principalmente), los valores de riqueza y diversidad de especies casi siempre son significativamente mayores en los bosques más húmedos (Bongers et ál. 1988).

En términos generales, la riqueza y diversidad de los bosques sucesionales son semejantes a la riqueza y diversidad del bosque primario con excepción de los bosques más jóvenes. Esto es normal tomando en cuenta la diversidad de estrategias de regeneración de las especies pioneras efímeras y tardías de vida larga, así como la presencia de éstas en el bosque primario.

De acuerdo con Miller y Kauffman (1998a) la riqueza y diversidad de los bosques secos se diferencian fuertemente de los bosques primarios cuando la intensidad de la perturbación es muy alta (por ejemplo roza, tumba y quema consecutiva, periodos de barbecho menos prolongado, conversión a pastizales para ganadería, entre las principales causas). Sin embargo, la diferencia en la composición de especies es notable sobre todo respecto a las que caracterizan al bosque primario tales como ramón (*Brosimum alicastrum*), zapote (*Manilkara zapota*), guaya (*Melicoccus oliviformis*), guayacán (*Guayacum sanctum*), entre otras. Este hecho es obvio ya que los bosques primarios son dominados por especies esciófitas, mientras que los bosques secundarios son dominados por especies heliófitas durables por varias décadas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985, Finegan 1996, Guariguata 1997, Guariguata y Ostertag 2001, Martínez-Ramos y García-Orth 2007) y al igual que para la riqueza y la diversidad el acortamiento de los periodos de barbecho y la intensidad de uso pueden poner en riesgo la capacidad de estos bosques de recuperar tanto la composición florística (Guariguata y Ostertag 2001, Ochoa-Gaona et ál. 2007) como las propiedades estructurales (Read y Lawrence 2003).

La distribución de los individuos por clases diamétricas mostró una concentración de la abundancia en pocas especies y muchas especies con baja abundancia o representados por apenas un individuo. Esta distribución diamétrica de los individuos ha sido reportado en otros estudios en la selva mediana subperennifolia madura o primaria (Sánchez et ál. 2000) lo cual puede ser indicativo de una comunidad estable por la continua apertura de claros de diferentes tamaños en el bosque primario, que son ocupados por especies heliófitas efímeras y/o durables (Vázquez-Yanes y Guevara 1985, Finegan 1992, Miller y Kauffman 1998a). La distribución de individuos en forma de “J” invertida también ha sido reportada para bosques sucesionales en la selva mediana subperennifolia producto de la agricultura de RTQ (Cruz 2000) y de otros tipos e intensidad de uso del suelo (Romero-Duque et ál. 2007); en los bosques sucesionales este tipo de distribución es debido a la fuerte competencia entre especies de diferentes grupos ecológicos que convergen desde las etapas sucesionales más tempranas (Sánchez et ál. 2000).

4.5 Conclusiones

Taxonómicamente, la selva mediana subperennifolia del ejido Nuevo Conhuás en Calakmul, Campeche está dominada, como otros sitios similares de bosque tropical, por pocas familias tales como Fabaceae, Euphorbiaceae y Rubiaceae; tanto en los bosques secundarios como en el bosque primario.

A nivel de especies, el bosque secundario y el bosque primario están dominados por especies heliófitas durables. Esta característica brinda una alta oportunidad de manejo del bosque por parte de la comunidad humana local.

Aun cuando la vegetación del sitio es clasificada como selva mediana subperennifolia, es posible observar la dominancia de ciertas especies en algunas parcelas, indicando la presencia de diferentes asociaciones vegetales tal como reportan otros estudios en la zona. Lo anterior puede estar relacionado a las condiciones particulares de suelo y clima reportados por otros autores por lo que es importante tomar en cuenta estas variables en futuros estudios en el sitio de estudio.

Estructuralmente, los bosques secundarios mostraron una tendencia de recuperación conforme avanza la edad de abandono. No obstante, aunque los valores de densidad del bosque primario son rápidamente alcanzados no sucede lo mismo con el área basal. Esto es

indicativo de que los bosques se encuentran en plena recuperación estructural, y entre otros procesos, en una fase importante de almacenamiento de carbono, lo cual confiere a estos bosques un alto valor en la provisión de servicios ecosistémicos como la captura de carbono.

La composición de especies dominantes que caracterizaron el bosque primario fue muy diferente a la composición de especies dominantes en los bosques secundarios. En los primeros dominaron especies esciófitas totales y parciales, en tanto que en los segundos siempre dominaron especies heliófitas de vida larga.

La riqueza y diversidad de especies fue muy similar entre los bosques secundarios de diferentes edades de abandono y únicamente los bosques más jóvenes se diferenciaron del bosque primario.

El presente estudio representa la base para futuros estudios de dinámica de la regeneración a largo plazo ya que las parcelas de estudio se establecieron como parcelas permanentes de muestreo. En futuros estudios es recomendable considerar variables biofísicas que expliquen las características estructurales y de riqueza y diversidad través de la cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia, en el que se incluye el posible efecto de la variación climática registrada en las últimas décadas en la región.

4.6 Bibliografía

- Barrera A., A. Gómez-Pompa y C. Vázquez-Yanes. 1977. El manejo de las selvas por los mayas: sus implicaciones silvícolas y agrícolas. *Biótica* 2 (2): 47-61.
- Berry, P. E. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. En: Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR. LUR. p. 83-96.
- Bongers, F.; Popma, J.; Meave del Castillo, J.; Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Carnevali, G.; Ramírez, I.; J. González-Iturbe, A. 2003. Flora y vegetación de la Península de Yucatán. In Colunga-García M., P.; Larqué S., A. Eds. *Naturaleza y sociedad en el área maya: presente, pasado y futuro*. Mérida, Yuc. MX. AMC-CICY. P. 53-68.
- Ceccon, E.; Olmsted, I.; Vázquez-Yanes, C.; Campos-Alvez, J. 2002. Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado regeneracional en Yucatán. *Agrociencia* 36: 621-631

- Centeno E., L. R. 1989. Análisis estructural de cuatro etapas sucesionales de selva mediana subperennifolia en la región de Escárcega, Campeche. Tesis Mag. Sc. Chapingo, MX. Universidad Autónoma Chapingo. 178 p.
- Chain G., A. 2009. Factores que influyen en la composición y diversidad de bosques en una red de conectividad ecológica en un paisaje fragmentado mesoamericano. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 143 p.
- Chávez-Acosta, A. C.; Granados-Sánchez, D.; López-Ríos, G. 2000. Sucesión de grupos ecológicos de árboles en una selva mediana subperennifolia secundaria. Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 6(1): 5-14.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from smaples. V. 8. Disponible en: <http://www.purl.oclec.org/estiamates>
- Cruz M., S. 2000. Estructura y aprovechamiento de vegetación secundaria en X'hazil Sur y Anexos, ejido de la zona maya de Quintana Roo. Tesis Profesional. Instituto Tecnológico de Chetumal, Chetumal, Quintana Roo. 175 p.
- Dalle, S. P.; De Blois, S. 2006. Shorter fallow cycles affect the availability of noncrop plant resources in a shifting cultivation system (en línea). Ecology and Society 11(2). Disponible en: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art2/>
- Di Rienzo J.A.; Casanoves F.; Balzarini M.G.; Gonzalez L.; Tablada M.; Robledo C.W. 2009. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Díaz-Gallegos., J. R.; Castillo A., O.; García G., G. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Universidad y Ciencia 18 (35): 11-28.
- Dockersmith, I. C.; Giardina, C. P.; Sanford, R. L. 1999. Persistence of tree related patterns in soil nutrients following slash-and-burn disturbance in the tropics Plant and Soil 209: 137-156.
- Dufrene, M.; Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67(3): 345-366.
- Escalante R, S. 2000. Flora del Jardín Botánico Dr. Alfredo Barrera Marín. En: Sánchez S. O.; y Islebe G. A. (Editores) El Jardín Botánico Dr. Alfredo Barrera Marín: fundamentos y estudios particulares. Conabio-Ecosur. P. 27-47.
- Finegan, B. 1992. The Management potential of neotropical secondary lowland rain forest. Forest Ecology and Management 47: 295-321.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first hundred years of succession. Trends in Ecology and Evolution 11: 119-124.

- Finegan, B.; Nasi, R. 2004. The biodiversity and conservation potential of shifting cultivation landscapes. *In* Schroth, G.; da Fonseca, G. A. B.; Harvey, C. A.; Gascon, C.; Vasconcelos, H.; Isaac, A. N. (Editors). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington. Pp. 153-197.
- Flores, J. S.; Espejel C., Ileana. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Mérida, Yucatán, MX. Universidad Autónoma de Yucatán. 135 p. *Etnoflora Yucatanense* (Fascículo 1).
- García G., G.; March M., I.; Castillo S., M. A. 2001. Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 46: 45-57.
- García G., G.; Palacio P., J. L.; Ortiz P., M. A. 2002. Reconocimiento geomorfológico e hidrológico de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas* 48: 7-23.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F. 246 p.
- García, J.; Mizrahi, A.; Bautista, F. 2005. Manejo campesino de la selva baja y selección de especies arbóreas para barbechos mejorados en Hocabá, Yucatán. En: Bautista, F.; Palacio, G. (Eds) *Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales*. Mérida, MX. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán. P. 195-208.
- Gillespie, T. W.; Grijalva, A.; Farris, C. N. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37-47.
- Godínez-Ibarra, O.; López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 73 (2): 283-314.
- Gómez-Pompa, A.; Vásquez-Yanes, C. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. *In* Gómez-Pompa, A.; Del Amo R., S.eds. 1985. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Xalapa, Veracruz. MX Alhambra-INIREB. p. 1-26.
- González-Iturbe, J. A.; Olmsted, I; Tun-Dzul, F. 2002. Tropical dry forest after term Henequén (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167: 67-82.
- Guariguata, M.; Chazdon, R. L.; Denslow, J. S.; Dupuy, J. M. Andersen, L. 1997. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107-120.
- Guariguata, M. R.; Arias-Le Claire, H.; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotrópica* 34(3): 405-415.

- Guariguata, M.; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Guevara, S.; Laborde, J.; Sánchez-Ríos, G. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30(10):
- Haenn, N. 2002. Nature regimes in southern Mexico: a history of power and environment. *Ethnology* 41(1): 1-26.
- Holdridge, L. 1982. *Ecología basada en zonas de vida*. IICA, San José, Costa Rica. 216 p.
- INE. 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. México, D. F. 268 p.
- Keys, E. 2004. Commercial agriculture as creative destruction or destructive creation: a case study of chili cultivation and plant-pest disease in the Southern Yucatán Region. *Land Degradation & Development* 15: 397-409.
- Lawrence, D. 2005. Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of southern Mexico. *Biotropica* 37(4): 561-570.
- Lawrence, D.; Foster, D. 2002. Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: an overview. *Interciencia* 27(8): 400-408.
- Lebrija-Trejos, E.; Bongers, F.; Pérez-García, E.; Meave, J. A. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40(4): 422-431.
- Leiva, J. A.; Rocha, O. J.; Mata, R.; Gutiérrez-Soto, M. V. 2009. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical* 57(3): 817-836.
- Levy T., S. I.; Aguirre R., J. R.; García P., J. D.; Martínez R., M. M. 2006. Aspectos florísticos de Lacanhá Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* 77: 69-98.
- Levy T., S.; Hernández X., E.; García M., E.; Castillo M., A. 1991. Sucesión secundaria bajo roza-tumba quema en Yucatán. *Agrociencia* 1(3): 7-24.
- López T., J. L.; Tamarit U., J. C. 2005. Crecimiento e incremento diamétrico de *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. en bosques secundarios en Escárcega, Campeche, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 11(2): 117-123.
- López-Toledo, L.; Burslem, D. F. R. P.; Martínez-Ramos, M.; García-Naranjo, A. 2008. Non-detriment findings report on *Guaiacum sanctum* in Mexico. NDF Workshops. WG 1. Case Study 7. Mexico, DF. 25 p.

- Lot A. y F. Chiang (Compiladores). 1986. Manual de herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Consejo Nacional de la Flora de México, México, D. F. 142 p.
- Maass, J. M.; Balvanera, P.; Castillo, A.; Daily, G. C.; Mooney, H. A.; Ehrlich, P.; Quesada, P.; Miranda, A.; Jaramillo, V. J.; García-Oliva, F.; Martínez-Yrizar, A.; Cotler, H.; López-Blanco, J.; Pérez-Jiménez, A.; Búrquez, A.; Tinoco, C.; Ceballos, G.; Barraza, L.; Ayala, R.; Saruckhan, J. 2005. Ecosystem services of tropical dry forest: insights from along-term ecological and social research on the Pacific Coast of México. *Ecology and Society* 10: (1): 17 [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss1/art17/>
- Martínez R., M.; García-Orth, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84.
- Martínez, E.; Galindo-Leal, C. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7-32.
- McCune, B.; Mefford, M. J. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 4.25. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Mendoza V., J.; Ku Q., V. M.; Pool N., L. 2008. Calidad de tierras y sistemas de producción en la Micro-región Constitución, Calakmul, Campeche. *Ecosur-GTZ*. Campeche, Campeche, MX. 24 p.
- Miller, P. M.; Kauffman, J. B. 1998a. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 103(2-3): 191-201.
- Miller, P. M.; Kauffman, J. B. 1998b. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30(4): 538-546.
- Mizrahi P., A.; Ramos P., J. M.; Jiménez-Osornio, J. J. 1997. Composition, Structure and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequen plantations of Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 94: 79-88.
- Moraes F., C.; Finegan, B.; Kanninen, M.; Delgado, L. D.; Segura, M. 2002. Composición florística y estructura de bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. *Revista Forestal Centroamericana*. 38: 44-50.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España. CYTED, ORCYT-UNESCO, SEA. 83 p. (Manuales y Tesis, Vol. 1).
- Murphy, P. G.; Lugo, A. E. 1995. Dry forests of Central American and the Caribbean islands. En: Bullock, S. H.; Mooney, H. A.; Medina, E. (Eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. P. 9-34.

- Murrieta, E.; Finegan, B.; Delgado, D.; Villalobos, R. 2007. Identificación y caracterización florística de bosques naturales en el Corredor Biológico Volcánica de cuatro bosques secundarios en la región Huetaar Norte, Sarapiquí-Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 36: 20-26.
- Navarro M., M. A.; Schmook, B.; Martínez C., J. 2000. Manejo tradicional de hubches en una comunidad maya de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 2(1): 19-30.
- Ochoa-Gaona, S.; Hernández-Vázquez, F.; De Jong, B. H. J.; Gurri-García, F. D. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 65-80.
- Palacio A., A. G.; Noriega T., R.; Zamora C., P. 2002. Caracterización físico-geográfico del paisaje conocido como “bajos inundables”. El caso del área natural protegida Balankín, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 49: 57-73.
- Pennington, T. D.; Sarukhan, J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 3ª Ed. México, DF. UNAM-FCE. 523 p.
- Pérez F., M. A.; Finegan, B.; Delgado, D.; Louman, B. 2001. Composición y diversidad de los bosques de la región autónoma atlántico norte de Nicaragua: una base para el manejo sostenible. *Revista Forestal Centroamericana* 34:66-72
- Pinelo M., G. I. 2000. Manual para el establecimiento de parcelas permanentes de muestreo en la Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala. Turrialba, CR. CATIE (Serie Técnica, Manual Técnico No 40).
- Porter B., L.; Drew, A. P.; Vergara-Tenorio, C. 2006. Analysis of a natural management system in the Calakmul Biosphere Reserve. *Landscape and Urban Planning* 74: 223-241.
- Lasch, C.; Serrano, A. 2005. Planeación para la conservación de Calakmul-Balam Kin-Balam Kú, Campeche, México. Plan de Conservación. Pronatura Península de Yucatán-The Nature Conservancy. Campeche, México. 88 p.
- Quintana-Ascencio, P.; González-Espinosa, M.; Ramírez-Marcial, N.; Domínguez-Vázquez, G.; Martínez-Icó, M. 1996. Soil seed Banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28(2): 192-209.
- Rebollar D., S; Santos J., V.; Sánchez A., R. L. 2002. Estrategias de recuperación de selvas en dos ejidos de Quintana Roo, México. *Madera y Bosques* 8(1): 19-38.
- Red, L.; Lawrence, D. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications* 13(1): 85-97.
- Romero-Duque, L. P.; Jaramillo, V. J.; Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forest in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* 253: 38-47.

- Ruíz, J.; Fandiño, M. C.; Chazdon, R. L. 2005. Vegetation structure, composition and species richness across a 56-years chronosequence of dry tropical forest Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37(4): 520-530.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, CONABIO (en línea). (Consultado 01 de octubre de 2009) Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/institucion/centrodoc/doctos/vegetacion_de_mexico.html
- Sánchez S., O. 2000. Análisis estructural de la selva de El Jardín Botánico Dr. Alfredo Barrera Marín. En O. Sánchez S. y G. A. Islebe. (Editores). El Jardín Botánico Dr. Alfredo Barrera Marín: Fundamentos y estudios particulares. CONABIO-ECOSUR. Pp.59-74.
- Sánchez S., O.; Islebe, G. A.; Valdéz H., M. 2007. Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales en la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 9 (2): 17-26.
- Sánchez-Azofeifa, G. A.; Quesada, M.; Rodríguez, J. P.; Nassar, J. M.; Stoner, K. E.; Castillo, A.; Garvin, T.; Zent, E. L.; Calvo, J.; Kalacska, M.; Fajardo, L.; Gamon, J.; Cuevas-Reyes, P. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37 (4): 477-485.
- Secretaría de Ecología. 2008. Reserva de la Biosfera de Calakmul (en línea). Secretaría de Ecología del Estado de Campeche. (Consultado 10 de feb. 2008) 39 p. Disponible en: <http://www.ecologia.campeche.gob.mx/temas.php>
- SigmaPlot. 2000. SigmaPlot para Windows. V. 6.0. SPSS Inc.
- Somarriba, E. 1999. Diversidad Shannon. *Agroforestería en las Américas* 6(23): 72-74.
- Toledo, V. M.; Batis, A. I.; Becerra, R.; Martínez, E.; Ramos, C. H. 1995. La selva útil: etnobotánica cuantitativa de los grupos indígenas del trópico húmedo de México. *Interciencia* 20(4): 177-187. URL: [http:// www.interciencia.org.ve](http://www.interciencia.org.ve)
- Trejo, I.; Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Tun-Dzul et ál. 2008. Estructura arbórea y variabilidad temporal del NDVI en los “bajos inundables” de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica* 25: 69-90.
- Turner, B. L.; Cortina V., S.; Foster, D.; Geoghegan, J.; Keys, E.; Kepleis, P.; Lawrence, D.; Mendoza, P. M.; Manson, S.; Ogneva-Himmelberger, Y.; Plotkin, A. B.; Pérez S., D.; Chowdhury, R. R.; Savitsky, B.; Schneider, L.; Schmook, B.; Vance, C. 2001. Deforestation in the southern Yucatán peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology and Management* 154: 353-370.
- Urquiza-Hass, T.; Dolman, P. M.; Peres, C. A. 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 247: 80-90.

- Valencia, R.; Balslev, H.; Paz y Miño, G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian, Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28.
- Vázquez-Yanes, C.; Guevara S., S. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. *In* Gómez-Pompa, A.; Del Amo R., S. eds. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra Mexicana, México, DF. INIREB. Pp. 67-78.
- Vester H., F. M.; Lawrence, D.; Eastman, J. R.; Turner, B. L.; Calmé, S; Dickson, R.; Pozo, C.; Sangermano, F. En prensa. Land change in the Southern Yucatan and Calakmul Biosphere Reserve: implications for hábitat and biodiversity.
- Whigham, D. F.; Olmsted, I.; Cabrera C., E.; Harmon, M. E. 1991. The impact of hurricane Gilbert on trees litterfall and woody debris in a dry tropical forest in the Northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23 (4a): 434-441.
- Zamora C., P.; Flores G., J. S.; Ruenes M., R. 2009. Flora útil y su manejo en el cono sur del estado de Yucatán, México. *Polibotánica* 28: 227-250.
- Zamora C., P.; García G., G; Flores G., J. S; Ortiz, J. J. 2008. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia en el sur del estado de Yucatán, México. *Polibotánica* 26: 39-66.

5 ARTÍCULO 2

Diversidad funcional en una cronosecuencia producto de la agricultura de roza-tumba-quema de la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, México

5.1 Introducción

La biodiversidad del planeta está siendo severamente afectada por las actividades humanas que han alterado la composición biológica de las comunidades naturales a escalas desde la local hasta la global (EEM 2003). En la actualidad las evidencias experimentales y observacionales demuestran que las propiedades ecosistémicas dependen de la biodiversidad en términos de las características funcionales de los organismos presentes y de la distribución y abundancia de estos en el tiempo y espacio (Hooper et ál. 2005, Violle et ál. 2007). Por lo tanto, los diferentes factores de perturbación en los ecosistemas afectan su capacidad de generar los bienes y servicios vitales para el bienestar humano (De Groot et ál. 2002, EEM 2003, Díaz et ál. 2006, Díaz 2006).

En general, las funciones son todos aquellos aspectos de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas con capacidad de generar servicios que satisfagan necesidades humanas de manera directa o indirecta (De Groot et ál. 2002). Los servicios de los ecosistemas se dan una vez que las funciones son re-conceptualizadas dentro de un marco meramente antropogénico, es decir, cuando los beneficios potenciales son demandados, usados o disfrutados por las personas (Gómez-Baggethun y de Groot 2007). De acuerdo con Hooper et ál. (2005) todos los componentes de la biodiversidad juegan un papel crucial en la generación de funciones y la provisión de servicios ecosistémicos; sin embargo, Díaz et ál. (2006) mencionan que las evidencias apuntan a que la diversidad funcional es el componente que mejor explica los efectos de la biodiversidad en la mayoría de los servicios vitales para el bienestar humano.

Los impactos de una inminente pérdida de la biodiversidad y su efecto en los servicios ecosistémicos, son socialmente desiguales. La gente que está en relación directa con los servicios de los ecosistemas como los pueblos y comunidades indígenas, campesinos y colonos enfrentan los más serios e inmediatos riesgos (Díaz et ál. 2006). En Calakmul,

Campeche, uno de los municipios con mayores índices de pobreza (Fernández-Ham et ál. 2006), como en otras regiones pobladas por indígenas y campesinos, muchas comunidades dependen de los servicios de abastecimiento, regulación, e incluso culturales para continuar reproduciendo sus modos de vida y producción (Porter et ál. 2006, Alarcón-Chaires 2006, Toledo et ál. 2008). La continua presión de cambio de uso del suelo, reducción de los periodos de barbecho, establecimiento de monocultivos, avance de la ganadería extensiva, entre otros factores, afectan la capacidad de respuesta de los tipos funcionales de plantas (Ochoa-Gaona et ál. 2007, Chazdon et ál. 2010) y aunque sus efectos empiezan a sentirse (Dalle y De Blois 2006, Ochoa-Gaona et ál. 2007), aún faltan muchos estudios que nos permitan identificar los mecanismo subyacentes que expliquen los vínculos de los servicios ecosistémicos y la riqueza biológica (Díaz et ál. 2006).

En los bosques naturales las perturbaciones juegan un papel fundamental en el mantenimiento de la dinámica estructural y funcional de los ecosistemas (Asquith 2002). En este sentido la hipótesis más aceptada es la de la perturbación intermedia, que plantea la coexistencia de múltiples especies con diferentes requerimientos de hábitat, y que explicaría la alta diversidad en los bosques tropicales (Sheil y Burslem 2003). Ahora bien, cuando un ecosistema experimenta una fuerte perturbación, la tasa de recuperación dependerá del tipo, frecuencia e intensidad de la misma así como de la capacidad de resiliencia del ecosistema. El sistema agrícola basado en la roza-tumba-quema (RTQ) constituye uno de los principales factores de perturbación en los bosques tropicales y la intensidad de su impacto se ha visto agravado principalmente por el acortamiento de los periodos de barbecho y la reconversión de los campos de cultivo a pastizales (García et ál. 2005, Ochoa-Gaona et ál. 2007).

Bajo el contexto de la perturbación por la agricultura basada en la RTQ; ¿Cómo responden los bosques tropicales funcionalmente? Los primeros estudios relacionaban el funcionamiento ecosistémico con la riqueza específica (Martín-López et ál. 2007); sin embargo, este enfoque no reflejaba la respuesta de las especies a los factores de perturbación, por lo que los esfuerzos se han enfocado en establecer relaciones causales entre los rasgos de las especies y su respuesta a los diferentes disturbios a través del enfoque funcional (Díaz y Cabido 2001, Hooper et ál. 2005). La clasificación de especies en tipos funcionales de plantas, utilizando rasgos funcionales (Díaz et ál. 2001, Chazdon et ál. 2010) y el posterior desarrollo de índices de diversidad funcional (Petchey y Gaston 2002, Petchey y Gaston 2006, Podani y

Schmera 2006), que además contemplan las abundancias de las especies (Mason et ál. 2005, Violle et ál. 2007, Díaz et ál. 2007, Villéger et ál. 2008a, Laliberté y Legendre 2010), forman parte de los principales enfoques que buscan responder a la pregunta planteada al inicio.

En el sur de México no existen investigaciones que analicen las respuestas de los bosques secos estacionales como la selva mediana subperennifolia, a factores de perturbación como es el caso de la RTQ, desde el enfoque de la diversidad funcional. En el presente trabajo, desarrollado en el área de uso agrícola del ejido Nuevo Conhuás, donde fueron establecidas parcelas permanentes de muestreo a través de una cronosecuencia producto de la agricultura basada en la RTQ, se plantearon los siguientes objetivos: i) identificar tipos funcionales de plantas presentes en la selva mediana subperennifolia con base en rasgos asociados a respuestas a dicho factor de disturbio, ii) determinar y comparar la abundancia y el área basal de los tipos funcionales en función de la edad de abandono y iii) determinar y comparar la diversidad funcional, de acuerdo a la edad de abandono, basada en los rasgos funcionales utilizados en la clasificación de tipos funcionales de plantas.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en el área de uso agrícola del ejido Nuevo Conhuás ubicado al interior de la zona de uso del área estatal sujeta a conservación ecológica Balan Kú, en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC). Nuevo Conhuás se localiza en las coordenadas extremas 18°33'0'' N y 89°55'39'' O (Secretaría de Ecología 2008, Lasch y Serrano 2005) (Figura 13).

De acuerdo a la clasificación de Köppen, modificado por García (1973), el clima es del tipo Aw subtipo Aw₁; cálido subhúmedo con lluvias en verano y parte de otoño (de principios de mayo a finales de octubre) y temperatura media anual de 24.6 °C. La precipitación anual se ubica dentro de un intervalo de 600 a 1500 mm anuales en la región y de un promedio de 1,138 mm en el sitio de estudio, con un régimen muy irregular y con marcadas variaciones entre las estaciones (INE 2000, García et ál. 2002). Aunque durante el año hay ocho meses de precipitación mayor a 50 mm, la época más lluviosa ocurre de junio a octubre, periodo que coincide con la temporada de huracanes (junio-noviembre). Existe un periodo seco bien

marcado de diciembre a abril donde el mes menos lluvioso es marzo, con 24 mm en promedio (Mendoza et ál. 2008).

Fisiográficamente, la región constituye una unidad caracterizada por contener la meseta central de Zoh Laguna con una altitud promedio entre 200 y 250 msnm (García et ál. 2002). La localidad de Conhuás se encuentra entre 150 a 160 msnm (Mendoza et ál. 2008). La hidrografía está determinada por la cantidad y distribución de la precipitación ya que la mayor parte de la región tiene superficies de alta permeabilidad; por lo que no se encuentran cuerpos de agua superficiales permanentes (García et ál. 2002, Martínez y Galindo-Leal 2002).

Gran parte de la región tiene suelos muy someros en terrenos con topografía cárstica, provenientes de rocas calizas carbonatadas o sulfatadas (Martínez y Galindo-Leal 2002). Las asociaciones de suelo dominantes son las rendzinas (Flores y Espejel 1994, García et ál. 2002). Mendoza et ál. (2008) describen los suelos del sitio de estudio como medianamente alcalinos (pH de 7.8-8.0), de color oscuro muy someros, pedregosos, con abundante materia orgánica, nitrógeno total y calcio, magnesio, potasio y sodio intercambiables aunque muy pobre en fósforo aprovechable; descripción que corresponde a las asociaciones dominantes referidas por García et ál. (2002).

Respecto a la vegetación, Martínez y Galindo-Leal (2002) reportan siete tipos principales para la región de Calakmul: selvas altas y medianas subperennifolias húmedas, selvas medianas subcaducifolias secas, selvas bajas, bajos, palmares, sabanas y asociaciones de origen secundario. En este estudio la selva mediana subperennifolia es la más representativa, coincidiendo con Pennington y Sarukhan (2005), Rzedowski (2006) y García et ál. (2001).

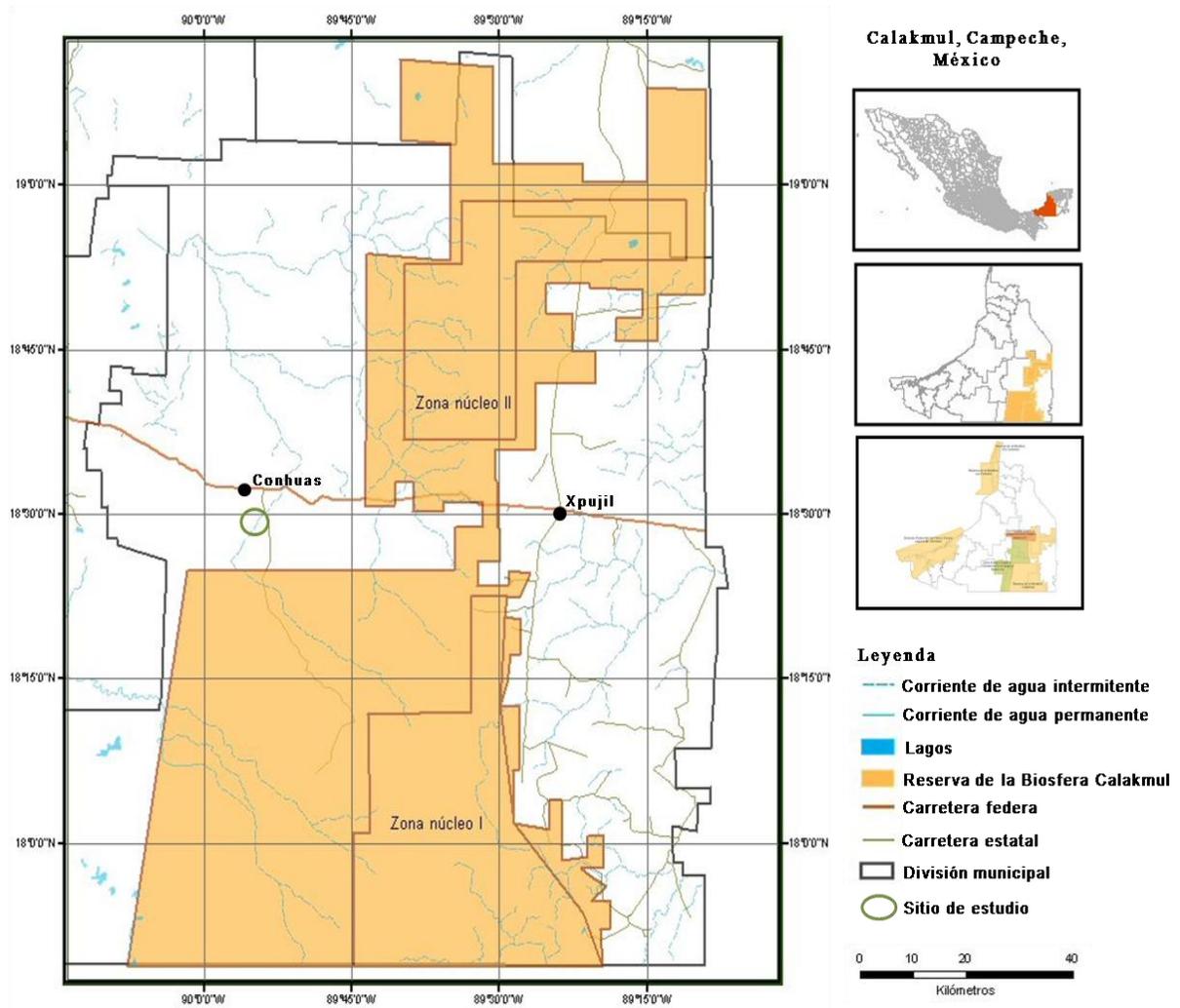


Figura 13. Ubicación geográfica del sitio de estudio. Fuente: Secretaría de Ecología 2008.

5.2.2 Sitio de muestreo y establecimiento de parcelas de muestreo

A través de entrevistas semi-estructuradas a los productores de la comunidad y la descripción de toposformas realizada por Mendoza et ál. (2008), se seleccionaron parcelas agrícolas de diferentes edades de abandono ubicadas en la toposforma conocida como “cerros”, con la restricción de haber tenido un ciclo agrícola de 1-3 años como máximo, y que el terreno haya sido cultivado una sola vez (es decir que el origen haya sido bosque primario) (para más detalles ver Capítulo 1).

Se establecieron tres clases de edad con un rango de tres años: 4-6 años, 14-16 años y 19-21 años. También se ubicaron parcelas de muestreo en bosque primario o bosques sin evidencia de disturbio reciente, como referencia. Por cada categoría de edad y en el bosque

primario se establecieron 4 parcelas de muestreo. Por cada parche de vegetación, ya sea de vegetación secundaria o de bosque primario se estableció una sola parcela.

Las parcelas de muestreo consistieron en una superficie de 100 m x 100 m (1 ha), en cuyo centro se ubicó un cuadro de 50 m x 50 m (2,500 m²) en el que se tomaron los datos requeridos. El resto de la superficie (7, 500 m²) corresponde a una superficie de protección para evitar el efecto de borde, el cual se recomienda sea al menos igual a la altura máxima del dosel (Pinelo 2000). Las parcelas se establecieron trazando una línea principal de norte a sur con la ayuda de un GPS Garmin V. 8.

En cada cuadro de 50 m x 50 m se realizó un censo de la vegetación leñosa con $dap \geq 5$ cm, a 1.30 m de altura con cinta diamétrica. Para árboles con contrafuertes, el dap se midió inmediatamente arriba de ellos, en tanto que para árboles con tallos múltiples se midieron los diámetros de todos los que tuvieran el dap mínimo establecido (Godínez-Ibarra y López-Mata 2002).

5.2.3 Riqueza y diversidad funcional

5.2.3.1 Rasgos funcionales y su medición

Para todas las especies determinadas en el sitio de estudio se identificaron los siguientes rasgos funcionales que potencialmente reflejan la respuesta de las especies a la perturbación por el sistema agrícola de RTQ: densidad de la madera, altura máxima, fenología foliar, agente dispersor, agente polinizador y sistema sexual.

Densidad de la madera: La densidad de la madera puede representarse como una relación del peso seco al horno de una sección del fuste principal de una planta con el volumen de esta misma sección aún fresca, y puede ser un indicador del grado de resistencia contra patógenos, herbívoros o a daños físicos por factores abióticos como el fuego (Cornelissen et ál. 2003), ya que las especies con maderas blandas pueden crecer y responder de manera rápida en las primeras etapas de la sucesión secundaria (Verburg y van Eijk-Bos 2003).

De las 113 especies identificadas en el presente estudio, 96 fueron muestreadas en campo para calcular la densidad. Para la determinación de los valores de densidad de las 17 especies restantes se recurrió a publicaciones de la región (Martínez y Martínez-Pinillos 1996,

Tamarit-Urias 1996, Bárcenas 1998, López-Torres y Tamarit-Urias 2005, Valdéz 2008). Para dos especies (*Randia aculeata* y *Allophyllus cominia*) se tomó como valor de densidad el promedio para los géneros reportado por Chave et ál. (2006) y para la especie desconocida (Euphorbiaceae) se tomó el valor reportado para la familia por los mismos autores.

Para la determinación del valor de densidad de la madera se eligieron 3 individuos de cada especie, a los cuales se les extrajo una muestra cilíndrica de 10 cm con un taladro Haglof de 10” de largo y 5.15 mm de diámetro. El volumen fue calculado de acuerdo al método dimensional (Chave 2005). Sin embargo, debido a la dificultad de trasladar las muestras hasta el laboratorio de manera inmediata, éstas perdieron humedad y tuvieron que ser rehidratadas durante 48 horas con agua destilada para mantener una humedad constante. Posteriormente, las muestras fueron secadas al horno a 80 °C durante 48 horas y pesadas en balanza analítica para determinar la densidad (Cornelissen et ál. 2003).

Altura máxima. La altura máxima de una planta hace referencia a la distancia, en metros, entre el nivel del suelo y los principales tejidos fotosintéticos (Cornelissen et ál. 2003) que una especie puede alcanzar en edad madura. El acceso a la luz es el principal factor que determina el crecimiento vertical de las plantas (Falster y Westoby 2003), de manera que la altura se puede asociar con la capacidad competitiva de una especie y su capacidad de respuesta (tolerancia o evasión) a condiciones cambiantes en el medio ambiente; por ejemplo, por la altura algunas especies pueden poner a salvo estructuras tales como meristemos, flores o semillas, durante incendios (Cornelissen et ál. 2003).

La altura máxima de las especies se obtuvo a partir de referencias bibliográficas de la región donde se ubica el sitio de estudio (Standley y Steyermark 1949, Standley y Williams 1975, Pulido-Salas 1993, Ortíz 1994, Pennington y Sarukhán 2005, Vester y Navarro 2007, MBG 2010) y en el caso de las especies que no se hallaron reportadas se utilizó la altura máxima registrada en campo. En este caso la altura de los individuos se estimó utilizando una cuerda graduada en metros.

Fenología foliar. En términos generales, la fenología foliar se refiere al número de meses del año que el follaje del dosel permanece verde (Cornelissen et ál. 2003). En las regiones tropicales con periodos de lluvias bien marcadas, la producción foliar máxima se presenta en la época lluviosa y la caída máxima de follaje coincide con la época seca, aunque

la respuesta de las especies también es determinada por la disponibilidad de agua en el suelo, el fotoperiodo y la radiación solar (Manzo-Delgado y Meave 2003).

La asignación de rasgos fenológicos se realizó a partir de observaciones en campo y a través de bibliografía especializada, en dos categorías: caducifolias y perennifolias (Pennington y Sarukhán 2005, Ogata et ál. 1999). Las caducifolias son aquellas especies que pierden sus hojas al menos durante los periodos de mayor estrés por déficit de humedad, principalmente en la estación seca (Eamus 1999), mientras que las perennifolias son aquellas que mantienen hojas durante todo el año (Chabot y Hicks 1982). Las especies caducifolias suelen presentar altas tasas fotosintéticas, alta concentración de nitrógeno en la hoja y un área específica foliar elevada, aunque las concentraciones de compuestos defensivos son bajas (Eamus 1999). Las especies que presentan esta característica son de rápido crecimiento y muchas veces son típicas de las primeras etapas de sucesión (Cornelissen et ál. 2003, Finegan 1996), ya sean efímeras o de vida larga (Sánchez et ál. 2007). Por otro lado, la condición perennifolia, aunque parece ser una adaptación a la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, a causa de sus bajas tasas de crecimiento son vulnerables a cambios bruscos del medio ambiente (Aerts 1995).

Agente dispersor. Después de eventos de perturbación natural o antrópica, la regeneración de las plantas como respuesta a la perturbación depende, en gran parte, de la capacidad de dispersar sus propágulos y colonizar o recolonizar esos sitios. Para el agente dispersor se emplearon las categorías utilizadas por Salgado-Negret (2007) para un bosque muy húmedo en Costa Rica: i) anemocoria (viento), ii) autocoria (explosiva y gravedad) y iii) zoocoria (dispersión por animales). En este caso, a diferencia de la clasificación de Salgado-Negret (2007) no se contempla la hidrocoria ya que en Calakmul no existen cuerpos permanentes de agua.

Para la asignación de rasgos se utilizó bibliografía especializada (Ibarra-Manríquez et ál. 1991, Gillespie 1999, Ortíz-Pulido et ál. 2000, Arellano et ál. 2003, Sánchez et ál. 2005, Vester y Navarro 2007, Rodríguez et ál. 2009) y en el caso de especies para las que no se hallaron reportes se utilizaron los síndromes de dispersión descritos en la bibliografía (Howe y Smallwood 1982, Ibarra-Manríquez et ál. 1991, Rodríguez et ál. 2009): i) anemocoria, las diásporas generalmente son de tamaño pequeño con apéndices plumosos como pelos o

penachos o apéndices escariosos como alas; ii) autocoria, las especies se dispersan por sus propios medios principalmente a través de la explosión y/o gravedad de las diásporas que presentan modificaciones variadas; iii) zoocoria, en este caso las diásporas pueden presentar estructuras nutritivas (arilo, pericarpio, pulpa), atrayentes químicos (elaiosoma), estructuras pegajosas (ganchos, materiales viscosos) e incluso mimetismo (colores y formas de la cubierta de las semillas).

Agente polinizador. En general, la polinización es la transferencia de polen desde un órgano sexual masculino a uno femenino, y éste proceso puede darse por medios abióticos (anemófila o hidrófila) o por medios bióticos que involucran a los animales (Murcia 2002). Se asignaron las especies de plantas por agente polinizador de acuerdo a Salgado-Negret (2007) en cuatro grupos: i) insectos, ii) aves, iii) mamíferos (murciélagos) y iv) viento.

Para la asignación de rasgos de polinización se utilizó bibliografía especializada disponible en la región de estudio (Ortiz 1994, Porter 2003, Arellano et ál. 2003, Pozo et ál. 2007, Vester y Navarro 2007) o de bosques estacionales cercanos (Bawa et ál. 1985, Parra y Bullock 2002). En el caso de especies para las que no se hallaron reportes se intentó utilizar los síndromes reportados por Bawa (1990) cuando las condiciones lo permitieron: i) insectos, en el caso de abejas pequeñas las flores pueden ser relativamente pequeñas con colores discretos, blancas, pálidas o verdes; para abejas grandes y medianas las flores son más grandes, de colores brillantes y ocasionalmente especializadas morfológicamente; en el caso de polillas las flores pueden ser blancas o amarillo pálidas, tubulares con la corola estrecha y de 4-6 lóbulos que abren principalmente en la noche; las mariposas polinizan flores de colores más brillantes que abren durante el día; ii) aves, los colibríes constituyen el principal grupo de aves polinizadoras y las flores que visitan son básicamente de colores brillantes y tubulares que abren durante el día; iii) mamíferos (murciélagos), en general las flores son de color blanco o amarillo pálido, abren al atardecer o en la noche, tienen olor fuerte y producen grandes cantidades de néctar; sin embargo, en algunas especies las flores pueden ser más pequeñas pero terminales y en grupos densos; y iv) en el caso del viento, se utilizaron los síndromes descritos por Machado y Lopes (2004) y Bullock (1994); generalmente, son flores unisexuales expuestas antes de que las hojas salgan o situadas más alto que el follaje, perianto insignificante, pequeño o ausente, no tiene atrayentes, estigmas y anteras expuestas, granos de polen pequeños y secos, producidos en grandes cantidades, colores verdosos o crema.

La asignación de agente polinizador por especie es complicada ya que aunque existen especies de plantas con un solo agente polinizador, la mayoría de las especies son polinizadas por más de un sistema de polinización, o por uno o varios grupos taxonómicos en el caso de la polinización por medio de animales (Murcia 2002).

Sistema reproductivo. Para este rasgo se utilizaron las tres categorías generales propuestas por Ibarra-Manríquez y Oyama (1992) para la clasificación arbórea de un bosque tropical en Veracruz, México: i) hermafroditas, flores con anteras y pistilo funcionales; ii) dioicas (los individuos producen flores masculinas o flores femeninas) y iii) monoicas (producen flores femeninas y flores masculinas en el mismo individuo).

Para el caso del sistema sexual, también fue utilizada la información bibliográfica disponible (Bullock 1985, Bawa et ál. 1985, Ibarra-Manríquez y Oyama 1992, Ortiz 1994, Martínez 1996, Little et ál. 2001, Lott 2002, Pennington y Sarukhán 2005, Campos-Ríos 2005, Torres-Colín et ál. 2009, MBG 2010). El sistema sexual de 29 especies, para las que no se encontraron reportes bibliográficos, fue determinado por el Biol. José Luis Tapia y el Dr. German Carnevali Fernández-Concha, curadores del herbario “U najil Tikin Xiw” del Centro de Investigación Científica de Yucatán, en Mérida, Yucatán, México.

5.2.4 Determinación de tipos funcionales de plantas (TFPs)

Los tipos funcionales de plantas se establecieron a través del análisis multivariado, utilizando el análisis de conglomerados. Se empleó el método de Ward y la distancia obtenida a partir de la similaridad de Gower. Esta medida de similaridad se obtiene al combinar la distancia Euclídea (aplicada sobre variables cuantitativas) con la similitud de Jaccard (aplicada a variables cualitativas). Las variables utilizadas fueron: densidad de la madera (DM), altura máxima (Amax), fenología foliar (cad y per) y el agente dispersor (anem, autoc y zooc). En el caso de variables con valores cualitativos no excluyentes, como es el caso de agente dispersor, se usaron variables dicotómicas para identificar las categorías existentes.

Para las variables continuas (Amax y DM) se realizaron pruebas de ANDEVA para determinar si existían diferencias entre los grupos funcionales. Para las variables categóricas se realizó análisis de tablas de contingencia con el estadístico χ^2 para probar la hipótesis nula de que no hay asociación entre las categorías de rasgo y los TFPs; posteriormente se

graficaron las relaciones a través de un biplot obtenido mediante un análisis de correspondencia múltiple (ACM). También se realizó un análisis de componentes principales; en este caso primero se realizó un análisis de coordenadas principales para los rasgos categóricos (fenología foliar y agente dispersor) y posteriormente el análisis de componentes principales se construyó con las variables Amax, DM y los dos principales autovectores del análisis de coordenadas principales. Por último, se hicieron análisis de correlación de Pearson entre estas variables.

5.2.5 Descripción y composición de tipos funcionales de plantas (TFPs)

Cada TFP se describió de acuerdo al número de especies que lo conforma y a la distribución de los rasgos funcionales. Para cada TFP en cada parcela de muestreo se determinaron los valores de área basal (AB) y densidad (N). Se analizaron las diferencias en la cronosecuencia mediante los valores de composición de los TFPs por medio de análisis de la varianza multivariado, MANOVA. Por último, mediante ANDEVA se analizaron las diferencias entre las proporciones en área basal y densidad de cada TFP por cada condición.

5.2.6 Índices de diversidad funcional

Se evaluó la respuesta funcional de la selva mediana subperennifolia (smsp) a la perturbación originada por la agricultura de RTQ a través de un rasgo foliar (fenología foliar: caducifolia o perennifolia), un rasgo de tallo (densidad de la madera), un rasgo vegetativo (altura máxima) y un rasgo regenerativo (agente dispersor: anemocoria, autocoria y zoocoria). Para determinar la diversidad funcional se emplearon 6 índices multi-rasgo: FAD1 y FAD2, conocidos como índices de diversidad de atributos funcionales (Walker et ál. (1999); FD o índice de diversidad funcional (Petchey y Gaston 2002) basado en cada parcela muestral (Podani y Schmera 2006) y basado en la comunidad (FDc) (Petchey y Gaston 2006), el índice wFD o índice de diversidad funcional ponderada (Pla et ál. 2008) y el índice de diversidad funcional de Rao (Rao 1982, Botta-Dukát 2005). También se utilizaron 4 índices multidimensionales: la riqueza funcional (FRic), la equidad funcional (FEve), la divergencia funcional (FDiv), propuestos por Villéger et ál. (2008a) y la dispersión funcional (FDis) propuesta por Laliberté y Legendre (2010). Por último, se determinó la media ponderada de la

comunidad (CWM, por sus siglas en inglés) para las variables continuas altura máxima (Amax) y densidad de madera (DM) (Violle et ál. 2007).

El FAD1 es el número de combinaciones diferentes de rasgos que ocurren dentro de la comunidad. Este valor puede ser igual o menor que el número de especies y en el contexto de la diversidad filogenética es análogo al número o riqueza de especies (Walker et ál.1999).

El índice FAD2, también propuesto por Walker et ál. (1999) representa la suma de las distancias estandarizadas de las especies dentro del rango de cada rasgo. Como distancia ecológica estos autores utilizan la distancia Euclidea entre dos especies, sin embargo, para el presente estudio se utilizó la distancia de Gower que permite combinar datos cuantitativos y cualitativos (Casanoves et ál. 2008). De esta manera, las distancias funcionales entre todos los pares de especies ('i' y 'j') puede expresarse como:

$$DE_{ij} = \sqrt{\sum_{k=1}^K (x_{kj} - x_{ki})^2}$$

donde:

DE_{ij} = distancia ecológica

K= total de rasgos o atributos

X_{ki} y X_{kj} = los valores de los atributos 'k' de las especies 'i' y 'j'.

Usando DE_{ij} como la distancia ecológica entre dos especies, FAD2 se define como:

$$FAD2 = \sum_{i=1}^S \sum_{j>1}^S ED_{ij}$$

donde:

s = número de especies

El índice de diversidad funcional (FD), propuesto por Petchey y Gaston (2002) se define como la longitud total de ramas de un dendrograma funcional que puede ser construido de la información sobre los rasgos funcionales de las especies. Esta expresión de FD fue cuestionada porque aún cuando solo había una especie el índice de diversidad era mayor a cero (Podani y Schmera 2006). En el presente estudio se calculó el índice FD considerando dos propuestas basadas en esta primera definición: en la FD basada en parcelas, propuesta por

Podani y Schmera (2006), se recalcula el dendrograma para cada parcela, aunque al hacerlo se pierde el supuesto de conjunto monótonico; en la FD basada en la comunidad, Petchey y Gaston (2006) corrigen la falta de monotonía que se pierde cuando se calcula un dendrograma por cada parcela y también corrigen la falta de valor cero cuando solo una especie está presente al hacer una suma de la longitud de rama de las especies presentes requerida para conectarlas y excluyendo la longitud de rama requerida para conectarse a la raíz.

El índice wFD o índice de diversidad funcional ponderado mide el rango, valor y la abundancia de los rasgos funcionales en una comunidad; los valores de wFD se generan de una matriz de distancias entre especies en el espacio de los rasgos ponderado por la abundancia y genera un dendrograma funcional que combina el espacio rasgo y espacio abundancia (Pla et ál. 2008).

El índice de diversidad funcional Q de Rao (Rao 1982, Botta-Dukát 2005) se deriva de la teoría de la entropía y se expresa como una forma cuadrática usando la abundancia relativa de las especies. Para su cálculo se requiere tener una distancia ecológica entre especies en el espacio rasgo.

Con respecto a los índices multidimensionales, el índice de riqueza funcional (FRic), es la gama de valores de los rasgos funcionales exhibidos por las especies de una comunidad (Farias y Jaksic 2009). En su cálculo, basado en el volumen de cierre convexo (Cornwell et ál. 2006), el algoritmo utilizado identifica las especies extremas y estima el volumen en el espacio rasgo (Casanoves et ál. 2008).

La equidad funcional (FEve), por su parte, es la equidad en la representación relativa de los valores de los rasgos funcionales dentro de la comunidad (Farias y Jaksic 2009) y se basa en el árbol de recorrido mínimo que enlaza todas las especies en el espacio funcional multidimensional. Este índice cuantifica la regularidad con que la abundancia de especies es distribuida a lo largo del árbol de recorrido mínimo (Villéger et ál. 2008a).

Por su parte, la divergencia funcional (FDiv) es definida como la medida en que la distribución de los valores de los rasgos funcionales en el espacio rasgo maximiza su variabilidad (Mason et ál. 2005, Farias y Jaksic 2009). Este índice también se basa en el

volumen de cierre convexo, cuando se trabaja con varios rasgos funcionales; de esta manera, la divergencia funcional se relaciona a cómo la abundancia es distribuida dentro del volumen del espacio de rasgos funcionales (Casanoves et ál. 2008).

Respecto a los índices multidimensionales también se calculó el índice de dispersión funcional (FDis) (Laliberté y Legendre 2010) que es la distancia promedio en el espacio rasgo multidimensional de cada especie al centroide de todas las especies de la comunidad. FDis considera las abundancias relativas para calcular el centroide ponderado de la matriz $X=[X_{ij}]$ (especie x rasgo) de la siguiente manera:

$$c = [c_i] = \frac{\sum a_j x_{ij}}{\sum a_j}$$

donde:

c =centroide ponderado en el espacio i -dimensional,

a_j = la abundancia de la especie j , y

x_{ij} = el valor de la especie j para el rasgo i

FDis o la distancia promedio ponderada z para el centroide c , se calcula entonces como:

$$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$$

donde:

a_j = la abundancia de especies j

z_j = la distancia de la especie j al centroide ponderado c .

Por último, se determinó la media ponderada de la comunidad, propuesta por Violle et ál. (2007) de acuerdo a la siguiente fórmula.

$$CWM_j = \sum_{k=1}^{n_j} A_{k,j} \times ET_{k,j}$$

donde:

CWM_j = Media ponderada de la comunidad

n_j = número de especies muestreadas en la comunidad

$A_{k,j}$ = abundancia relativa de las especies k en la comunidad j

$ET_{k,j}$ = es el valor del rasgo de las especies k en la comunidad j

Para todos los índices los rasgos fueron estandarizados y en el cálculo se empleó la distancia obtenida a partir de la similaridad de Gower. Esta medida de similaridad se obtiene al combinar la distancia Euclídea (aplicada sobre variables cuantitativas) con la similitud de Jaccard (aplicada a variables cualitativas). Para los índices basados en dendrogramas (FD, FDc, wFD) se utilizó el método de Ward como algoritmo de encadenamiento. Todos los índices de diversidad funcional se calcularon mediante el programa f-Diversity (Di Rienzo et ál. 2008).

5.2.7 Análisis estadístico

Los datos de diversidad funcional, así como la composición de TFPs, fueron analizados usando ANDEVA para un diseño completamente aleatorizado con 4 repeticiones por tratamiento. Los tratamientos consisten en tres tiempos sucesionales y un bosque primario como referencia y el modelo matemático para el análisis es:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + \varepsilon_{ij}$$

donde:

Y_{ij} = la variable respuesta

μ = la media general

T_i = el efecto del i-ésimo tratamiento

ε_{ij} = el término de error aleatorio independiente supuestamente distribuido normal con media cero y varianza constante.

Para determinar diferencias entre medias de tratamientos se usó la prueba LSD de Fisher. Las pruebas estadísticas se realizaron con el programa InfoStat v.2009 (Di Rienzo et ál. 2008), con un nivel de significancia de 0.05.

5.3 Resultados

5.3.1 Rasgos funcionales

El agente polinizador y el sistema sexual no fueron útiles en la discriminación de grupos, y por esta razón, aunada a que no se encontró en la literatura relación con respuesta a la perturbación por el sistema agrícola de RTQ, objetivo principal del presente trabajo, se descartaron. La densidad de la madera tampoco fue útil en la discriminación de tipos funcionales, no obstante este rasgo es muy importante como rasgo respuesta a la perturbación, por lo que fue considerado en todos los análisis.

En primera instancia se presenta un resumen de la distribución de todos los rasgos entre las 113 especies encontradas en las parcelas de estudio (Cuadro 8):

Fenología foliar. La mayoría de las especies encontradas a través de la cronosecuencia pierden las hojas (cerca de 80%), principalmente durante el periodo de estiaje; periodo que comprende desde diciembre hasta abril o principios del mes de mayo. Solo 24 especies son perennifolias, es decir, conservan el follaje durante todo el año; de estas, ocho especies solo aparecieron en el bosque primario.

Agente dispersor. La forma principal de dispersión para las especies fue la zoocoria (cerca de 70%). En orden de importancia le siguieron la autocoria con 27 especies y con poca diferencia la dispersión a través del viento con 22 especies.

Agente polinizador. El principal agente polinizador identificado para las especies del sitio de estudio fueron los insectos. Debido a que la región tiene una gran importancia como productora de miel, mucha de la información acerca de la polinización de la flora local se ha centrado en las abejas. La variabilidad en este rasgo podría ser mayor si la polinización por insectos se subdividiera por ejemplo, en escarabajos, abejas, avispas, polillas, mariposas, etc. Sin embargo, se carece de información para determinar de manera exacta el polinizador real de muchas especies del bosque tropical.

Sistema sexual. El tipo de sistema sexual dominante fue el hermafrodita con 79 especies (casi 70%). En orden de importancia le sigue el sistema sexual dioico con 24 especies (más de 21%) y al final las monoicas con 10 especies (casi 9%).

Cuadro 8. Número y porcentaje de especies (113 especies) por estado de rasgo en la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Campeche.

Rasgos funcionales	Estado de rasgos	Especies por rasgo
Fenología foliar	Perennifolio	24 (21.23%)
	Caducifolio	89 (78.76%)
Agente dispersor	Anemocoria	22 (19.46%)
	Autocoria	27 (23.89%)
	Zoocoria	75 (66.37%)
Agente polinizador	Insectos	112 (99.11%)
	Aves	7 (6.19%)
	Mamíferos	5 (4.42%)
	Viento	4 (3.53%)
Sistema sexual	Hermafrodita	79 (69.91%)
	Dioico	24 (21.23%)
	Monoico	10 (8.84%)
Altura máxima	Bajo	36 (31.86%)
	Medio	45 (39.82%)
	Alto	32 (28.32%)
Densidad de madera	Baja-intermedia	36 (31.86%)
	Alta	40 (35.40%)
	Muy alta	37 (32.74%)

Ahora bien, con la intención de ubicar las especies por categorías, la altura máxima y densidad de la madera se clasificaron en tres clases cada una. Sin embargo, en los análisis de conglomerados tanto para TFPs como para los índices de diversidad funcional se utilizaron los valores reales de estos rasgos.

Altura máxima. Las especies registradas en el presente estudio se ubicaron en tres estratos: un estrato bajo de 3-9 m, un estrato medio de 10-17 m y un estrato alto, en el que se ubicaron especies consideradas como emergentes, de 18-30 m. El estrato bajo agrupó casi 32% de las especies, el medio cerca de 40% y el estrato alto poco más del 28%.

Densidad de la madera. Las especies se clasificaron en tres grupos: de densidad de la madera: baja a intermedia ($\leq 0.59 \text{ g/cm}^3$), alta ($0.60\text{-}0.73 \text{ g/cm}^3$) y muy alta ($\geq 0.74 \text{ g/cm}^3$). En el grupo de densidad baja a intermedia se encontró casi el 32% de las especies, en el grupo de

densidad alta poco más de 35% y el grupo con valores de densidad muy alta estuvo conformado por un poco más del 32%.

5.3.2 Tipos funcionales de plantas (TFPs)

5.3.2.1 Clasificación y composición de TFPs

Los rasgos DM, Amax, fenología foliar y agente dispersor permitieron identificar 6 tipos funcionales de plantas (Figura 14).

La densidad de la madera no fue útil en la separación de grupos ya que en todos los TFPs se encontraron especies con valores bajos a intermedios, altos y muy altos de densidad. La altura máxima si fue útil en la separación de grupos; el ANDEVA indicó diferencias significativas ($p < 0.0001$) y la prueba LSD encontró diferencias entre el TFP 2 de mayor altura y el TFP 4 de menor altura y entre estos dos respecto a los restantes 4 TFPs que presentaron alturas intermedias (Cuadro 9).

Cuadro 9. Análisis de la varianza para los rasgos DM y Amax por tipo funcional de planta.

TFP	DM	Amax
	F=0.52, p=0.8675	F= 11.78, p=<0.0001
1	0.69	12.94 b
2	0.65	20.53 c
3	0.65	12.88 b
4	0.65	8.04 a
5	0.69	15.67 b
6	0.70	15.65 b

Para realizar los ANDEVA, los valores fueron transformados a rangos. Se presentan los valores originales. Letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fisher, $\alpha \leq 0.05$

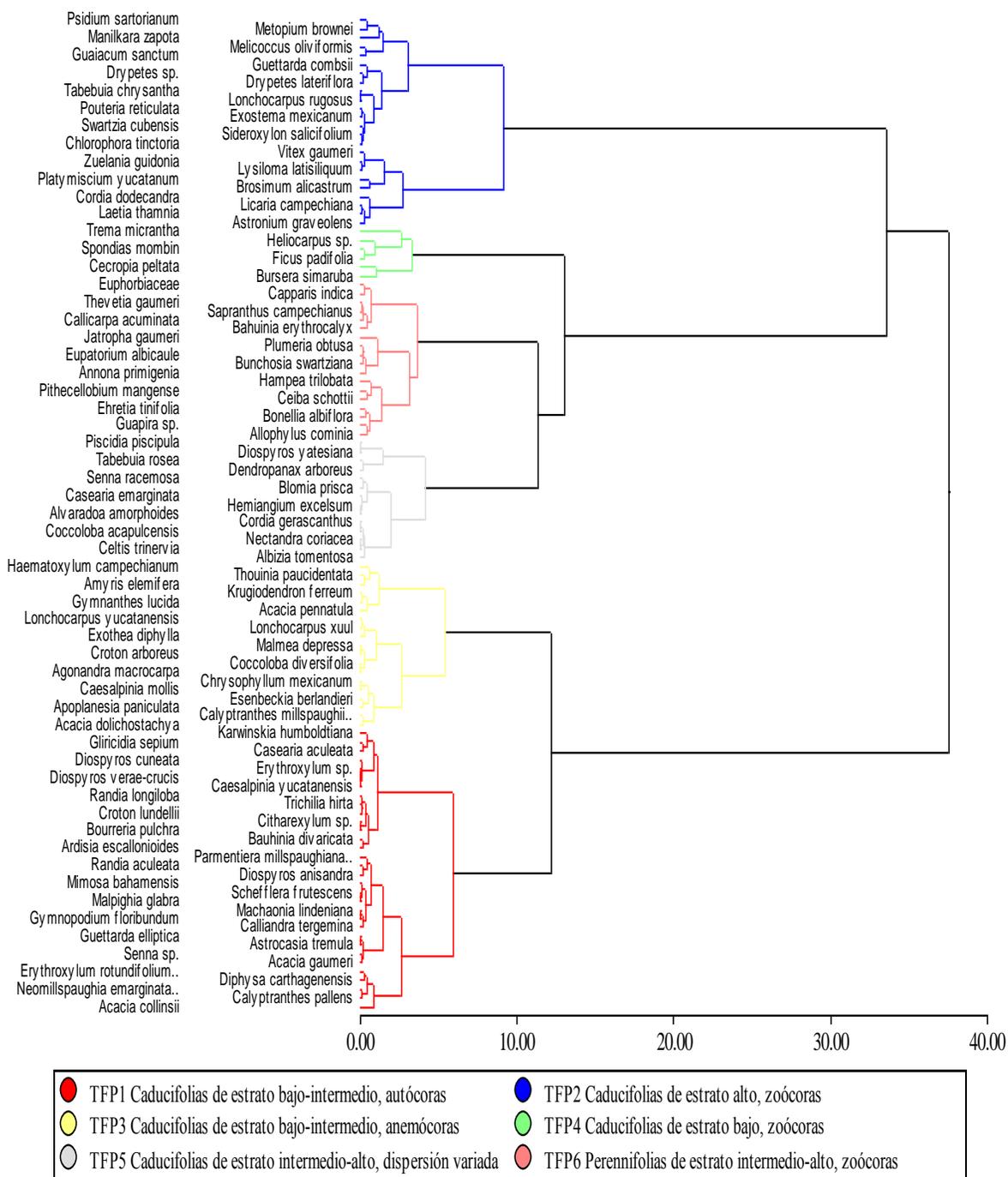


Figura 14. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia de Gower) para las 113 especies en 16 parcelas de 0.25 ha, a partir de rasgos reproductivos, fenológicos, altura máxima y densidad de madera a través de una cronosecuencia producto de la RTQ en la smp en Calakmul, Campeche.

Las variables categóricas, fenología foliar y agente dispersor, también fueron útiles en la separación de grupos al mostrar asociaciones significativas ($p < 0.0001$, en todos los casos) a través del análisis de tablas de contingencia (Cuadro 10).

Cuadro 10. Análisis de tablas de contingencia con el estadístico χ^2 y valores p entre los rasgos categóricos y los TFPs. Frecuencias absolutas por categoría y proporción de especies por estado de rasgo entre paréntesis.

		No. Esp.	TFP 1	TFP 2	TFP 3	TFP 4	TFP 5	TFP 6	χ^2	P	
Fenología foliar	Per	0	24	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (4.17)	0 (0.0)	4 (16.67)	20 (83.33)	97.06	<0.0001*
	Cad	1	89	18 (20.22)	19 (21.35)	17 (19.10)	27 (30.34)	8 (8.99)	0 (0.00)		
Agente dispersor	Anem	0	91	18 (19.78)	19 (20.88)	0 (0.00)	27 (29.67)	7 (7.69)	20 (21.98)	94.40	<0.0001*
		1	22	0 (0.00)	0 (0.00)	17 (77.27)	0 (0.00)	5 (22.73)	0 (0.00)		
Agente dispersor	Autoc	0	87	0 (0.00)	19 (21.84)	17 (19.54)	27 (31.03)	4 (4.60)	20 (22.99)	97.95	<0.0001*
		1	26	18 (69.23)	0 (0.0)	0 (0.00)	0 (0.0)	8 (30.77)	0 (0.00)		
Agente dispersor	Zooc	0	37	18 (48.65)	0 (0.0)	17 (45.95)	0 (0.00)	2 (5.41)	0 (0.00)	105.43	<0.0001*
		1	76	0 (0.00)	19 (25.0)	0 (0.0)	27 (35.53)	10 (13.16)	20 (26.32)		

Per= perennifolio, Cad= caducifolio; Anem= anemocoria, autoc= autocoria, Zooc=zoocoria, TFP= Tipo funcional de plantas

Con el análisis de correspondencias podemos analizar de manera gráfica las asociaciones de rasgos categóricos con los TFPs (Figura 15). Con una inercia de 30.56%, el eje 1 sugiere una separación de la fenología foliar perennifolio y tipo de dispersión por animales, del hábito caducifolio. El TFP 6 se asocia más fuertemente al extremo negativo de este primer eje, es decir está conformado por especies perennifolias dispersadas por animales, en tanto, los TFPs 2 y 4 aparecen en el mismo punto por estar asociados a la dispersión por zoocoria pero de fenología foliar caducifolia (el rasgo Amax es el que los discrimina como TFPs diferentes), le sigue el TFP 5, asociado a hojas caducifolias y en el extremo positivo del eje, los TFP 1 y TFP 3 asociados a la ausencia de zoocoria. El eje 2, por su parte, con una inercia de 23.1% sugiere la separación del tipo de dispersión autócora, al que se asocia el TFP 1, de la dispersión por anemocoria al que se asocia el TFP 3.

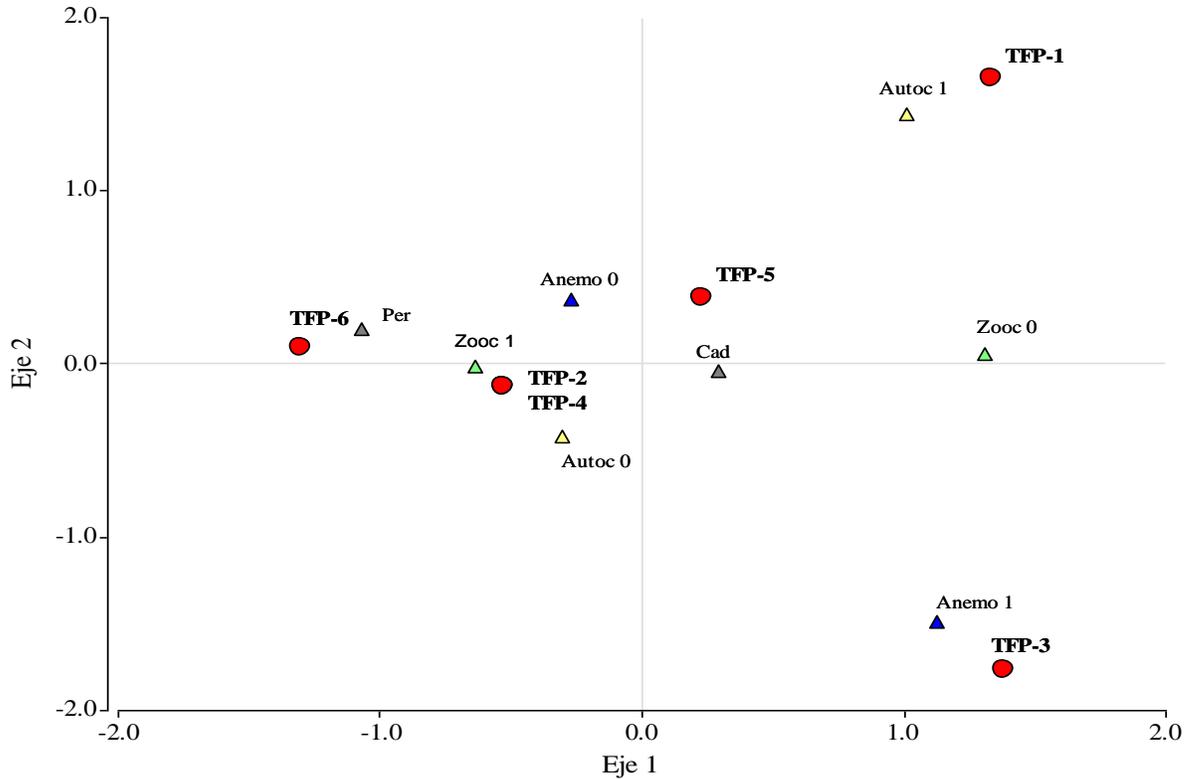


Figura 15. Gráfico producto del análisis de correspondencia entre los rasgos; fenología foliar (cad=caducifolio, per=perennifolio), agente dispersor (Anem=anemocoria, Autoc=autocoria, Zooc= zoocoria) (1=presencia del rasgo y 0=ausencia del rasgo) y la asociación a TFPs.

El análisis de componentes principales (CP) realizado con las variables Amax, DM y los principales autovectores del análisis de coordenadas principales de los rasgos fenología foliar y agente dispersor (PCO_1, separó la anemocoria y autocoria de la zoocoria y PCO_2, la fenología perennifolia de la caducifolia), explicó para los dos primeros ejes el 57% de la variabilidad (Figura 16). El Eje 1 (29.8%) separa las especies con DM alta y perennifolias, de las especies caducifolias de DM baja, es decir a los TFP 6 (Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras) y TFP 1 (caducifolias, estrato bajo-intermedio, autócoras) de los TFP 2 (Caducifolias de estrato alto, zoócoras) y TFP 4 (Caducifolias de estrato bajo, zoócoras). El eje 2 (27.7%) separa las especies dispersadas por autocoria o anemocoria de menor altura de las especies más altas dispersadas por zoocoria, es decir a los TFP 1 (Caducifolias de estrato bajo-intermedio, autócoras), TFP 3 (Caducifolias de estrato bajo-intermedio, anemócoras) y TFP 4 (caducifolias, estrato bajo, zoócoras) de los TFP 2 y TFP 6. Estos dos primeros componentes principales son incapaces de diferenciar al TFP 5 (caducifolias, de estrato intermedio-alto, de dispersión variada).

Aunque el Biplot de CP, parece indicar correlación entre las variables, los análisis de correlación de Pearson solo indicaron una correlación positiva baja entre la DM y PCO_2 ($r=0.18$, $p=0.047$), es decir entre la DM y la categoría perennifolia de la fenología foliar.

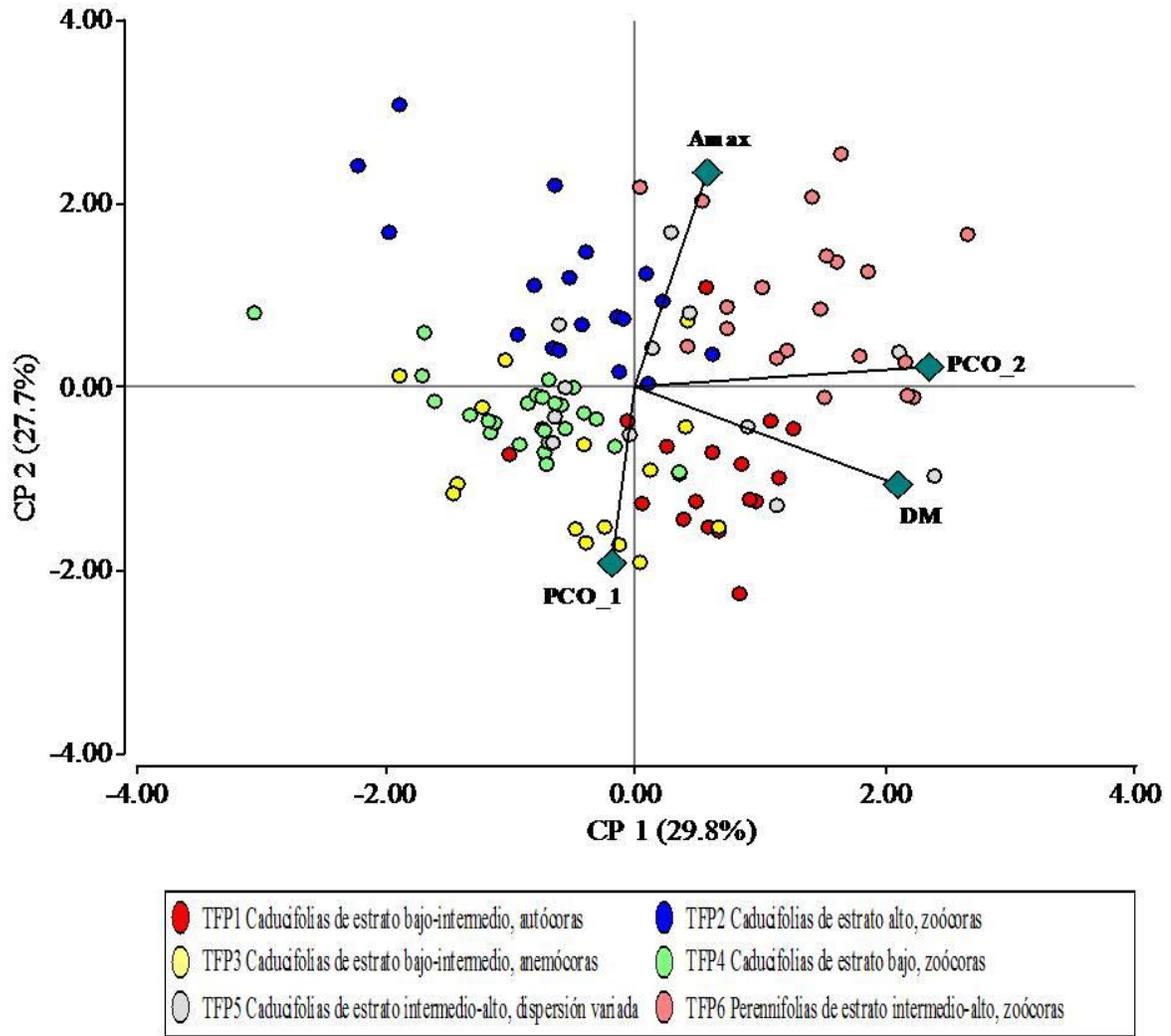


Figura 16. Análisis de componentes principales con altura máxima, densidad de madera y los principales autovectores (PCO_1 y PCO_2) del análisis de coordenadas principales de los rasgos fenología foliar y agente dispersor en relación a las especies de los TFPs.

El TFP 1 estuvo compuesto por 18 especies; seis pertenecen al estrato bajo (3-9 m), nueve al estrato intermedio (10-17 m) y únicamente tres especies pertenecen al estrato más alto (más de 18 m). Todas las especies fueron caducifolias y las diásporas dispersadas por medios propios (gravedad o explosión). Las fabáceas dominaron ampliamente este TFP con 15 especies. Este TFP fue clasificado como Caducifolias de estrato bajo-intermedio, autócoras.

El TFP 2 constó de 19 especies y fue el de mayor altura; seis especies pertenecieron al estrato intermedio y las restantes 13 al estrato de más de 18 m. Todas las especies fueron caducifolias, pero en este caso dispersadas por animales. Este TFP fue clasificado como Caducifolias de estrato alto, zoócoras.

El TFP 3 constó de 17 especies, respecto a la altura predominan las especies de estrato bajo (siete especies) a intermedio (seis especies); en este caso, solo tres especies tienen alturas mayores a 18 m. Todas las especies son caducifolias dispersadas por medio del viento. A este tipo funcional se lo clasificó como Caducifolias de estrato bajo-intermedio, anemócoras.

El TFP 4 es el grupo más grande, con 27 especies. Respecto a las alturas máximas, este grupo está dominado por especies del estrato más bajo (17 especies) y las restantes diez, son especies de altura intermedia. Las 27 especies son caducifolias y dispersadas por medio de animales. Este grupo fue clasificado como Caducifolias de estrato bajo, zoócoras.

El TFP 5 fue el más heterogéneo respecto a la distribución de rasgos y con 12 especies fue el grupo menos numeroso. Presenta especies de los tres estratos, aunque está dominado por las especies del estrato intermedio y alto: tres especies en el estrato bajo, cuatro en el intermedio y cinco en el alto. Respecto a la fenología foliar ocho especies son caducifolias y cuatro perennifolias; por último, referente a la dispersión, diez especies son dispersadas por animales, pero además ocho son dispersadas de manera autócora y cinco a través del viento. Este grupo fue clasificado como Caducifolias de estrato intermedio-alto, de dispersión variada.

Por último, el TFP 6 es el segundo tipo funcional en cuanto a número de especies con 20. En cuanto a la altura ocho especies pertenecieron al estrato intermedio y ocho al estrato alto, solo, tres especies pertenecieron al estrato más bajo. Este grupo concentra a las especies perennifolias dispersadas en su totalidad por fauna. El TFP 6 fue clasificado como Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras.

El MANOVA para la proporción de área basal por TFP, mostró diferencias significativas en la cronosecuencia. No se detectaron diferencias entre las categorías de edad de 4-6, 14-16 y 19-21 años, tampoco se detectó diferencia entre la categoría de mayor edad (19-21 años) y el BP; sin embargo, el BP se diferenció significativamente de las categorías de menos de 16 años. Las diferencias observadas se deben principalmente a la alta dominancia en

área basal de las especies perennifolias del TFP 6 en el BP y a las especies caducifolias de estrato bajo a intermedio del TFP 3 en el BP y en la categoría de edad de 19-21 años (Cuadro 11).

Cuadro 11. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para la proporción de área basal entre categorías de edad y tipos funcionales de plantas.

F.V.	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p		
Tratamiento	10.79	3.4	18	17	0.0075		
Categoría de edad (años)	TFP 1	TFP 2	TFP 3	TFP 4	TFP 5	TFP 6	n
Bosque primario	0.1±0.01	0.21±0.05	0.19±0.05	0.08±0.02	0.09±0.04	0.33±0.07	4 a
19-21	0.18±0.08	0.27±0.08	0.23±0.08	0.14±0.02	0.15±0.05	0.02±0.01	4 ab
14-16	0.19±0.06	0.37±0.07	0.08±0.02	0.16±0.02	0.16±0.05	0.04±0.03	4 b
4-6	0.32±0.15	0.42±0.12	0.05±0.01	0.11±0.02	0.09±0.05	0.02±0.01	4 b

Debido a que la suma de los TFP es una combinación lineal de las proporciones de área basal, los datos se transformaron a rango para realizar el MANOVA. Se presentan los datos reales.

Letras diferentes indican diferencia significativa entre clases de edad, prueba de Hotelling ($p < 0.05$)

Respecto al MANOVA para las proporciones de abundancia, la categoría de edad de 4-6 años se diferenció del resto de las categorías. Mientras que 19-21 y BP no se diferenciaron entre sí. La categoría de edad 14-16 no solo se diferenció de la categoría 4-6. Estas diferencias se deben, en principio a la alta abundancia proporcional de los TFP 1 y 2 de la categoría de edad de 4-6 años, mientras que la categoría de 14-16 años tiene su mayor abundancia en el TFP 4, y la categoría de edad de 19-21 años en el TFP 3. El BP se diferenció de los bosques más jóvenes porque contiene la menor abundancia en general y porque ésta se concentra prácticamente en el TFP 6 (Cuadro 12).

Cuadro 12. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para la densidad proporcional entre categorías de edad y tipos funcionales de plantas.

F.V.	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p
Tratamiento	16.93	5.33	18	17	0.0006

Categoría de edad (años)	TFP 1	TFP 2	TFP 3	TFP 4	TFP 5	TFP 6	n
4-6	0.28±0.11	0.37±0.09	0.09±0.02	0.17±0.02	0.06±0.03	0.03±0.02	4 a
19-21	0.17±0.06	0.17±0.04	0.29±0.07	0.23±0.03	0.1±0.03	0.04±0.03	4 bc
Bosque primario	0.12±0.01	0.14±0.04	0.21±0.07	0.14±0.02	0.06±0.01	0.33±0.07	4 b
14-16	0.15±0.03	0.24±0.03	0.13±0.04	0.31±0.04	0.13±0.05	0.03±0.02	4 c

Debido a que la suma de los TFP es una combinación lineal de las proporciones de densidad, los datos se transformaron a rango para realizar el MANOVA. Se presentan los datos reales.

Letras diferentes indican diferencia significativa entre clases de edad, prueba de Hotelling ($p < 0.05$)

El análisis de la varianza para el área basal de las cronosecuencias por TFP presentó diferencias significativas en el TFP 3 (Caducifolias de estrato bajo-intermedio, anemócoras, $p=0.0017$) y en el TFP 6 (Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras, $p=0.0155$). En el TFP 3, las categorías de edad más recientes (4-6 y 14-16 años) no se diferenciaron al presentar los valores proporcionales de área basal más bajos pero si se diferenciaron de manera significativa de la categoría de edad más avanzada (19-21 años) y del bosque primario que presentaron los valores proporcionales más altos. En el TFP 6, las tres categorías de edad a través de la cronosecuencia se diferencian del bosque primario, al concentrar este último la mayor proporción de área basal (Cuadro 13).

Cuadro 13. Análisis de la varianza para las proporciones de área basal por TFPs por categorías de edad.

Categoría de edad (años)	TFP 1	TFP 2	TFP 3*	TFP 4*	TFP 5	TFP 6*
	F=1.08, p=0.3938	F=1.17, p=0.3601	F=9.53, p=0.0017	F=2.40, P= 0.1187	F=0.68, p=0.5814	F=5.22, p=0.0155
Bosque primario	0.1±0.01	0.21±0.05	0.19±0.05 b	0.08±0.02	0.09±0.04	0.33±0.07 b
19-21	0.18±0.08	0.27±0.08	0.23±0.08 b	0.14±0.02	0.15±0.05	0.02±0.01 a
14-16	0.19±0.06	0.37±0.07	0.08±0.02 a	0.16±0.02	0.16±0.05	0.04±0.03 a
4-6	0.32±0.15	0.42±0.12	0.05±0.01 a	0.11±0.02	0.09±0.05	0.02±0.01 a

*Los valores fueron transformados a rangos para el ANDEVA. Se presentan los valores originales.

Letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fisher ($p \leq 0.05$).

Siguiendo con la composición de los TFPs, también se realizó el análisis de la varianza para la abundancia proporcional por TFP en la cronosecuencia (Cuadro 14). En este caso se

encontraron diferencias significativas para el TFP 2 (Caducifolias de estrato alto, zócoras, $p=0.0543$), el TFP 4 (Caducifolias de estrato bajo, zócoras, $p=0.0062$) y para el TFP 6 (Perennifolias de estrato intermedio-alto, zócoras, $p=0.0004$). En el TFP 2, la mayor abundancia proporcional se concentró en las categorías de edad de 4-6 y de 14-16 años, categorías que no se diferenciaron estadísticamente entre sí. Sin embargo, la categoría de 4-6 años si se diferenció de manera significativa de la categoría de mayor edad de abandono y del BP, que presentaron los valores más bajos de abundancia proporcional. En el TFP 4 el BP presentó la menor abundancia proporcional a través de la cronosecuencia y se diferenció de manera significativa del resto. La categoría de edad de 14-16 años tuvo la mayor abundancia proporcional pero no se diferenció de la categoría de edad 19-21 años, que tuvo un valor intermedio. En el caso del TFP 6, las tres categorías de edad presentaron los valores de abundancia más bajos y se diferenciaron de manera significativa del BP que presentó la mayor abundancia proporcional como para el caso del área basal. Para el TFP 6, el área basal en el BP estuvo dada por pocas especies de diámetros considerables como ramón (*Brosimum alicastrum*) y zapote (*Manilkara zapota*) mientras que la abundancia estuvo dada por especies del sotobosque muy abundantes como *Drypetes lateriflora*.

Cuadro 14. Análisis de la varianza para las proporciones de abundancia por TFPs por categorías de edad.

Categoría de edad (años)	TFP 1*	TFP 2	TFP 3*	TFP 4	TFP 5*	TFP 6
	F= 0.83, p= 0.502	F=3.38, p=0.0543	F=3.03, p=0.0712	F=6.83, p=0.0062	F=1.05, p=0.4075	F=13.1, p=0.0004
4-6	0.28±0.11	0.37±0.09 b	0.09±0.02	0.17±0.02 b	0.06±0.03	0.03±0.02 a
19-21	0.17±0.06	0.17±0.04 a	0.29±0.07	0.23±0.03 bc	0.1±0.03	0.04±0.03 a
Bosque primario	0.12±0.01	0.14±0.04 a	0.21±0.07	0.14±0.02 a	0.06±0.01	0.33±0.07 b
14-16	0.15±0.03	0.24±0.03 ab	0.13±0.04	0.31±0.04 c	0.13±0.05	0.03±0.02 a

* Los valores fueron convertidos a rangos. Los valores originales se presentan en paréntesis. Letras diferentes indican diferencias significativas, prueba LSD de Fischer ($p \leq 0.05$).

5.3.3 Diversidad funcional de la selva mediana subperennifolia

En general, puede observarse que los bosques más jóvenes (4-6 años) son los que se diferenciaron de manera consistente con el bosque primario (BP). El ANDEVA para FAD1 mostró diferencias en la cronosecuencia ($p=0.0267$). La categoría de edad de 4-6 años tuvo el menor valor de FAD1 (27.25) y únicamente se diferenció de manera significativa del BP que

presentó el mayor valor para este índice (43.5). Para FAD2 ($p=0.0237$), las clases de edad de 4-6 años y de 19-21 son las que presentaron los valores más bajos (120.95 y 189.99, respectivamente), sin diferenciarse de la categoría de edad de 14-16 años, pero sí se diferenciaron significativamente del BP que presentó el valor más alto (332.41). Para el índice de diversidad funcional basado en dendrogramas en el que se recalcula un dendrograma por cada parcela (FD), se encontraron diferencias entre cronosecuencias (0.0166); la clase de edad de 4-6 años y la clase de edad de 19-21 años presentaron los valores más bajos (3.68 y 3.92, respectivamente) y se diferenciaron de manera significativa del BP que presentó el valor más alto (5.01). Para este mismo índice pero basado en un dendrograma de la comunidad completa (FDc) las diferencias significativas entre cronosecuencias ($p=0.0482$) fueron entre la clase de edad de 4-6 años, de menor valor (17.84) y el BP con el valor más alto (27.41). El índice FD ponderado por el área basal (wFD, $p=0.0346$ en el ANDEVA), presentó los mayores valores en las categorías de edad de 4-6 años (0.01) y de 19-21 años (0.01) y no se diferenciaron de la categoría de edad intermedia (14-16 años) pero si del BP, que presentó el valor más bajo (0.0025). Para el índice Q de Rao, que también es ponderado con alguna variable como peso no se encontraron diferencias estadísticas (Cuadro 15).

En cuanto a los índices de diversidad funcional multidimensionales, estos mostraron menor diferenciación entre categorías de edad pero de alguna manera la tendencia fue la misma que para los índices anteriores. El índice FRic o de riqueza funcional ($p=0.0040$) presentó el valor más bajo (0.31) en la categoría de edad de 4-6 años, y aunque hay un ligero incremento con la edad de abandono, no se diferenció de las otras categorías de edad, pero si se diferenció de manera significativa del BP que presentó el valor más alto (0.94). Por su parte, el índice de regularidad funcional (FEve, $p=0.0427$), cuando se ponderó con la variable área basal, obtuvo el valor más alto (0.51) en la categoría de 4-6 años, similar a los valores de la categoría de edad de 19-21 años y del BP, diferenciándose todas significativamente de la categoría de 14-16 años, que presentó el valor más bajo (0.37). También presentó diferencia estadística el índice de dispersión (FDis, $p=0.0073$) cuando se usó la variable abundancia como peso; en este caso, la diferencia significativa fue entre la categoría de edad de 4-6 años, que presentó el valor más alto (8.53), de la clase de edad de 19-21 años y del BP que presentaron los valores más bajos (6.13 y 5.23 respectivamente, Cuadro 15).

Cuadro 15. Análisis de la varianza para los índices de diversidad funcional calculados por clases de edad en la cronosecuencia producto de la agricultura de RTQ en la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche.

		4-6 años		14-16 años		19-21 años		Bosque primario	F	P	
FAD1		27.25±2.46	a	36.75±3.9	ab	33.75±3.45	ab	43.5±2.9	b	4.38	0.0267
FAD2		120.95±20.76a		233.65±52.8	ab	189.99±39.73	a	332.41±45.75b		4.55	0.0237
FD		3.68±0.26	a	4.23±0.21	ab	3.92±0.32	a	5.01±0.21	b	5.1	0.0166
FDc		17.84±1.8	a	23.93±2.29	ab	22.06±2.13	ab	27.41±2.22	b	3.54	0.0482
wFD*	AB	0.01±0	b	0.0075±2	ab	0.01±0	b	0.0025±2	a	4.0	0.0346
	N	0.01±0	a	0.01±0.0025	a	0.01±0.0025	a	0.0025±0.0025a		2.11	0.1522
Rao	AB	0.05±0.01	a	0.06±0.0048	a	0.06±0.01	a	0.08±0.01	a	2.68	0.0937
	N	0.06±0.0029	a	0.06±0.01	a	0.07±0.01	a	0.07±0.0041	a	1.78	0.2036
FRic		0.31±0.08	a	0.54±0.09	a	0.41±0.11	a	0.94±0.11	b	7.65	0.004
FEve*	AB	0.51±0.03	b	0.37±0.03	a	0.45±0.04	ab	0.48±0.03	b	3.7	0.0427
	N	0.52±2.49	a	0.45±1.3	a	0.45±2.9	a	0.51±1.55	a	1.85	0.1911
FDiv	AB	0.84±0.05	a	0.76±0.08	a	0.73±0.05	a	0.74±0.04	a	0.79	0.5214
	N	0.81±0.04	a	0.73±0.03	a	0.65±0.06	a	0.68±0.03	a	2.47	0.1119
FDis	AB	7.05±0.67	a	7.72±1.02	a	7.14±1.18	a	6.52±0.43	a	0.31	0.8157
	N	8.53±0.34	c	7.52±0.4	bc	6.13±0.97	ab	5.23±0.32	a	6.53	0.0073

*Los valores fueron convertidos a rango para la prueba de ANDEVA. Se presentan los valores originales. Letras distintas indican diferencia significativa, LSD de Fischer (p<0.05). AB=área basal, N= abundancia

Respecto a la media ponderada de la comunidad (CWM), tanto para Amax como para DM, las diferencias mayores se presentaron entre la clase de edad de 4-6 años y el bosque primario. La CWM para la Amax usando como ponderador el área basal (p=0.0514) diferenció significativamente la clase de edad de 4-6 años, que presentó el mayor valor (22.77), de la clase de edad de 19-21 años (17.9) y del bosque primario (18.2), pero no se diferenció de la categoría de 14-16 años (20.59). Cuando el ponderador fue la abundancia (p=0.0009), la clase de edad de 4-6 años también presentó el valor más alto (20.41) y se diferenció de las demás categorías de la cronosecuencia. Es interesante notar que los valores de la CWM para la altura máxima son mayores en las clases de edad más temprana (4-6 años), incluso, respecto al BP.

La CWM para la densidad de madera también mostró diferencias significativas entre las clases de edad y el BP tanto con el área basal como con la abundancia como ponderadores. Con el área basal (p=0.0006) la clase de edad de 4-6 años presentó el valor más bajo (0.53) y se diferenció de manera significativa de la clase de edad de 19-21 años (0.62) y del BP (0.73);

en tanto, la clase de edad de 19-21 años no se diferenci6 de la de 14-16 a6os (0.55). Al emplear la abundancia como valor ponderador ($p < 0.0001$) las clases de edad de 4-6 y de 14-16 a6os, que no se diferenciaron entre s6, presentaron los valores m6s bajos (0.55 y 0.59, respectivamente) y se diferenciaron de la clase de edad de 19-21 a6os (0.66) y del bosque primario (0.74). En general, los valores de la CWM para la densidad de la madera tendieron a incrementar con la edad de abandono del bosque, a diferencia de la Amax que solo diferenci6 al bosque joven del resto (Cuadro 16).

Cuadro 16. An6lisis de la varianza de la media ponderada de la comunidad (CWM) por clases de edad en la cronosecuencia producto de la RTQ en la smsp en Calakmul, Campeche.

		4-6 a6os	14-16 a6os	19-21 a6os	Bosque primario	F	P
CWM. Amax	AB	22.77±1.33 b	20.59±0.85 ab	17.9±1.38 a	18.2±1.28 a	3.45	0.0514
	N	20.41±1.06 b	16.47±0.35 a	14.6±0.74 a	14.76±1.26 a	17.31	0.0009**
CWM. DM	AB	0.53±0.04 a	0.55±0.02 ab	0.62±0.03 b	0.73±0.01 c	12.29	0.0006
	N	0.55±0.03 a	0.59±4.80E-03 a	0.66±0.01 b	0.74±0.01 c	63.69	<0.0001**

** El ANDEVA se realiz6 con permutaciones (Anderson y Legendre 1999). Letras distintas indican diferencia significativa, prueba LSD de Fischer ($p \leq 0.05$). AB= 6rea basal, N= abundancia

5.4 Discusi6n

5.4.1 Rasgos funcionales

De las 113 especies reportadas, las m6s abundantes de acuerdo a la fenolog6a foliar fueron las caducifolias (m6s del 78 %), lo cual es normal tomando en cuenta que se trata de bosques secundarios en un bosque estacional como lo es la smsp. Sin embargo, considerando solo al BP, el porcentaje de especies caducifolias (poco m6s de 66 %) es mayor al reportado para la selva mediana subperennifolia por Flores y Espejel (1994), que reportan el 25%, o por Pennington y Sarukh6n (2005) que reportan de 25-50%. No obstante, esta situaci6n se justifica si consideramos que estos bosques probablemente han sufrido la extracci6n de individuos (Mart6nez y Galindo-Leal 2002) generando claros grandes que favorecieron especies caducifolias (Mart6nez-Ramos 1985, Vieira y Scariot 2006). Adem6s, el sitio de estudio se ubica en una de las partes m6s secas –de acuerdo el gradiente de precipitaci6n- de la regi6n de Calakmul (Garc6a et 6l. 2002) y la p6rdida de hojas es una de las principales respuestas de las especies de bosques estacionales al estr6s por d6ficit h6drico (Holbrook et 6l. 1995, Lawrence 2005); incluso Pennington y Sarukh6n (2005) mencionan que ciertas especies que se

comportan como perennifolias en selvas más húmedas, pierden el follaje en condiciones de escasez de humedad en bosques más secos.

En cuanto a la dispersión, el agente más común fue la zoocoria (más de 66%), seguida de la autocoria (casi 24%) y menos frecuente la anemocoria (más de 19%). La dominancia de especies arbóreas dispersadas por vertebrados frugívoros en los bosques neotropicales va desde un 50% hasta 75% de acuerdo con Howe y Smallwood (1982); situación que es común tanto para selvas húmedas (Bodmer 1991, Salgado-Negret 2007) como para bosques secos estacionales (Ibarra-Manríquez et ál. 1991, Ortíz-Pulido et ál. 2000). Por otro lado, la propagación por viento se ha reportado como la segunda forma de dispersión, en bosques estacionales secos (Dirzo y Domínguez 1986, Vieira y Scariot 2006)). Sin embargo, en este trabajo la segunda forma de dispersión es por medio de la autocoria, aunque hay que considerar que no es grande la diferencia respecto a la dispersión por anemocoria; además, varias especies tienen más de una estrategia de dispersión. Una alta proporción de especies arbóreas en el sitio de estudio son compartidas con la selva alta perennifolia (más húmeda al sur de la región de Calakmul) donde la dispersión por zoocoria es reportada como la más común (Howe y Smallwood 1982).

Los rasgos reproductivos, agente polinizador y sistema sexual, no fueron utilizados en la clasificación de TFPs ni en el cálculo de los índices de diversidad debido a que no fueron significativos en la separación de grupos y no se encontró relación directa entre estos rasgos y la respuesta de los bosques a perturbaciones (Ibarra-Manríquez y Oyama 1992, Salgado-Negret 2007). En lo que respecta al sistema sexual, por ejemplo, Ibarra-Manríquez y Oyama (1992) no encontraron ninguna relación entre este rasgo y las características del estatus sucesional ocupado por las especies en el bosque. En términos generales, la distribución de las especies por su sistema sexual en los bosques del presente trabajo (hermafroditas, 69.9%, dioicas, 24% y monoicas 8.8%), es similar a la reportada en otros bosques neotropicales (Murcia 2002), tanto húmedos (Bawa et ál. 1985, Ibarra-Manríquez y Oyama 1992) como secos estacionales (Bullock 1985). Este último autor, al separar las especies por formas de vida en el bosque tropical caducifolio de la Estación de Biología Chamela, en Jalisco, México, encontró la tendencia ya referida entre especies hermafroditas, dioicas y monoicas para árboles y arbustos.

Para el caso del agente polinizador, además, no se encontró suficiente información que permitiera detectar diferencias entre las frecuencias de este rasgo. De las 113 especies registradas solo una no aparece como polinizada por insectos; en orden de importancia le siguen la polinización por aves (6.19%), por mamíferos (5%) y por último por viento (3.53%). Aun cuando ha sido ampliamente documentada la dominancia de los insectos como polinizadores en diferentes bosques neotropicales (Bawa et ál. 1985, Ramírez 1989, Bawa 1990, Salgado-Negret 2007), y la dominancia de las abejas de diferentes tamaños como los principales insectos polinizadores (Bawa 1990), en el presente trabajo la información está sesgada hacia las abejas melíferas porque el sitio de estudio tiene alta importancia en la producción apícola (Porter 2003) y ésta fue la principal información disponible (Porter 2001, Porter 2003, Arellano et ál. 2003, Vester y Navarro 2007); aunque en realidad es difícil determinar de manera exacta al polinizador real de cada especie arbórea (Murcia 2002).

Las especies se agruparon en clases a partir de densidad de madera (DM) y altura máxima (Amax), tal como se reportó en otros estudios (Köhler et ál. 2000, Salgado Negret 2007, Michalski et ál. 2007, Chazdon et ál. 2010). Autores como Flores y Espejel (1994) y Pennington y Sarukhán (2005) describen tres estratos de altura máxima, semejantes a los reportados en el presente trabajo, para la selva mediana subperennifolia, y Murphy y Lugo (1986), para bosques secos de diferentes regiones tropicales. En general, no se observó dominancia de algún estrato, aunque en el estrato medio estuvo la mayor parte de las especies con cerca de 40%, seguido por el estrato bajo con casi 32% y por último el estrato alto con poco más del 28%.

Para la DM tampoco se observó la dominancia de alguna de las categorías de dureza. Sin embargo, considerando las clases de alta densidad ($0.60-0.73 \text{ g/cm}^3$) y muy alta densidad de madera ($>0.74 \text{ g/cm}^3$), la mayor proporción de especies son de madera dura, coincidiendo con lo reportado en bosques secos (Chave et ál. 2006). La alta densidad de madera provee una mayor defensa contra daños físicos (fuego, viento), depredadores y patógenos, y menor vulnerabilidad a estrés por sequía (Wiemann y Williamson 1989, Cornelissen et ál. 2003, Chave et ál. 2006). La media de la densidad de madera del presente estudio (0.67 g/cm^3) es similar a la reportada por Urquiza-Hass et ál. (2007) para bosques secundarios y maduros de la Península de Yucatán (0.66 g/cm^3), y a la reportada para bosques maduros de Calakmul, Campeche (0.69 g/cm^3), por Read y Lawrence (2003).

5.4.2 *Tipos funcionales de plantas (TFPs)*

En los últimos años se han desarrollado varios trabajos con el enfoque de TFPs (Condit et ál. 1996, Verburg y van Eijk-Bos 2003, Chazdon et ál. 2010). A partir de la clasificación por TFPs es relativamente difícil comparar sitios diferentes (Hooper et ál. 2005) ya que por definición los TFPs son resultado de respuestas similares al ambiente o efectos similares en los procesos ecosistémicos (Blondel 2003); de manera que el factor ambiental al que respondan, o el proceso ecosistémico al que influyan, depende de la escala del trabajo y de los objetivos de investigación y son útiles para resumir la enorme diversidad de especies en grupos más o menos predecibles (Díaz et ál. 2002).

El método más común de agrupamiento de especies se había basado en un solo rasgo o en un grupo reducido de rasgos (método *a priori*); por ejemplo, muchos autores han utilizado la clasificación de especies en grupos ecológicos como pioneras o persistentes para luego asociarlas a otros rasgos de interés (Ibarra-Manríquez y Oyama 1992, Sánchez 2007). Por otro lado, el enfoque de TFPs permite analizar el papel de la riqueza de las especies en la respuesta a cambios ambientales o su efecto en los procesos ecosistémicos. En el presente trabajo se recolectaron y midieron diferentes estados o rangos de cuatro rasgos con potencial de identificar respuestas a perturbaciones por el sistema de agricultura tradicional de roza, tumba y quema (RTQ). Estos valores de rasgos fueron considerados de manera simultánea para identificar TFPs a través del método *a posteriori*, es decir los rasgos medidos se utilizaron para la clasificación de las especies, y solo después de la agrupación se pudo observar cuáles son los rasgos más importantes (Díaz et ál. 2002). De esta manera se determinaron 6 tipos funcionales de plantas: Caducifolias de estrato bajo-intermedio, autócoras (TFP 1), Caducifolias de estrato alto, zoócoras (TFP 2), Caducifolias de estrato bajo-intermedio, anemócoras (TFP 3), Caducifolias de estrato bajo, zoócoras (TFP 4), Caducifolias de estrato intermedio-alto, de dispersión variada (TFP 5) y Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras (TFP 6).

En los seis TFPs, se encontraron especies con densidad de madera desde baja hasta muy alta, de manera que este rasgo no contribuyó en la separación por grupos funcionales. La media de la densidad de la madera de los TFPs fue de 0.65 g/cm³ hasta 0.70 g/cm³, de manera que no se hallaron diferencias entre TFPs. Sin embargo, considerando que la densidad de

madera es un rasgo importante, relacionado con la resistencia mecánica a factores como viento (huracanes) o incendios (Wiemann y Williamson 1989) podemos asumir que los TFPs cuentan con especies con valores de DM altos para una potencial respuesta positiva a las perturbaciones mencionadas. De hecho, si tomamos como referencia las clases de DM determinadas (intermedia, alta y muy alta), más del 75% de las especies que componen los TFPs tienen valores de alta a muy alta densidad de madera, excepto el TFP 3, donde el 41% de las especies que la conforman tuvieron DM intermedia ($<0.59 \text{ g/cm}^3$).

Para la fenología foliar, entendida como el número de meses del año que el follaje permanece verde (Cornelissen et ál. 2003), únicamente se determinaron dos estados de rasgo, por su disponibilidad en la bibliografía y por cuestiones logísticas y de tiempo en el trabajo de campo. En futuros trabajos en la zona se recomienda una mejor aproximación a través de estudios y registros de la fenología foliar de las especies del sitio, ya que la respuesta de las especies a través de la pérdida de hojas en las estaciones de mayor estrés puede variar dependiendo de la intensidad de dicho estrés, de la profundidad y disponibilidad de humedad a través del manto freático, entre otros factores (Holbrook et ál. 1995)

La fenología foliar separó dos grandes grupos de TFPs, las caducifolias de estratos bajos a altos con diferentes síndromes de dispersión (TFPs 1, 2, 3, 4 y 5) y el TFP 6, de especies perennifolias en los estratos intermedio y alto, con especies emergentes, dispersadas por animales exclusivamente. El estado de rasgo perennifolio fue el único que mostró correlación positiva con otro rasgo, en este caso con la DM. De modo que, gráficamente, en el análisis de componentes principales se pudo ver a las especies perennifolias de DM alta por un lado y a las especies caducifolias de madera blanda por el otro a través de un gradiente.

La altura máxima (Amax) es otro rasgo importante, tiene el potencial de responder a factores de perturbación a través de la tolerancia o evasión a condiciones ambientales cambiantes; por ejemplo, debido a una mayor altura es posible poner a salvo estructuras reproductivas durante un incendio (Cornelissen et ál. 2003); por otro lado, también refleja la capacidad competitiva, al tener las plantas más altas, mayor y mejor acceso a la luz (Falster y Westoby 2003). La Amax separó claramente dos TFPs, el TFP 2, en el que casi el 70% de las especies pertenecieron al estrato alto, poco más de 30% fueron especies de mediana estatura y ninguna especie del estrato bajo; el TFP 4 es el otro extremo, ya que más del 60% de las

especies de este TFP pertenecieron al estrato bajo, poco más de 35% al estrato intermedio y ninguna especie de más de 17 m (estrato alto) apareció en este TFP. Ambos tipos funcionales presentaron dispersión por zoocoria. Los TFPs 1, 3, 5 y 6 presentan una combinación de estratos, sin embargo las tendencias son distintas; los TFPs 1 y 3 están dominadas por especies de los estratos bajo a intermedio con solo tres especies del estrato alto en cada una, en tanto, los TFP 5 y 6 tienen la tendencia opuesta ya que están dominados por plantas del estrato medio a alto con solo tres especies del estrato bajo en cada uno.

Los mecanismos de dispersión representan un rasgo muy importante para la recolonización después de las perturbaciones y para favorecer el flujo genético dentro del paisaje (Dalling 2002). En el presente estudio se obtuvo como principal agente dispersor a la zoocoria, igual que en otros estudios en bosques secos estacionales (Bodmer 1991, Bullock 1995), seguido de la autocoria y la anemocoria.

EL TFP 1, presentó dispersión por autocoria (explosión o gravedad). Este tipo funcional estuvo dominado por especies de la familia Fabaceae (15 de 18 especies). Las fabáceas tienen un alto potencial de respuesta ante perturbaciones fuertes ya que muchas de sus especies son colonizadoras de sitios perturbados (González-Iturbe et ál. 2002) y una gran mayoría tienen la capacidad de rebrotar (Barchuk et ál. 2006); además, por su forma de dispersión tienden a acumular una gran cantidad de semillas que en muchas especies son resistentes al fuego o que incluso requieren el fuego para germinar (Miller y Kauffman 1998b).

El TFP 3, es el único grupo que presentó dispersión por anemocoria. La anemocoria ha sido reportada como el segundo mecanismo de dispersión en bosques tropicales (Dirzo y Domínguez 1986) y cobra mayor importancia en los bosques secos estacionales (Ibarra-Manríquez et ál. 1991, Ortiz-Pulido et ál. 2000). En el caso del TFP 3 las especies anemócoras se presentaron en diferentes estratos, principalmente en los estratos bajo a intermedio, lo cual es normal (a diferencia de los bosques húmedos donde la anemocoria es más común en los estratos emergentes, Howe y Smallwood 1982). Una adaptación de estas especies es que la fructificación máxima se da en la época seca o en la época de “nortes”, cuando el follaje del bosque se ha perdido en su gran mayoría (Ibarra-Manríquez et ál. 1991). Otra característica de las especies anemócoras en el TFP 3 es que todas son especies heliófitas, ya sean de vida

larga o efímeras (por ejemplo, *Euapatorium albicaule* y *Neomillspaughia emarginata*) con una alta capacidad de colonizar áreas perturbadas (Sánchez et ál. 2007).

Respecto a la dispersión zoócora, desafortunadamente no se pudo ampliar más el estado del rasgo, por ejemplo, en dispersores voladores y no voladores, y en el caso de voladores, en aves y murciélagos, ya que esto nos daría mejor información acerca de la distancia potencial de dispersión de los propágulos (Dalling 2002) porque en Calakmul, como en otros bosques tropicales, han sido reportados como agentes dispersores clave (Figuroa 2001, Vargas 2008) debido a su mayor movilidad y tiempo de retención de semillas (Ortíz-Pulido et ál. 2000). Coincidiendo con lo reportado para este tipo de bosques, la zoocoria se presentó como la forma de dispersión dominante en los TFPs 2, 4, 6 y en el TFP 5 (especies que presentaron más de un tipo de dispersión). Es interesante notar que estos TFPs contienen especies de diferentes estratos (TFP 2, estrato alto; TFP 4, estrato bajo, TFP 5 y 6, estratos medio y alto) indicando heterogeneidad en la disponibilidad de recursos para diferentes agentes dispersores; por ejemplo, Vargas (2008) encontró un mayor porcentaje de murciélagos frugívoros en los niveles inferiores del sotobosque que se diferenciaron significativamente de los otros niveles; mientras que Figuroa (2001), reporta a las aves como importantes dispersoras de semillas del dosel y de especies pioneras de sitios abiertos perturbados de un bosque seco de Calakmul.

El TFP 6, dominado por especies perennifolias de estrato intermedio y alto, en su mayoría típicas de BP, podría estar funcionando como fuente de semillas hacia las áreas perturbadas por dos razones: i) los BP que rodean áreas perturbadas han sido reportados como hábitats complejos vertical y horizontalmente, con mayor biomasa y disponibilidad de recursos (frutos y semillas) para agentes dispersores (Ortíz-Pulido et ál. 2000, Vargas 2008); ii) el sitio de estudio se ubica entre las áreas núcleo de la Reserva de la Biosfera Calakmul, una de las áreas de bosque tropical protegido más grandes (Boege 1995, Galindo-Leal 1999, Martínez y Galindo-Leal 2002) que alberga poblaciones animales dispersoras de propágulos que requieren grandes extensiones territoriales aunque son sensibles a la perturbación (Reyna-Hurtado y Tanner 2005), y poblaciones sanas de dispersores de mayor movilidad entre el BP y las áreas perturbadas, tales como aves y murciélagos (Figuroa 2001, Vargas 2008, Wetering et ál. 2008).

Por otro lado, también se analizó la composición de los tipos funcionales de plantas (TFPs) a través de la abundancia y área basal de cada uno de ellos. De acuerdo con Chazdon et ál. (2010) este enfoque permite analizar las comunidades vegetales sucesionales de manera más objetiva que cuando se clasifica a las especies como heliófitas o esciófitas (Finegan 1996, Sánchez et ál. 2007). Respecto al área basal la mayor proporción en el bosque primario estuvo dada por el TFP 6 (Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras) (33%), diferenciándose significativamente de las otras categorías de edad. Cerca del 50% de esta área basal fue aportada por el ramón (*Brosimum alicastrum*) y por el zapote (*Manilkara zapota*), especies representativas de la selva mediana subperennifolia (Flores y Espejel 1994, Godínez-Ibarra y López-Mata 2002, Penington y Sarukhán 2005). Los TFP 2 (Caducifolias de estrato alto, zoócoras) (21%) y TFP 3 (Caducifolias de estrato bajo-intermedio, anemócoras) (19%) también tuvieron un aporte importante de área basal en el BP, pero en estos dos TFPs las especies más importantes por su aporte de área basal fueron heliófitas, muy abundantes en las primeras etapas de la sucesión (ver Capítulo 1, Gillespie et ál. 2000) como el chacah (*Bursera simaruba*), el k'anchunup (*Thouinia paucidentata*) y *Nectandra coriácea* en el estrato intermedio y alto, y *Gymnopodium floribundum* en el sotobosque.

En los bosques secundarios de diferentes categorías de edad de abandono la mayor proporción de biomasa estuvo dada por los TFPs 1 y 2, siendo más conspicua esta situación en la categoría de edad de 4-6 años (TFP 1, 32%, TFP 2, 42%). Este alto aporte de área basal por los TFPs 1 y 2 estuvieron dadas por la alta abundancia de especies heliófitas de vida larga tales como el tzalam (*Lysiloma latisiliquum*) los “xules” (*Lonchocarpus xuul* y *L. yucatanensis*) en el caso del TFP 1, y por el chacah (*Bursera simaruba*) y el laurelillo (*Nectandra coriácea*) en el TFP 2, entre las más importantes; aunque no se obtuvieron diferencias significativas para estos TFPs.

Para el caso de la abundancia se observó una tendencia más o menos similar a la distribución del área basal por TFP por categoría de edad, aunque en este caso varían las especies dominantes. En el bosque primario la mayor abundancia estuvo aportada por el TFP 6 y las especies más abundantes fueron *Amyris elemífera* del estrato intermedio y *Drypetes lateriflora*, una especie que por su altura máxima pertenece al estrato más alto, pero que en las parcelas de estudio se encontró únicamente en el sotobosque. El segundo grupo más abundante en el BP fue el TFP 3 (21%) que contiene especies del estrato bajo a intermedio; de manera

que las especies más abundantes en los TFPs que conforman el BP, pertenecen al estrato bajo a intermedio, lo que concuerda con la alta abundancia de especies en el sotobosque del bosque primario observados en el análisis estructural en el Capítulo 1. El bosque más joven (4-6 años) de nuevo estuvo conformado principalmente por los TFPs 1 y 2, con alta abundancia de tzalam (*Lysiloma latisiliquum*) y chacah (*Bursera simaruba*) en los TFP 1 y 2 respectivamente. La abundancia proporcional del TFP 1 decreció con la edad de abandono y en el BP, aunque no se diferenció significativamente, a diferencia del TFP 2 que decrece de manera significativa con la edad de abandono y más con el BP. La más alta proporción de especies caducifolias de estrato bajo y dispersadas por animales (TFP 4) se presentó en la categoría de edad de 14-16 años, diferenciándose de la categoría de edad de 4-6 años y del BP que presentaron la menor proporción de este TFP. Las especies más abundantes en el TFP 4 en la categoría de edad de 14-16 años fueron majagua (*Hampea trilobata*), y en menor medida akits (*Thevetia gaumeri*) y achiotillo (*Croton lundelli*), todas especies heliófitas durables de acuerdo a Sánchez et ál. (2007).

Tomando en cuenta el área basal y la abundancia proporcionales, se observó que los TFPs están dominados por pocas especies pero estas especies son las que están contribuyendo en la función y desempeño del ecosistema en este momento particular (Walker et ál. 1999). Una gran mayoría de las especies que conforman los TFPs tienen un alto potencial como especies maderables (Rebollar et ál. 2002, López-Torres y Tamarit-Urias 2005) tal como encontraron Chazdon et ál. (2010) en los TFPs descritos en bosques sucesionales en el noreste de Costa Rica.

Aunque con poca abundancia, en todas las categorías de edad a través de la cronosecuencia, se encontraron especies perennifolias del estrato intermedio-alto dispersadas por animales (TFP 6), lo que indica que especies del BP se encuentran desde las primeras etapas de la sucesión (Chazdon et ál. 2010) ya sea por semillas o por rebrotes. La reducción en el tiempo de barbecho o el aumento en la intensidad de perturbación pueden dificultar la recuperación de las especies de este TFP (Dalle y De Blois 2006, Ochoa-Gaona et ál. 2007).

5.4.3 Índices de diversidad funcional

En cuanto a su diversidad funcional, la categoría de edad de 4-6 años fue la que se diferenció, estadísticamente, de modo consistente del BP. Las categorías de edad a través de la cronosecuencia no se diferenciaron entre sí, aunque funcionalmente mostraron una tendencia discreta a incrementar conforme la edad de abandono. Por otro lado, también se observó que el bosque de la categoría de edad de 14-16 años es más similar al BP que el bosque de la categoría de edad de 19-21 años aunque en este caso las diferencias no fueron significativas, estadísticamente. Estas tendencias son similares a las observadas en la descripción florística de esta cronosecuencia en la smsp (ver Capítulo 1).

El BP, presentó los valores significativamente más altos con los índices de diversidad funcional FAD1, FAD2, FD, FDc y FRic. Estos índices de diversidad funcional se correlacionan positivamente o son afectados por la riqueza específica (Walker et ál. 1999, Petchey y Gaston 2002, Podani y Schmera 2006, Villéger 2008a, Mouchet et ál. 2008), y en este caso el BP presentó una mayor riqueza específica y una composición florística, que dadas las características del mismo permite la coexistencia de una gama amplia de tipos funcionales (Sánchez et ál. 2007); esta situación también la podemos observar en la distribución de los TFPs en el BP, mientras que la categoría de edad de 4-6 años está fuertemente dominada por especies caducifolias de los TFPs 1 y 2. Otros estudios, pero en bosques tropicales muy húmedos, han encontrado esta misma tendencia en gradientes de perturbación por extracción forestal y con diferentes conjuntos de rasgos (Fernández et ál. 2007, Aquino 2009). Farias y Jaksic (2009) también encontraron que la riqueza funcional (FRic) es fuertemente afectada por la riqueza de especies, pero en este caso en un estudio de fauna silvestre (conjunto de depredadores con rasgos de composición de la dieta).

Considerando que FAD2 representan la suma de distancias entre pares de especies, de acuerdo con Walker et ál. (1999), a mayor distancia entre pares de especies mayor diversidad, como sucede en el bosque primario en el que se asume que hay mayor variabilidad entre los rangos de rasgos. Según Walker et ál. (1999) un valor alto de FAD2 también estaría indicando mayor redundancia funcional y mayor potencial de resiliencia. Es decir, muchas de las especies raras localmente (Ver Capítulo 1, Figura 11) “relegadas” por las especies dominantes tienen el potencial de emerger y prosperar antes los eventos de perturbación. En este sentido es

importante, de nuevo, observar que en términos de riqueza y diversidad las categorías de edad de 14-16 y 19-21 años (sobre todo el primero) son relativamente similares al bosque primario (Walker et ál. 2008), lo que estaría indicando que probablemente los bosques tropicales secos recuperan la diversidad funcional con la misma celeridad que la estructura, riqueza y diversidad taxonómica y/o que funcionalmente también tengan menos etapas sucesionales (Murphy y Lugo 1986, Gentry 1995, Chazdon et ál. 2007).

Otro índice que mostró diferencias significativas fue la diversidad funcional ponderada (wFD). De nuevo, las categorías de edad de la cronosecuencia no se diferencian entre sí, pero sí del BP (categoría de edad de 4-6 y de 19-21 años) cuando la ponderación es con el área basal. La diferencia es que para este índice las categorías de edad de la cronosecuencia presentaron el valor más alto y el bosque primario el valor más bajo. De acuerdo con Pla et ál. (2008) el índice de diversidad funcional wFD es fuertemente afectado por la dominancia de pocas especies, lo que estaría sucediendo en los bosques más jóvenes, principalmente en la categoría de edad de 4-6 años, donde pocas especies presentaron altos valores de IVI (Capítulo 1). La misma tendencia se presenta cuando la ponderación es con el número de individuos, aunque en este caso no se observaron diferencias significativas. Por otro lado, Aquino (2009), encontró una tendencia similar. Además se encontró una correlación negativa entre wFD y la riqueza de especies, los índices de diversidad de Shannon y Simpson, pero los otros índices de diversidad funcional se correlacionaron de manera positiva con la riqueza.

Por otro lado, Mason et ál. (2005) analizaron las ventajas y desventajas de los índices de diversidad anteriores (univariados y multivariados) y concluyeron que la diversidad funcional no puede ser resumida por un solo índice. Villéger et ál. (2008a) propusieron un enfoque en el que la diversidad funcional está integrado por tres componentes, calculados de manera separada: la riqueza funcional (FRic), la equidad funcional (FEve) y la divergencia funcional (FDis). Laliberté y Legendre (2010) propusieron, además, el índice de dispersión funcional (FDis) como “complemento” de FRic, ya que éste último, aunque tiene la capacidad de medir la dispersión de las especies en el espacio rasgo, no considera las abundancias relativas que si son consideradas por FDis.

El índice FRic diferenció al bosque primario de todas las categorías de edad. Específicamente, este índice es una medida que cuantifica el volumen funcional de todas las

especies pertenecientes a la comunidad (Villéger et ál. 2008a); sin embargo, no describe cómo es llenado, por la comunidad, este volumen funcional. Dos de sus principales características justificarían su mayor valor en el bosque primario; primero, que es afectado por la riqueza de especies y segundo, que es fuertemente afectado por valores de rasgos funcionales extremos (Villéger et ál. 2008a), y en el BP es donde se encontró la mayor riqueza de especies y podemos observar los valores más altos, por ejemplo, de DM y Amax.

Los índices, FEve, FDiv y FDis cumplen con la mayoría de los criterios deseables para los índices que miden la diversidad funcional (Mason et ál. 2003, Mason et ál. 2005, Riccota 2005) tales como: tener valores positivos, valores restringidos en un rango de 0-1 (excepto FDis), no estar afectados por las unidades en las que se mide la abundancia, que reflejen la contribución de cada especie en proporción a su abundancia y no estar afectados por el número de especies. Pero no cumplen con los criterios de conjunto monótonico y de concavidad (Villéger 2008a, Mouchet et ál. 2008, Laliberté y Legendre 2010).

Los índices FEve, FDiv y FDis, contrario a los índices anteriores, mostraron una tendencia a decrecer conforme la edad de abandono. En este caso, únicamente mostraron diferencias significativas la regularidad funcional (FEve), cuando fue ponderada por el área basal, y la dispersión funcional (FDis), cuando fue ponderada por la abundancia.

De acuerdo a Villéger et ál. (2008a), FEve es la equidad en la distribución de las abundancias en el espacio multidimensional, es decir la regularidad con la que las abundancias de las especies llenan u ocupan el espacio funcional. De los índices que presentaron diferencias significativas, FEve es el único que no diferenció la categoría de edad de 4-6 años del bosque primario, sino que los presentó como semejantes y los diferenció de la categoría de edad de 14-16 años cuando fue ponderada por el área basal. Esta baja equidad funcional en la categoría de edad de 14-16 años ponderada por el área basal puede estar dada por una concentración de área basal en especies cercanas funcionalmente (Villéger et ál. 2008b), mientras que en la categoría de edad de 4-6 años y en el bosque primario aunque la dominancia de ciertas especies es mayor, en términos de área basal, éstas especies dominantes podrían ser funcionalmente distintas. Una tendencia similar se observó con FEve ponderado por la abundancia, pero en este caso no se hallaron diferencias significativas.

El índice FEve no dice nada acerca de la distribución de las abundancias hacia el centro o al borde del espacio funcional, siendo las especies con valores extremos de rasgos respecto a las especies con rasgos intermedios las importantes funcionalmente (Villéger et ál. 2008b). El índice de divergencia funcional (FDiv), por su parte, cubre esta deficiencia ya que su valor se aproxima a cero cuando las especies altamente dominantes se encuentran cerca del centro de gravedad de volumen ocupado y se acerca a la unidad cuando las especies dominantes están más alejadas del centro de gravedad (Villéger et ál. 2008a). Para la selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, FDiv no diferenció ni los bosques a través de la cronosecuencia, ni a estos del bosque primario; sin embargo, los bosques secundarios y particularmente, la categoría de edad de 4-6 años presentó el valor más cercano a la unidad.

Por su parte, el índice de dispersión funcional (FDis), diferenció la categoría de edad de 4-6 años (con los valores más altos) de la categoría de edad de 19-21 años y del bosque primario (con los valores más bajos) cuando fue ponderado por la abundancia. El índice FRic, también estima la dispersión pero no toma en cuenta las abundancias de las especies, es sensible a valores extremos de rasgos (que puede causar sobreestimaciones) y no toma en cuenta la distribución de las especies dentro del volumen del cierre convexo (Villéger et ál. 2008a, Laliberté y Legendre 2010). En este sentido, Laliberté y Legendre (2010) propusieron el índice FDis que es el promedio de cada especie al centroide de todas las especies en la comunidad; el centroide es afectado por las especies altamente dominantes como podría estar sucediendo en los bosques de la categoría de edad de 4-6 años. Laliberte y Legendré (2010) encontraron una fuerte correlación positiva entre FDis y el índice Q de Rao, ya que éste de alguna manera también mide la dispersión, toma en cuenta las abundancias, y es poco afectado por la riqueza de especies (Botta-Dukát 2005). En el presente estudio solo se encontró correlación positiva ($r=0.53$, $p=0.0412$) entre FDis y Q de Rao, cuando FDis fue ponderado por el área basal.

Respecto a la media ponderada de la comunidad (CWM), entendida como la suma de los valores de los rasgos de las especies ponderada por algún parámetro de la comunidad (Violle et ál. 2007), los bosques más jóvenes se diferenciaron de manera significativa de los bosques más viejos y en especial del bosque primario para los rasgos Amax y DM ponderados por la abundancia y el área basal. Al tomar únicamente las especies y sus respectivos valores de Amax, no se observó ninguna diferencia entre las medias de este valor por categoría de

edad. No obstante, mediante la CWM ponderada por el área basal, la categoría de edad de 4-6 años con los valores más altos se diferenció de la categoría de edad de 19-21 años y del BP, que presentaron los valores más bajos. La misma tendencia se observa al ponderar este rasgo por la abundancia pero con una diferenciación aún más fuerte, es decir la categoría de edad de 4-6 años se diferenció de las otras categorías de edad y del BP. Esta tendencia observada de la CWM para Amax, indicó, que el área basal y la abundancia en la categoría de edad más joven se concentró en especies con la capacidad de alcanzar el estrato más alto de la selva mediana subperennifolia, interpretadas subjetivamente como especies heliófitas durables de rápido crecimiento (Sánchez et ál. 2007, López-Torres y Tamarit-Urias 2005), tales como (tzalam) *Lysiloma latisiliquum*, Chacah (*Bursera simaruba*), xuul (*Lonchocarpus xuul*), jabín (*Piscidia piscipula*), entre otros. Por otro lado, el menor valor de este rasgo ponderado, en la categoría de edad más avanzada y sobre todo en el BP, es un indicador de la importancia de las especies de los estratos bajo e intermedio, por ejemplo, kanchunup (*Thouinia paucidentata*) y dzidzilché (*Gymnopodium floribundum*) en el BP.

La DM, al igual que la Amax, no mostró diferencias entre categorías de edad cuando se tomaron únicamente las especies y sus respectivos valores de rasgo; mientras que cuando se ponderó con las variables área basal y abundancia, la tendencia fue a incrementar de manera significativa con la edad de abandono especialmente usando la abundancia. En todas las categorías de edad de la cronosecuencia fue importante la abundancia de especies de densidad de madera baja a intermedia, principalmente chacah (*B. simaruba*) además de guarumbo (*Cecropia peltata*), majagua (*Hampea trilobata*), akits (*Thevetia gaumeri*), entre otras. En el BP las especies más importantes presentaron valores de densidad de alta a muy alta; por su abundancia, especies como kanchunup (*T. paucidentata*), dzidzilché (*G. floribundum*), *Drypetes lateriflora*, y por su área basal especies como guayacán (*Guaicum sanctum*), chicozapote (*Manilkara zapota*) y ramón (*Brosimum alicastrum*), entre las más importantes.

5.5 Conclusiones y recomendaciones

La distribución de especies de la selva mediana subperennifolia a través de las categorías de rasgos fenología foliar, dispersión, polinización y sistema sexual fueron muy similares con los reportados en otros estudios en bosques secos estacionales. Es recomendable continuar con estudios más detallados, en este caso, con énfasis en la fenología foliar que vaya

más allá de la división entre caducifolias y perennifolias; y en el tema del síndrome de dispersión, diferenciar más estados de rasgo y por otro lado, incluir otros rasgos como tamaño y peso de semillas que proporcionen más información acerca de la dispersión de las especies.

El rasgo densidad de la madera (DM) se distribuyó de manera casi homogénea entre las especies de la selva mediana subperennifolia; situación similar ocurrió con los valores del rasgo Amax, con alguna leve dominancia de especies del estrato intermedio. Se recomienda determinar los valores de la DM de las especies que fueron asignados usando bibliografía y acerca de la Amax, determinar este rasgo en el sitio de estudio por ser muy afectado por el entorno.

A partir de los rasgos DM, Amax, fenología foliar y agente dispersor se identificaron seis tipos funcionales de plantas diferentes respecto a su composición florística y estructural, y en su aporte a través de la cronosecuencia en la selva mediana subperennifolia. Por la importancia de los rasgos, estos TFPs, se denominaron: Caducifolias de estrato bajo-intermedio, autócoras (TFP 1); Caducifolias de estrato alto, zócoras (TFP 2); Caducifolias de estrato bajo-intermedio, anemócoras (TFP 3); Caducifolias de estrato bajo, zócoras (TFP 4); Caducifolias de estrato intermedio-alto, dispersión variada (TFP 5) y Perennifolias de estrato intermedio-alto, zócoras (TFP 6).

La composición de los TFPs a través del área basal y la abundancia permitió detectar las diferencias existentes entre las categorías de edad de la cronosecuencia y el bosque primario. También, permitió detectar la importancia o dominancia y la variabilidad de cada TFP a través de la cronosecuencia y el bosque primario. De acuerdo con los resultados de la diversidad estructural (Capítulo 1), las diferencias respecto a la composición por TFPs, son más evidentes entre los bosques más jóvenes y el bosque primario.

Tomando en cuenta las proporciones del área basal y de la abundancia, se observó que los TFPs están dominados por pocas especies. Todos los tipos funcionales presentaron una alta dominancia en área basal y abundancia de pocas especies y muchas especies raras localmente. Estas especies dominantes estarían determinando el funcionamiento de la selva mediana subperennifolia en este momento, mientras que las especies raras son las que potencialmente contribuirían a una mayor resiliencia en eventos de perturbación aún mayor.

La baja abundancia y área basal del TFP 6 (Perennifolias de estrato intermedio-alto, zoócoras) en las categorías de edad a través de la cronosecuencia es indicador de una mala representación de este tipo funcional y su potencial pérdida en caso de perturbaciones mayores, tales como un acortamiento en el periodo de barbecho o alargamiento de periodo de cultivo con quemas subsecuentes.

La diversidad funcional medida a través de varios índices de diversidad funcional multi-rasgo diferenciaron de manera consistente los bosques más jóvenes de menor diversidad taxonómica de los bosques primarios más diversos taxonómica y funcionalmente.

La diversidad funcional medida a través de los índices de diversidad funcional multidimensionales también diferenciaron a los bosques más jóvenes de los bosques primarios, aunque en este caso la diferenciación está dada por la variable de ponderación (área basal o abundancia) y no por la riqueza de especies.

La abundancia y el área basal, así como otros parámetros composicionales de la comunidad, resultaron ser de vital importancia en la diferenciación funcional de la selva mediana subperennifolia. Situación plenamente observable al comparar los índices de diversidad funcional que no contemplan las abundancias y que son afectados por la riqueza de especies, de los otros índices que contemplan la contribución proporcional de las abundancias de las especies.

La media ponderada de la comunidad (CWM), es un ejemplo claro de la importancia de la consideración de las abundancias y área basal de las especies. El rango de valores de la Amax y la DM entre las especies apareció como homogéneo a través de la cronosecuencia, sin embargo, al ponderar estos rasgos por la abundancia se observa la tendencia de las dominancias y las especies más importantes.

Respecto a la hipótesis que la diversidad funcional en la selva mediana subperennifolia sujeta a perturbación por el sistema tradicional de RTQ se incrementa conforme aumenta el tiempo de abandono, no se tuvo la suficiente evidencia para rechazarla, ya que es posible que se requieran más parcelas de estudio y categorías de edad de abandono más espaciados incluyendo edades de abandono más allá de los 21 años considerados en el presente trabajo.

Se pudo comprobar la hipótesis de que la diversidad funcional es mayor en la selva mediana subperennifolia sin evidencias de perturbaciones recientes comparada con los bosques secundarios de diferentes categorías de edad.

5.6 Bibliografía

- Alarcón-Cháires, P. 2006. Riqueza ecológica versus pobreza social. Contradicciones y perspectivas del desarrollo indígena en Latinoamérica. *Pueblos Indígenas y pobreza*. 41-70. Disponible en: <http://bibliotecavirtual.clacso.org.ar/>
- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*. 10: 402-407.
- Anderson, M. J.; Legendre P. 1999. An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *J. Statist. Comput. Simul.* 62: 271-303.
- Aquino, S. 2009. Variación temporal de la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos bajo manejo forestal en Costa Rica: una aproximación desde la ecología funcional. Tesis Mag. Sc. CR. CATIE. 121 p.
- Arellano R., J. A.; Flores G.; J. S.; Tun, G., J.; Cruz B., M. M. 2003. Nomenclatura, formas de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán. Mérida, Yucatán, MX. Universidad Autónoma de Yucatán. 815 p. (Serie, Etnoflora Yucatanense, Fascículo 20).
- Asquith, N. M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. *In: Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR. LUR. p. 377-406.
- Bárceñas P., G. 1998. Banco de información sobre características tecnológicas de maderas mexicanas. Xalapa, Veracruz. Inecol-Conabio. (informe técnico final, Proyecto HU15).
- Barchuk, A. H.; Campos, E. B.; Oviedo, C.; Díaz, M. P. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de biomasa aérea. *Ecología Austral* 16: 47-61.
- Bawa, K. S.; Bullock, S. H.; Perry, D. R.; Coville, R. E.; Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72(3): 346-356.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231.

- Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotrópica* 23(3): 255-261.
- Boege, E. 1995. The Calakmul Biosphere Reserve, México. Paris, Francia. Unesco. 42 p. (Working Papers No. 13).
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17(4): 287-301.
- Bullock, S. H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. *Biotrópica* 26(2):172-179.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. *In*: Bullock, S. H.; Mooney, H. A.; Medina, E. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 277-303.
- Campos-Ríos, M. G. 2005. Revisión del género *Bourreria* P. Browne (Boraginaceae) en México. *Polibotánica*. 19: 39-103.
- Casanoves, F.; Di Rienzo, J. A.; Pla, L. 2008. User manual f-Diversity: statistical software for the analysis of functional diversity. Link. www.fdiversity.nucleodiversus.org
- Chabot, B. F.; Hicks, D. J. 1982. The ecology of leaf life span. *Annual Review and Ecological Systematic*. 13: 229-259.
- Chave, J. 2005. Woody density measurement protocol. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CFTS sites. *Laboratory Evolution et Diversité Biologique Université Paul Sabatier*. Toulouse, France. 7 p.
- Chave, J.; Muller-Landau, H. C.; Baker, T. R.; Easdale, T. A.; Ter Steege, H.; Webb, C. O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6): 2356-2367.
- Chazdon, R. L.; Finegan, B.; Capers, R. S.; Salgado-Negret, B.; Casanoves, F.; Boukili, V.; Norden, N. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42(1): 31-40.
- Chazdon, R. L.; Letcher, S. G.; van Breugel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F.; Finegan, B. 2007. Rates of changes in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 362: 273-289.
- Condit, R.; Hubbel, S. P.; Foster, R. B. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7: 405-416.

- Cornelissen, J. H. C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D. E.; Reich, P. B.; ter Steege, H.; Morgan, H. D.; van der Heijden, M. G. A.; Pausas, J. G.; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornwell, W. K.; Schwilk, D. W.; Ackerly, D. D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87(6): 1465-1471.
- Dalle, S. P.; De Blois, S. 2006. Shorter fallow cycles affect the availability of noncrop plant resources in a shifting cultivation system (en línea). *Ecology and Society* 11 (2). Disponible en: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art2/>
- Dalling, J. 2002. Ecología de semillas. En: Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR. LUR. p. 345-375.
- De Groot, R. S.; Wilson, M. A.; Boumans, R. M. J. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41: 393-408.
- Díaz, S.; Gurvich, D. E.; Pérez H., N.; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Botánica de Argentina*. 37(1-2): 135-140.
- Díaz, S.; Fargione, J.; Chapin, S.; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4 (8): e277. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040277. Disponible en: <http://biology.plosjournals.org/>
- Díaz, S. 2006. Biodiversity and ecosystem services. In Cutler, J. (Ed.) *Encyclopedia of Earth*. Cleveland, Washington, DC. Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment. [First published in the *Encyclopedia of Earth* Dec. 19, 2006] http://www.eoearth.org/article/Biodiversity_and_ecosystem_services>
- Díaz, S.; Cabido, M.; Casanoves, F. 2001. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Díaz, S.; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (11): 646-655.
- Díaz, S.; Lavorel, S.; de Bello, F.; quétier, F.; Karl Grigulis.; Robson, M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS* 104(52): 20684-20689.
- Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Pla, L. 2008. F-Diversity, versión 2008. Córdoba Argentina. Link www.fdiversity.nucleodiversus.org.
- Dirzo, R.; Domínguez, C. A. 1986. Seed shadows, seed predation and advantages of dispersal. In. Estrada, A.; Fleming, T. H. (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 237-249.

- Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 14(1): 11-16.
- EEM (Evaluación de los Ecosistemas del Milenio). 2003. Ecosistemas y bienestar humano: marco para la evaluación. (Resumen). Trad. Wittig, F. Washington, D. C. World Resources Institute. 20 p.
- Falster, D. S.; Westoby, M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution*. 18(7): 337-343.
- Farias, A. A.; Jaksic, F. M. 2009. Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos* 118: 591-603.
- Fernández M., F. 2007. Diversidad funcional de bosques muy húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera. Tesis Mag. Sc. CR. CATIE 97.
- Fernández Ham, P.; Tuirán G.,A.; Ordorica M.,M.; Salas V., G.; Camarena C.,R. M.; Serrano C., E. 2006. Informe sobre desarrollo humano de los pueblos indígenas de México (en línea). CDI, PNUD. (consultado 10 feb. 2008) 295 p. Disponible en: http://hdrstats.undp.org/countries/country_fact_sheets/cty_fs_MEX.html
- Figuerola E., E. M. 2001. Efecto de la transformación del hábitat en aves frugívoras de Calakmul, México. Tesis Mag. Sc. México, DF. UNAM.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first hundred years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119-124.
- Flores, J. S.; Espejel C., Ileana. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Mérida, Yucatán, MX. Universidad Autónoma de Yucatán. 135 p. Etnoflora Yucatanense (Fascículo 1).
- 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 Found-México, México, DF. 40 p.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F. 246 p.
- García G., G.; March M., I.; Castillo S., M. A. 2001. Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 46: 45-57.
- García G., G.; Palacio P., J. L.; Ortiz P., M. A. 2002. Reconocimiento geomorfológico e hidrológico de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas* 48: 7-23.

- García, J.; Mizrahi, A.; Bautista, F. 2005. Manejo campesino de la selva baja y selección de especies arbóreas para barbechos mejorados en Hocabá, Yucatán. En: Bautista, F.; Palacio, G. (Eds) Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales. Mérida, MX. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán. P. 195-208.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: Bullock, S. H.; Mooney, H. A.; Medina, E. (eds) Seasonally dry tropical forests. Great Britain. Cambridge, University Press. pp:146-194.
- Gillespie, T. W. 1999. Life history characteristics and rarity of woody plants in tropical dry forest fragment of Central America. *Journal of Tropical Ecology*. 15: 637-649.
- Godínez-Ibarra, O.; López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 73 (2): 283-314.
- Gómez-Baggethun, E.; De Groot, R. 2007. Capital natural y funciones de los ecosistemas: explorando las bases ecológicas de la economía. *Ecosistemas* 3: 4-14
- González-Iturbe, J. A.; Olmsted, I.; Tun-Dzul, F. 2002. Tropical dry forests recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167: 67-82.
- Holbrook, N. M.; Whittbeck, J. L.; Mooney, H. A. 1995. Drought responses of Neotropical dry forest trees. En: Bullock, S. H.; Mooney, H. A.; Medina, E. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 243–276
- Hopper, D. U.; Chapin, F. S.; Ewel, J. J.; Hector, A.; Inchausti, P.; Lavorel, S.; Lawton, J. H.; Lodge, D. M.; Loreau, M.; Naeem, S.; Schmid, B.; Setälä, H.; Symstad, A. J.; Vandermeer, J.; Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75 (1): 3-35.
- Howe, H. F.; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 201-208.
- Ibarra-Manríquez, G.; Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* 79 (4): 383-394.
- Ibarra-Manríquez, G.; Sánchez-Garfias, B.; González-García, L. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida húmeda de México. *Biotrópica* 23(3): 242-254.
- INE. 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. México, D. F. 268 p.
- Köhler, P.; Ditzer, T.; Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 591-602.

- Laliberté, E.; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. *Ecology* 91(1): 299-305.
- Lawrence, D. 2005. Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of southern Mexico. *Biotropica* 37(4): 561-570.
- Little, E. L.; Wadsworth, F. H.; Marrero, J. 2001. Árboles communes del Puerto Rico y las Islas Vírgenes. Ed. Universidad de Puerto Rico. Sn. Juan Puerto Rico. 707 p.
- López-Torres, J. L.; Tamarit-Urias, J. C. 2005. Crecimiento e incremento en diámetro de *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. en bosques secundarios en Escárcega, Campeche, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 11(2): 117-123.
- Lott, E. J. 2002. Lista anotada de plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. In Noguera, F. A.; Vega R., J. H.; García A., A. N.; Quesada A., M. (Eds.) *Historia Natural de Chamela*. UNAM. 568 p.
- Machado, I. C.; Lopes A. V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 94: 365-376.
- Manzo-Delgado, L.; Meave, J. A. 2003. La vegetación vista desde el espacio: la fenología foliar a través de la percepción remota. *Ciencia* 54 (3): 18-28.
- Martín-López, B.; González, J. A.; Díaz, S.; Castro, I.; García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16 (3): 69-80.
- Martínez G., M. J. 1996. El género *Croton* (Euphorbiaceae) en Mesoamérica. Tesis Mg. Sc. México, DF. UNAM. 164 p.
- Martínez C., J. L.; Martínez-Pinillos C., E. 1996. Características de maquinado de 32 especies de madera. *Madera y Bosques* 2(1): 45-61.
- Martínez, E.; Galindo-Leal, C. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7-32.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selva altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A.; Del Amo R., S. (eds) *Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Pp. 191-239.
- Mason, N. W. H.; Mouillot, D.; Lee, W. G.; Bastow W., J. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- Mason, N.W.H; MacGillivray, K; Steel, J.B. and Wilson, J.B. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.

- Mendoza V., J.; Ku Q., V. M.; Pool N., L. 2008. Calidad de tierras y sistemas de producción en la Micro-región Constitución, Calakmul, Campeche. Ecosur-GTZ. Campeche, Campeche, MX. 24 p.
- Missouri Botanical Garden (MBG). 2010. Proyecto Flora de Nicaragua (En línea). (Consultado 01 de octubre de 2009) (Disponible en: <http://www.tropicos.org>).
- Michalski, F.; Nishi, I.; Peres, C. A. 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 39(6): 691-701.
- Miller, P. M.; Kauffman, J. B. 1998b. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30(4): 538-546.
- Mouchet, M.; Villéger, S.; Mason, N.; Mouillot, D. 2008. Redundancy and complementarity in functional diversity estimators. *In* Villéger, S. *Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (Lagune de Terminos, Mexique)* Ph.D. Thesis. Montpellier, Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques. p. 124-139.
- Murcia, C. 2002. Ecología de la polinización. *In*: Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR. LUR. p. 493-530.
- Murphy, P. G.; Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 67-88.
- Ochoa-Gaona, S.; Hernández V., F.; De Jong, B. H. J.; Gurri G., F. D. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de toza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 65-80.
- Ogata, N.; Gómez-Pompa, A.; Aguilar-Meléndez, A.; Castro-Cortés, R.; Plummer, O. E. 1999. *Árboles tropicales comunes del área maya. Sistema de identificación taxonómica*. México, DF. Q'Taxa, Conabio. (CD-Rom).
- Ortíz D., J. J. 1994. Polygonaceae. *Etnoflora Yucatanense*. Fascículo 10. Mérida, Yucatán, Mex. UADY. 61 p.
- Ortíz-Pulido, R.; Laborde, J.; Guevara, S. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32(3): 473-488.
- Parra T., V.; Bullock, S. H. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. *In* Noguera, F. A.; Vega R., J. H.; García A., A. N.; Quesada A., M. (Eds.) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología UNAM. México. P. 499-515.
- Pennington, T. D.; Sarukhan, J. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. 3ª Ed. México, DF. UNAM-FCE. 523 p.
- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.

- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Pinelo M., G. I. 2000. Manual para el establecimiento de parcelas permanentes de muestreo en la Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala. Turrialba, CR. CATIE (Serie Técnica, Manual Técnico No 40).
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J; Fernandez, F; Finegan, B. 2008. Confidence intervals for functional diversity indices considering species abundance. XXIV International Biometric Conference, Dublin, 2008.
- Podani, J.; Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115: 179-185.
- Porter B., L. 2001. Flowering phenology of melliferous species and its relation to the beekeeping cycle. Capítulo 6. En: Porter B., L. Landscape ecology of apiculture in the maya area of La Montaña, Campeche, México. EUA. Ph.D. Thesis. University of Florida. Pp.86-152.
- Porter B., L. 2003. La apicultura y el paisaje maya. Estudio sobre la fenología de floración de las especies melíferas y su relación con el ciclo apícola en La Montaña, Campeche, México. *Estudios Mexicanos* 19(2): 303-330.
- Porter B., L.; Ellis, E. A.; Espejel, V. E.; Montoy, J. T. 2006. Caracterización del paisaje y su aprovechamiento por las comunidades rurales en la región de La Montaña, Hopelchén, Campeche. Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. BJ013.
- Pozo, C.; Calmé, S.; Prado-Cuéllar, B. 2007. Uso y monitoreo de los recursos naturales en el Corredor Biológico Mesoamericano (áreas focales Xpujil-Zoh Laguna y Carrillo Puerto). Informe Global. Proyecto BJ002. Ecosur-Conabio. 51 p
- Lasch, C.; Serrano, A. 2005. Planeación para la conservación de Calakmul-Balam Kin-Balam Kú, Campeche, México. Plan de Conservación. Pronatura Península de Yucatán-The Nature Conservancy. Campeche, México. 88 p.
- Pulido-Salas, M. T. 1993. Plantas útiles para consumo familiar en la región de la Frontera México-Belice. *Caribbean Journal of Science* 29(3-4): 235-249.
- Ramírez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guyana Venezolana. *Biotrópica* 21(4): 319-330.
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor. Pop. Biol.* 21: 24-43.
- Read, L.; Lawrence, D. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological application* 13 (1): 85-97.
- Rebollar D., S; Santos J., V.; Sánchez A., R. L. 2002. Estrategias de recuperación de selvas en dos ejidos de Quintana Roo, México. *Madera y Bosques* 8(1): 19-38.

- Reyna-Hurtado, R.; Tanner, G. W. 2005. Habitat preferences of ungulates in hunted and nonhunted areas in the Calakmul forest, Campeche, Mex. *Biotropica* 37(4): 676-685.
- Ricotta, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479-486.
- Rodríguez V., J.; Sinaca C., P.; Jamangapé G., G. 2009. Frutos y semillas de árboles tropicales de México. México, DF. INE-Semarnat. 119 p.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, CONABIO. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/institucion/centrodoc/doctos/vegetacion_de_mexico.html
- Salgado-Negret., B. E. 2007. Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano. Tesis Mg. Sc. Turrialba, CR. CATIE. 136 p.
- Sánchez M., D.; Harvey, C. A.; Grijalva, A.; Medina, A.; Vilchez, S.; Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Revista de Biología Tropical* 53(3-4): 387-414.
- Sánchez S., O.; Islebe, G. A.; Valdez H.; M. 2007. Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 9(2): 17-26.
- Secretaría de Ecología. 2008. Reserva de la Biosfera de Calakmul (en línea). Secretaría de Ecología del Estado de Campeche. (Consultado 10 de feb. 2008) 39 p. Disponible en: <http://www.ecologia.campeche.gob.mx/temas.php>
- Sheil, D.; Burslem, DF. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 18(1):18-26.
- Standley, P. C.; Steyermark, L. O. 1949. Flora de Guatemala. Parte VI. *Fieldiana* 24: 1-440.
- Standley, P. C.; Williams, L. O. 1975. Flora de Guatemala. Parte XI. *Fieldiana* 24(1-3): 1-274.
- Tamarit-Urias, J. C. 1996. Determinación de los índices de calidad de pulpa para papel de 132 maderas latifoliadas. *Madera y Bosques* 2(2): 29-41.
- Toledo, V. M.; Barrera-Bassols, N.; García-Frapolli, E.; Alarcón-Chaires, P. 2008. Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *Interciencia* 33 (5): 345-352.
- Torres-Colín, R.; Duno de Stefano, R.; Can, L. L. 2009. El género *Bauhinia* (Fabaceae, Caesalpinioideae, Cerdideae) en la Península de Yucatán (México, Belice y Guatemala). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 293-301.
- Urquiza-Haas, T.; Dolman, P. M.; Peres, C. A. 2007. Regional scale variation in forest and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 247: 80-90.

- Vargas C, J. A. 2008. Relación de la complejidad y diversidad del hábitat con la diversidad de murciélagos en Campche, México. Ph.D. Tesis. México, DF. UNAM. 128 p.
- Vester, H. F. M.; Navarro M., M. A. 2007. Árboles maderables de Quintana Roo. Quintana Roo, Méx. Conacyt-Conabio-Ecosur. 139 p.
- Valdez H., M. 2008. Fenología y relaciones hídricas en árboles del dosel de una selva baja caducifolia de Yucatán, México. Ph. D. Tesis. Mérida, México. CICY. 95 p.
- Verburg, R.; van Eijk-Bos, C. 2003. Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 14: 99-110.
- Vieira, D. L. M.; Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14(1): 11-20.
- Villéger, S. 2008. Comment décrire la diversité fonctionnelle des communautés? *In* Villéger, S. Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (Lagune de Terminos, Mexique) Ph.D. Thesis. Montpellier, Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques. p. 91-104.
- Villéger, S.; Ramos M., J.; Flores H., D.; Mouillot, D. 2008a. Losing functional diversity while species richness increases: a biodiversity paradox in fish communities. *In* Villéger, S. Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (Lagune de Terminos, Mexique) Ph.D. Thesis. Montpellier, Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques. p. 213-244.
- Villéger, S.; Mason, N. W. H.; Mouillot, D. 2008b. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290-2301.
- Violle, C.; Navas, M.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Walker, B.; Kinzing, A.; Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Walker, S. C.; Poos, M. S.; Jackson, D. A. 2008. Functional rarefaction: estimating functional diversity from field data. *Oikos* 117: 286-296.
- Wetering A., M. J.; Wetering-Schonck, S. M.; Vester, H. F. M.; Calmé, S. 2008. Senescence of *Manilkara zapota* trees and implications for large frugivorous birds in the southern Yucatan Peninsula, México. *Forest Ecology and Management* 256 (9): 1604-1611.
- Wiemann, M. C.; Williamson, G. B. 1989. Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *American Journal of Botany* 76(6): 924-928.

ANEXOS

Anexo 1. Listado florístico (113 especies) de la cronosecuencia producto de la RTQ en una selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se incluyen los nombres comunes en español y maya y las claves de las especies).

No.	Clave	Familia	Nombre común
Anacardiaceae			
1	ASTNGR	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Jobillo
2	SPONMO	<i>Spondias mombin</i> L.	Jobo
3	METOBR	<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urban	Chechem, box chechem
Annonaceae			
4	ANNOPR	<i>Annona primigenia</i> Standley & Steyerl	Anona de monte
5	MALMDE	<i>Malmea depressa</i> (Baill.) R. E. Fries	Yaya, elemuy
6	SAPRCA	<i>Sapranthus campechianus</i> (H. B. & K.) Standley	---
Apocynaceae			
7	PLUMOB	<i>Plumeria obtusa</i> (C. Wright) Woodson	Flor de mayo
8	THEVGA	<i>Thevetia gaumeri</i> Hemsley	Akits, lechudo
Araliaceae			
9	DENDAR	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planchon	Sac chacah
10	SCHEFR	<i>Schefflera frutescens</i> Jacq.	Limoncillo
Asteraceae			
11	EUPAAL	<i>Eupatorium albicaule</i> Schultz Bip. Ex Klatt	Saktokaban, barba de viejo
Bignoniaceae			
12	PARMMI	<i>Parmentiera millspaughiana</i> L. O. Williams	Chote
13	TABECH	<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) Nichols	Guayacán blanco
14	TABERO	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC	Makulís
Bombacaceae			
15	CEIBSC	<i>Ceiba schottii</i> Britton & Baker	Lomo de lagarto
Boraginaceae			
16	BOURPU	<i>Bourreria pulchra</i> Millsp.	Bacalché
17	CORDDO	<i>Cordia dodecandra</i> A. DC	Ciricote
18	CORDGE	<i>Cordia gerascanthus</i> L.	Bojón
19	EHRETI	<i>Ehretia tinifolia</i> L.	Roble

Anexo 1. Continuación. Listado florístico (113 especies) de la cronosecuencia producto de la RTQ en una selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se incluyen los nombres comunes en español y maya y las claves de las especies).

No.	Clave	Familia	Nombre común
Burseraceae			
20	BURSSI	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Chacah
Capparaceae			
21	CAPPIN	<i>Capparis indica</i> H. B. & K.	---
Cecropiaceae			
22	CECRPE	<i>Cecropia peltata</i> L.	Guarumo, guarumbo
Ebenaceae			
23	DIOSAN	<i>Diospyros anisandra</i> Blake	Sak silil
24	DIOSCU	<i>Diospyros cuneata</i> Standley	Uchulché, silil
25	DIOSVE	<i>Diospyros verae-crucis</i> (Standley) Standley	silil
26	DIOSYA	<i>Diospyros yatesiana</i> Standley	box silil
Erythroxylaceae			
27	ERYTRO	<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan	Ikilché
28	ERYTSP	<i>Erythroxylum sp.</i>	Guayabillo
Euphorbiaceae			
29	ASTRTR	<i>Astrocasia tremula</i> (Griseb.) Webster	---
30	CROTAR	<i>Croton arboreus</i> Millsp.	Cascarillo
31	CROTLU	<i>Croton lundelli</i> Standley	Achiotillo, cascarillo
32	EHRETI	<i>Drypetes lateriflora</i> (Swartz) Krug. & Urb.	Sinché
33	DRYPSP	<i>Drypetes sp.</i>	Tela de cebolla
34	EUPHOR	<i>Desconocido 1</i>	---
35	GYMNLU	<i>Gymnanthes lucida</i> Swartz	Yaití
36	JATRGA	<i>Jatropha gaumeri</i> Grenm	Piñón, Pomol ché
Fabaceae			
Caesalpinioidea			
37	BAUHER	<i>Bahuinia erythrocalix</i> Wunderlin	Tzulutok, pata de vaca
38	BAUHDI	<i>Bahuinia divaricata</i> L.	Pata de vaca
39	CAESMO	<i>Caesalpinia mollis</i> (Kunth.) Spreng.	Chacte viga
40	CAESYU	<i>Caesalpinia yucatanensis</i> Greenm	Tanku ché
41	HAEMCA	<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	Tinto, palo de campeche
42	SENNRA	<i>Senna racemosa</i> (P. Miller) Irwin & Barneby	Kan jabín, mechuda
43	SENNSP	<i>Senna sp.</i>	Flor amarilla

Anexo 1. Continuación. Listado florístico (113 especies) de la cronosecuencia producto de la RTQ en una selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se incluyen los nombres comunes en español y maya y las claves de las especies).

No.	Clave	Familia	Nombre común
Fabaceae			
Mimosoidea			
44	ACACCO	<i>Acacia collinsi</i> Safford	Cornezuelo, subín
45	ACACDO	<i>Acacia dolichostachya</i> Blake	Rudilla, kan tzalam
46	ACACGA	<i>Acacia gaumeri</i> Blake	Catzín colorado, catzín rojo, box catzín
47	ACACPE	<i>Acacia pennatula</i> (Schelecht. & Cham) Benth	Chimay
48	ALBITO	<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli) Standley	Cantemó
49	CALITE	<i>Calliandra tergemina</i> (L.)	---
50	LYSILA	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.)	Tzalam
51	MIMIBA	<i>Mimosa bahamensis</i> (Benth)	sak catzín, catzín blanco
52	PITHMA	<i>Pithecellobium mangense</i> (Jacq.) Macbride	Verde lucero, yaax ek
Fabaceae			
Papilinoidea			
53	AOPPPA	<i>Apoplanesia paniculata</i> Presl.	Palo de sangre, cholul
54	DIPHCA	<i>Diphysa cathagenensis</i> Jacq.	Chipilín, tzutzuc
55	GLIRSE	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud	Cocoite, mataratón
56	LONCRU	<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	Kanasín
57	LONCXU	<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	Xuul, palo de gusano
58	LONCYU	<i>Lonchocarpus yucatanensis</i> Pittier	Xuul
59	PISCPI	<i>Piscidia piscipula</i> Sarg.	Jabín
60	PLATYU	<i>Platymiscium yucatanum</i> Standley	Granadillo
61	SWARCU	<i>Swartzia cubensis</i>	Katalox
Flacourtiaceae			
62	CASEAC	<i>Casearia aculeata</i> Jacq.	---
63	CASEEM	<i>Casearia emarginata</i> Wr.	Am ché
64	LAETTH	<i>Laetia thamnina</i> L.	---
65	ZUELGU	<i>Zuelania guidonea</i> (Swartz) Britt. & Millsp.	Palo volador, tamay
Hippocrateaceae			
66	HEMIEX	<i>Hemiangium excelsum</i> (Kunth) A. C. Sm.	---
Lauraceae			
67	LICACA	<i>Licaria campechiana</i> (Standl.) Kosterm.	Laurelillo
68	NECTCO	<i>Nectandra coriacea</i> (Sw.) Griseb.	Laurelillo

Anexo 1. Continuación. Listado florístico (113 especies) de la cronosecuencia producto de la RTQ en una selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se incluyen los nombres comunes en español y maya y las claves de las especies).

No.	Clave	Familia	Nombre común
Malpighiaceae			
69	BUNCSW	<i>Bunchosia swartziana</i> (Griseb)	Escobillo
70	MALPGL	<i>Malpighia glabra</i> L.	Manzanita
Malvaceae			
71	HAMPTR	<i>Hampea trilobata</i> Standl.	Majagua
Meliaceae			
72	TRICGL	<i>Trichilia hirta</i> L.	Cedrillo
Moraceae			
73	BROSAL	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Ramón, ox
74	CHLOTI	<i>Chlorophora tinctoria</i> (L.) Gaudich. Ex Benth.	Mora
75	FICUPA	<i>Ficus padifolia</i>	Amate capulín
Myrsinaceae			
76	ARDIES	<i>Ardisia escallonioides</i> Schltldl. & Cham.	---
Myrtaceae			
77	CALYMI	<i>Calyptranthes millspaughii</i> Urb.	Put kelén
78	CALYPA	<i>Calyptranthes pallens</i> Griseb	Chac ní
79	PSIDSA	<i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg) Nied.	Guayabillo
Nycataginaceae			
80	GUAPSP	<i>Guapira</i> sp.	Chacha, pasac
Opiliaceae			
81	AGONMA	<i>Agonandra macrocarpa</i> L. O. Williams	---
Polygonaceae			
82	COCCAC	<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	Uvero blanco, tojyub
83	COCCDI	<i>Coccoloba diversifolia</i> Jacq.	Uvero, boob
84	GYMOFL	<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	Dzidzilché
85	NEOMEM	<i>Neomillspaughia emarginata</i> (H. Gross) S. F. Blake	Pata de venado
Rhamnaceae			
86	KARWHU	<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Willd. Ex Roem. & Schult.) Zucc.	Luum ché
87	KRUGFE	<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	Chintoc, fierrillo

Anexo 1. Continuación Listado florístico (113 especies) de la cronosecuencia producto de la RTQ en una selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se incluyen los nombres comunes en español y maya y las claves de las especies).

No.	Clave	Familia	Nombre común
Rubiaceae			
88	EXOSME	<i>Exostema mexicanum</i> A. Gray	Pimientillo
89	GUETCO	<i>Guettarda combsii</i> Urb.	Tastab
90	GUETEL	<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	Box tastab
91	MACHLI	<i>Machaonia lindeniana</i> Baill.	Box kuchel
92	RANDAC	<i>Randia aculeata</i> L.	Pech kitam
93	RANDLO	<i>Randia longiloba</i> Hemsl.	---
Rutaceae			
94	AMYREL	<i>Amyris elemifera</i> L.	Palo de gas
95	ESENBE	<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill.	Naranjillo
Sapindaceae			
96	ALLOCO	<i>Alophyllus cominia</i> (L.) Swartz	Ik bach
97	BLOMPR	<i>Blomia prisca</i> (Standl.) Lundell	Falsa huaya
98	EXOTDI	<i>Exothea diphylla</i> (Standl.) Lundell	Falsa huaya
99	MELIOL	<i>Melicoccus oliviformis</i> (Kunth)	Huaya
100	THOUPA	<i>Thouinia paucidentata</i> Radkl	Kanchunup
Sapotaceae			
101	CHRYME	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.	Caimito de monte
102	MANIZA	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	Zapote, chicozapote, chicle
103	POUTRE	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	Zapotillo
104	SIDESA	<i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lam.	Zapote faisán
Simaroubaceae			
105	ALVAAM	<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.	Belsinik ché
Theophrastaceae			
106	BONEAL	<i>Bonellia albiflora</i> (Lundell) B. Stahl Källersjö	---
Tiliaceae			
107	HELISP	<i>Heliocarpus</i> sp.	Holol
Ulmaceae			
108	CELTTR	<i>Celtis trinervia</i> Lam.	Taan ché
109	TREMMI	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Capulín

Anexo 1. Continuación. Listado florístico (113 especies) de la cronosecuencia producto de la RTQ en una selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche (se incluyen los nombres comunes en español y maya y las claves de las especies).

No. Clave	Familia	Nombre común
	Verbenaceae	
110 CALAAC	<i>Callicarpa acuminata</i> Kunth	Pukín
111 CITHSP	<i>Citharexylum</i> sp.	Ixim ché
112 VITEGA	<i>Vitex gaumeri</i> Greenm.	Yaax nik
	Zygophyllaceae	
113 GUAISA	<i>Guaiacum sanctum</i>	Guayacán

Anexo 2. Listado de especies, sus valores de rasgos y ubicación por tipo funcional de plantas (TFPs) en la cronosecuencia producto de la RTQ en una smsp en Calakmul, Campeche.

No.	Especie	Amax	DM	FF	Anemo	Autoc	Zooc	TFP
1	<i>Acacia collinsi</i> Safford	3	0.8	1	0	1	0	1
2	<i>Acacia dolichostachya</i> Blake	15	0.74	1	0	1	0	1
3	<i>Acacia gaumeri</i> Blake	8	0.73	1	1	0	0	3
4	<i>Acacia pennatula</i> (Schelecht. & Cham) Benth	8	0.91	1	0	0	1	4
5	<i>Agonandra macrocarpa</i> L. O. Williams	10	0.74	1	0	0	1	4
6	<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli) Standley	15	0.69	1	0	1	0	1
7	<i>Alophylus cominia</i> (L.) Swartz	9	0.53	1	0	1	1	5
8	<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.	15	0.59	1	1	0	0	3
9	<i>Amyris elemifera</i> L.	13	0.87	0	0	0	1	6
10	<i>Annona primigenia</i> Standley & Steyerem	8	0.48	1	0	0	1	4
11	<i>Apoplanesia paniculata</i> Presl.	15	0.8	1	0	1	0	1
12	<i>Ardisia escallonioides</i> Schltld. & Cham.	9	0.68	0	0	0	1	6
13	<i>Astrocasia tremula</i> (Griseb.) Webster	8	0.72	1	0	1	0	1
14	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	25	0.68	1	1	1	1	5
15	<i>Bahuinia divaricata</i> L.	8	0.61	1	0	1	0	1
16	<i>Bahuinia erythrocalix</i> Wunderlin	8	0.68	1	0	1	0	1
17	<i>Blomia prisca</i> (Standl.) Lundell	15	0.62	0	0	0	1	6
18	<i>Bonellia albiflora</i> (Lundell) B. Stahl Källersjö	12	0.58	0	0	0	1	6
19	<i>Bourreria pulchra</i> Millsp.	9	0.65	1	1	0	1	5
20	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	30	0.67	0	0	0	1	6
21	<i>Bunchosia swartziana</i> (Griseb)	6	0.51	1	0	0	1	4
22	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	32	0.31	1	0	0	1	2
23	<i>Caesalpinia mollis</i> (Kunth.) Spreng.	15	0.77	1	1	0	0	3
24	<i>Caesalpinia yucatanensis</i> Greenm	10	0.69	1	0	1	0	1
25	<i>Calliandra tergemina</i> (L.)	7	0.71	0	0	1	0	5
26	<i>Callicarpa acuminata</i> Kunth	5	0.61	1	0	0	1	4
27	<i>Calyptrotrichia millspaughii</i> Urb.	15	0.72	0	0	0	1	6
28	<i>Calyptrotrichia pallens</i> Griseb	7	0.77	0	0	0	1	6
29	<i>Capparis indica</i> H. B. & K.	7	0.54	0	0	0	1	6
30	<i>Casearia aculeata</i> Jacq.	12	0.67	1	0	0	1	4
31	<i>Casearia emarginata</i> Wr.	15	0.6	1	0	0	1	2
32	<i>Cecropia peltata</i> L.	25	0.28	1	0	0	1	2
33	<i>Ceiba schottii</i> Britton & Baker	15	0.49	1	1	0	0	3
34	<i>Celtis trinervia</i> Lam.	15	0.67	1	0	0	1	2
35	<i>Chlorophora tinctoria</i> (L.) Gaudich. Ex Benth.	20	0.74	1	0	0	1	2

Amax=altura máxima, DM=densidad de madera, FF= fenología foliar (1=caducifolia, 0=perennifolia), Anemo= anemocoria, Autoc= autocoria, Zooc= zoocoria

Anexo 2. Continuación. Listado de especies, sus valores de rasgos y ubicación por tipo funcional de plantas (TFPs) en la cronosecuencia producto de la RTQ en una smsp en Calakmul, Campeche.

No.	Especie	Amax	DM	FF	Anemo	Autoc	Zooc	TFP
36	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegees ex Standl.	15	0.77	1	0	0	1	2
37	<i>Citharexylum</i> sp.	9	0.65	1	0	0	1	4
38	<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	15	0.66	1	0	0	1	2
39	<i>Coccoloba diversifolia</i> Jacq.	10	0.74	1	0	0	1	4
40	<i>Cordia dodecandra</i> A. DC	22	0.65	1	0	0	1	2
41	<i>Cordia gerascanthus</i> L.	15	0.66	1	1	0	0	3
42	<i>Croton arboreus</i> Millsp.	10	0.76	1	0	0	1	4
43	<i>Croton lundelli</i> Standley	10	0.66	1	0	0	1	4
44	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planchon	21	0.49	0	0	0	1	6
45	<i>Desconocido 1</i>	5	0.7	1	0	0	1	4
46	<i>Diospyros anisandra</i> Blake	10	0.7	1	0	0	1	4
47	<i>Diospyros cuneata</i> Standley	10	0.69	1	0	0	1	4
48	<i>Diospyros verae-crucis</i> (Standley) Standley	20	0.6	1	0	0	1	2
49	<i>Diospyros yatesiana</i> Standley	6	0.8	1	1	0	0	3
50	<i>Diphysa cathagenensis</i> Jacq.	20	0.72	0	0	0	1	6
51	<i>Drypetes lateriflora</i> (Swartz) Krug. & Urb	20	0.7	0	0	0	1	6
52	<i>Drypetes</i> sp.	10	0.59	0	0	0	1	6
53	<i>Ehretia tinifolia</i> L.	8	0.8	1	0	0	1	4
54	<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan	10	0.69	0	0	0	1	6
55	<i>Erythroxylum</i> sp.	15	0.82	1	0	0	1	2
56	<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill.	7	0.49	1	1	0	0	3
57	<i>Eupatorium albicaule</i> Schultz Bip. Ex Klatt	6	0.57	1	0	0	1	4
58	<i>Exostema mexicanum</i> A. Gray	20	0.76	1	0	1	0	1
59	<i>Exothea diphylla</i> (Standl.) Lundell	12	0.8	0	0	0	1	6
60	<i>Ficus padifolia</i>	20	0.39	0	0	0	1	6
61	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud	12	0.65	1	0	1	0	1
62	<i>Guaiacum sanctum</i>	20	0.9	1	0	0	1	2
63	<i>Guapira</i> sp.	12	0.53	1	0	1	1	5
64	<i>Guettarda combsii</i> Urb.	18	0.69	1	0	0	1	2
65	<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	8	0.72	1	0	0	1	4
66	<i>Gymnanthes lucida</i> Swartz	10	0.9	0	0	0	1	6
67	<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	7	0.69	1	1	0	0	3
68	<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	15	0.93	0	0	1	0	5
69	<i>Hampea trilobata</i> Standl.	12	0.46	1	0	0	1	4

Amax=altura máxima, DM=densidad de madera, FF= fenología foliar (1=caducifolia, 0=perennifolia), Anemo= anemocoria, Autoc= autocoria, Zooc= zoocoria

Anexo 2. Continuación. Listado de especies, sus valores de rasgos y ubicación por tipo funcional de plantas (TFPs) en la cronosecuencia producto de la RTQ en una smp en Calakmul, Campeche.

No.	Especie	Amax	DM	FF	Anemo	Autoc	Zooc	TFP
70	<i>Heliocarpus</i> sp.	15	0.35	1	1	0	0	3
71	<i>Hemiangium excelsum</i> (Kunth) A. C. Sm.	15	0.59	1	1	0	0	3
72	<i>Jatropha gaumeri</i> Grenm	8	0.39	1	0	1	0	1
73	<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Willd. Ex Roem. & Schult.) Zucc.	12	0.71	1	0	0	1	4
74	<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	10	0.89	0	0	0	1	6
75	<i>Laetia thamnia</i> L.	25	0.66	1	0	0	1	2
76	<i>Licaria campechiana</i> (Standl.) Kosterm.	25	0.65	0	0	0	1	6
77	<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	20	0.8	1	0	1	0	1
78	<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	12	0.78	1	0	1	0	1
79	<i>Lonchocarpus yucatanensis</i> Pittier	12	0.77	1	0	1	0	1
80	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.)	30	0.6	1	0	1	0	1
81	<i>Machaonia lindeniana</i> Baill.	7	0.69	1	0	0	1	4
82	<i>Malmea depressa</i> (Baill.) R. E. Fries	10	0.76	0	1	0	1	5
83	<i>Malpighia glabra</i> L.	6	0.7	1	0	0	1	4
84	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	27	0.9	0	0	0	1	6
85	<i>Melicoccus oliviformis</i> (Kunth)	20	0.85	0	0	1	1	5
86	<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urban	23	0.8	1	0	0	1	2
87	<i>Mimosa bahamensis</i> (Benth)	6	0.71	1	1	0	0	3
88	<i>Nectandra coriacea</i> (Sw.) Griseb.	15	0.67	1	0	0	1	2
89	<i>Neomillspaughia emarginata</i> (H. Gross) S. F. Blake	7	0.76	1	1	0	0	3
90	<i>Parmentiera millspaughiana</i> L. O. Williams	5	0.66	1	0	0	1	4
91	<i>Piscidia piscipula</i> Sarg.	20	0.6	1	1	0	1	5
92	<i>Pithecellobium mangense</i> (Jacq.) Macbride	15	0.55	1	0	1	0	1
93	<i>Platymiscium yucatanum</i> Standley	30	0.75	1	1	0	0	3
94	<i>Plumeria obtusa</i> (C. Wright) Woodson	6	0.49	1	1	0	0	3
95	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	20	0.77	0	0	0	1	6
96	<i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg) Nied.	25	0.76	1	0	0	1	2
97	<i>Randia aculeata</i> L.	4	0.71	1	0	0	1	4
98	<i>Randia longiloba</i> Hemsl.	10	0.67	1	0	0	1	4
99	<i>Sapranthus campechianus</i> (H. B. & K.) Standley	6	0.61	1	0	0	1	4
100	<i>Schefflera frutescens</i> Jacq.	6	0.7	1	0	0	1	4
101	<i>Senna racemosa</i> (P. Miller) Irwin & Barneby	14	0.62	1	0	1	0	1

Amax=altura máxima, DM=densidad de madera, FF= fenología foliar (1=caducifolia, 0=perennifolia), Anemo= anemocoria, Autoc= autocoria, Zooc= zoocoria

Anexo 2. Continuación. Listado de especies, sus valores de rasgos y ubicación por tipo funcional de plantas (TFPs) en la cronosecuencia producto de la RTQ en una smp en Calakmul, Campeche.

No.	Especie	Amax	DM	FF	Anemo	Autoc	Zooc	TFP
102	<i>Senna sp.</i>	8	0.74	1	0	1	0	1
103	<i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lam.	20	0.75	1	0	0	1	2
104	<i>Spondias mombin</i> L.	20	0.36	1	0	0	1	2
105	<i>Swartzia cubensis</i>	21	0.75	1	1	0	1	5
106	<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) Nichols	20	0.8	1	1	0	0	3
107	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC	20	0.5	1	1	0	0	3
108	<i>Thevetia gaumeri</i> Hemsley	6	0.6	1	0	0	1	4
109	<i>Thouinia paucidentata</i> Radkl	12	0.9	1	1	0	0	3
110	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	8	0.2	1	0	0	1	4
111	<i>Trichilia hirta</i> L.	10	0.65	1	0	1	1	5
112	<i>Vitex gaumeri</i> Greenm.	30	0.58	1	0	0	1	2
113	<i>Zuelania guidonea</i> (Swartz) Britt. & Millsp.	30	0.61	1	0	1	1	5

Amax=altura máxima, DM=densidad de madera, FF= fenología foliar (1=caducifolia, 0=perennifolia), Anemo= anemocoria, Autoc= autocoria, Zooc= zoocoria