



<https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i45.141>

Artículo

Diversidad y carbono almacenado en el área forestal permanente de Álvaro Obregón, Calakmul, Campeche

Ligia Guadalupe Esparza Olguín^{1*}

Eduardo Martínez Romero²

¹El Colegio de la Frontera Sur. México.

²Investigación y Soluciones Socioambientales, A. C. México.

*Autor por correspondencia; correo-e: lesparza@ecosur.mx

Resumen:

El Área Forestal Permanente (AFP) del ejido Álvaro Obregón en Calakmul resguarda selvas subperennifolias que han estado expuestas al manejo forestal. Dada su importancia como reservorios de carbono y biodiversidad, el objetivo de este estudio fue analizar la diversidad arbórea, la acumulación de biomasa y la captura de carbono en diferentes comunidades de dicho tipo de vegetación (selva mediana – SMSP y selva inundable - SI) presentes en el AFP, las cuales están en periodo de recuperación desde hace más de 20 años. El trabajo se realizó en parcelas circulares de 1 000 m², en donde se etiquetaron, midieron (altura y diámetro a la

altura de 1.30 m), e identificaron los taxa arbóreos presentes. En las SMSP se determinó una riqueza de 90 especies, con densidades de 5 170 y 3 720 ind ha⁻¹, con una diversidad (H) intermedia (2.8 a 2.65). En las SI se identificaron 75 especies, con una densidad (5 920 a 8 630 ind ha⁻¹), y una diversidad (H) alta (3.02 a 3.06). La diversidad estructural promedio (Hsdh) fue baja para SMSP y SI, con valores de carbono de 16.6 a 37.17 Mg C ha⁻¹, en SMSP; y 36.44 a 44.58 en SI. Se concluye que las selvas subperennifolias analizadas están en recuperación, con procesos de regeneración y captura de carbono importantes para la conservación de la diversidad.

Palabras clave: Biomasa, composición, conservación, estructura, diversidad estructural, manejo forestal.

Fecha de recepción/Reception date: 2 de agosto de 2017

Fecha de aceptación/Acceptance date: 13 de noviembre de 2017.

Introducción

En México, la región sur de la Península de Yucatán está considerada como una de las mayores áreas de selva; destacan las existentes en la región de Calakmul, por su diversidad, extensión y estado de conservación (Martínez y Galindo, 2002). Estas han estado expuestas, desde los mayas hasta los nuevos pobladores que llegaron a finales de la década de los sesenta, a diversas actividades humanas entre ellas sobresalen las agropecuarias y la extracción de madera (Aryal *et al.*, 2014; García-Licona *et al.*, 2014). Lo anterior ha generado un mosaico heterogéneo de vegetación en diferentes estadios sucesionales, desde selvas maduras hasta etapas tempranas de la sucesión; lo que permite que mantengan alta diversidad florística (Martínez y Galindo, 2002;

Vester *et al.*, 2007), y que presenten áreas con diferentes potenciales como reservorios de carbono (selvas maduras) o tasas altas de captura de carbono (etapas sucesionales tempranas e intermedias) (Aryal *et al.*, 2014; Aryal *et al.*, 2017).

Las selvas de Calakmul albergan 23 asociaciones vegetales con más de 1 500 especies (Martínez y Galindo, 2002). Mientras que en el caso del almacenamiento de carbono se citan hasta 99.56 Mg C ha⁻¹ para selvas maduras, 40.89 - 55.52 Mg C ha⁻¹ para las secundarias de 20 a 35 años, y 11.72 - 28.92 Mg C ha⁻¹ para vegetación secundaria de entre 4 y 10 años de edad.

A nivel mundial, se considera que la pérdida de biodiversidad y el aumento de la concentración de bióxido de carbono en la atmósfera colabora al calentamiento global y son los problemas más importantes desde el punto de vista ambiental; por lo que, analizar el potencial de áreas forestales de selvas que pueden contribuir al mantenimiento de la biodiversidad y a disminuir la concentración de CO₂ atmosférico es fundamental. En este contexto, el objetivo del presente trabajo es analizar la diversidad arbórea, la acumulación de biomasa y la captura de carbono por el componente aéreo en diferentes tipos de selva subperennifolia (selva mediana y selva inundable) del Área Forestal Permanente (AFP) del ejido Álvaro Obregón en Calakmul, Campeche.

Materiales y Métodos

Localización

El ejido Álvaro Obregón se ubica a 10 km de Xpujil, cabecera municipal de Calakmul, Campeche, a 265 m de altitud, en las coordenadas 18°35'33" N y 89°25'04" O. El área colinda al norte con terrenos propiedad de la nación, al sur con Xpujil y el predio Sinai, al este con el ejido Nuevo Becal, al oeste con terrenos

nacionales y con El Porvenir y Valentín Gómez Farías. Los suelos en el ejido son rendzinas, Gleysol vertico, Vertisol gleico y Cambisol lítico (García y Pat, 2000; Márdero *et al.*, 2012). El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw_1). Los tipos de vegetación corresponden a selvas medianas subperennifolias (SMQ), selvas bajas subperennifolias (SBQ) y selvas bajas subperennifolias inundables (SBQI), conocidas localmente como bajos (Martínez y Galindo, 2002).

La historia de manejo forestal en el ejido comenzó alrededor de 1940 con la extracción de chicle y la consiguiente ocupación del territorio por campamentos chicleros. Para finales de esa década, se estableció la empresa forestal Caobas Mexicanas S.A. que extrajo de Calakmul y Quintana Roo madera durante casi 40 años (Martínez, 2010). En 1968, el ejido se constituye oficialmente, manteniendo su vocación forestal. Durante el período 1993-1996, se elaboró un inventario forestal para el Programa de Manejo Forestal en una superficie de 10 000 hectáreas, área que fue asignada como el Área Forestal Permanente (AFP), misma que se evaluó en este estudio, cuya vegetación predominante es la selva subperennifolia, en la que destacan las medianas e inundables (Herrera-Gloria, 2007).

Selección de parcelas y diseño de muestreo

Se hizo un recorrido por el AFP de Álvaro Obregón, en compañía del responsable del manejo forestal; se eligieron seis áreas: cuatro de selva mediana subperennifolia (SMSP) y dos de selva mediana subperennifolia inundable (SI). Para la elección se tomaron en cuenta la accesibilidad, que no han sido empleadas para actividades agropecuarias y que fueron excluidas del aprovechamiento maderable desde 1990, de modo que el proceso de recuperación supera los 20 años.

En cada área de vegetación seleccionada se estableció una parcela rectangular de 20 × 50 m (1 000 m²), subdividida con un cuadro de 20 × 20 m (400 m²). Los individuos arbóreos con 1 cm de diámetro a la altura del

pecho (DAP) en adelante, se etiquetaron, identificaron taxonómicamente y se les midió la altura con un *Vertex IV, Hanglöf* y el DAP con una cinta diamétrica modelo 283D/5m *Forestry Suppliers*. En el resto de la parcela de 1 000 m², es decir los restantes 600 m², se tomaron los mismos datos para los individuos con un DAP igual o mayor a 2.5 cm.

La identificación taxonómica se realizó con la ayuda de dos expertos parataxónomos (Demetrio Álvarez Montejó y Manuel Arana), quienes utilizaron el listado de Martínez *et al.* (2001).

Composición florística, diversidad de especies, estructura de la vegetación arbórea y diversidad estructural

A partir de los datos de identidad taxonómica, se elaboró un listado florístico por parcela, se corroboraron y en su caso actualizaron los datos taxonómicos con la base de datos del portal especializado *The Plant List* (www.theplantlist.org) y Jardín Botánico de Missouri (www.tropicos.org) (The Plant List, 2013; Tropicos, 2013). Se estimó la riqueza, como el número de especies por unidad de muestreo (parcela). La diversidad se calculó con el índice de *Shannon-Wiener* (H') mediante la fórmula (Magurran, 2004):

$$H = - \sum Pi * \log Pi$$

Donde:

H = Índice de Shannon-Wiener

Pi = Abundancia relativa

\log = Logaritmo base 10

Se estimaron la densidad (ind ha^{-1}) y el área basal ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$), así como el valor de importancia relativa de las especies por parcela (VIR), el cual se calculó como la sumatoria de la abundancia relativa (número de individuos por especies/número total de individuos de todas las especies * 100); la frecuencia relativa (frecuencia de una especie/suma de la frecuencia de todas las especies * 100); y área basal relativa (área basal de cada especie/área basal total de todas las especies * 100) (Magurran, 2004).

El análisis estructural horizontal (DAP) y vertical (altura) de la vegetación se llevó a cabo con las distribuciones de frecuencia agrupadas por clase, a partir de la fórmula (Martínez-Sánchez, 2016):

$$K = 1 + 3.33 \times \log n$$

Donde:

K = Número de clases

n = Número de árboles

Se analizó la diversidad estructural, que consiste en la diversidad estimada como la combinación de la diversidad de especies y el tamaño del diámetro y la altura de los árboles (Lei *et al.*, 2009, Martínez-Sánchez, 2016). Los indicadores evaluados fueron el índice de *Shannon-Wiener* para las especies (H_s), por clases diamétricas (H_d), por clases de altura (H_h) y el índice promedio de la diversidad estructural (H_{sdh}), calculados con las siguientes fórmulas:

$$H_s = \sum_{i=1}^m p_i \times \log p_i$$

Donde:

p_i = Proporción del área basal para la especie i

m = Número de especies

\log = Logaritmo base 10

$$Hd = \sum_{i=1}^d p_i \times \log p_i$$

Donde:

p_i = Proporción del área basal por la clase diamétrica i

d = Número de clases diamétricas

\log = Logaritmo base 10

$$Hh = \sum_{i=1}^h p_i \times \log p_i$$

Donde:

p_i = Proporción del área basal para la clase de altura i

h = Número de clases de altura

\log = Logaritmo base 10

$$Hsdh = \frac{Hs + Hd + Hh}{3}$$

Donde:

H_s = Diversidad por especies

H_d = Diversidad por clases diamétricas

H_h = Diversidad por clases de altura

Estimación de biomasa y carbono almacenado

El cálculo de biomasa por individuo se hizo con las ecuaciones alométricas generadas para las áreas más cercanas a las del presente estudio; es decir, con condiciones semejantes (tipo de vegetación). Se eligieron las empleadas previamente para estimar la biomasa en las selvas de la región (Aryal *et al.*, 2014).

Para individuos con diámetros normales mayores o iguales a 10 cm se usó la fórmula siguiente (Cairns *et al.*, 2003, modificada por Urquiza-Haas *et al.*, 2007):

$$AGB = \frac{(\exp(-2.12605 + 0.868 \ln(D^2 H)) * (\frac{\rho_1}{\rho_m}))}{10^3}$$

Donde:

D = Diámetro del tronco a 1.30 m de altura

H = Altura total del árbol

ρ_1 = Densidad de madera por árbol (g cm^{-3})

ρ_m = Promedio de densidad de madera de árboles usado para generar la ecuación (0.75 g cm^{-3})

En el caso de individuos con diámetros normales entre 5 y 9.9 cm se utilizó la siguiente expresión (Chave *et al.*, 2005):

$$AGB = \frac{(\exp(-2.187 + 0.916 \ln(\rho D^2 H)))}{10^3}$$

Donde:

D = Diámetro del tronco a 1.30 m de altura

H = Altura total del árbol

ρ = Densidad de madera por árbol (g cm^{-3})

Finalmente, para individuos con diámetros normales menores a 5 cm se empleó la siguiente ecuación (Hughes *et al.*, 1999):

$$AGB = \frac{(\exp(4.9375 + 1.0583 \ln(D^2)) \times 1.14)}{10^6}$$

Donde:

D = Diámetro del tronco a 1.30 m de altura

La densidad de la madera de cada especie correspondió a los valores citados para especies de árboles tropicales por diversos autores (Chave *et al.*, 2006; Zanne *et al.*, 2009). Cuando no se tuvo el dato, se calculó la densidad de madera promedio para el sitio de muestreo con la fórmula siguiente:

$$\sum \frac{\sum(BA_i * WSG_i)}{\sum BA}$$

Donde:

BA_i = Área basal por individuo

WSG_i = Densidad de madera por especie con valores conocidos (g cm^{-3})

El área basal (BA) se estimó con la siguiente ecuación:

$$BA = \sum \pi (DBH_i/2)^2$$

Donde:

DBH_i = Diámetro a 1.30 m de altura del árbol

La estimación de biomasa por parcela se hizo a partir de la sumatoria de cada uno de los individuos presentes. Para calcular la cantidad de carbono contenido en el componente aéreo por individuo se hizo la conversión a carbono con el factor 0.47 (Fonseca *et al.*, 2011).

Análisis estadísticos

Se aplicó un análisis de normalidad (Prueba de Levin) a las variables calculadas como riqueza de especies, densidad, área basal y carbono. Se hizo un análisis de varianza unifactorial (ANOVA) para determinar diferencias significativas para la densidad de individuos entre diferentes parcelas y una prueba de *Kruskal Wallis* para comparar este parámetro entre tipos de vegetación. En el caso del AB, la

comparación tanto entre parcelas como entre tipo de cobertura vegetal se llevó a cabo mediante la prueba de *Kruskal-Wallis*, por no cumplir con los supuestos del ANOVA. Para estos análisis se empleó el programa *Statistica 2007*.

Los valores del índice de *Shannon* se compararon con una prueba de t de *Student* modificada por Hutcheson (1970), para probar diferencias significativas ($p < 0.05$) entre pares de condiciones. También se usó para los índices de *Shannon* estimados, para evaluar la diversidad estructural.

Resultados y Discusión

Composición florística, diversidad de especies, estructura de la vegetación arbórea y diversidad estructural

Se etiquetaron y censaron en el área forestal permanente un total de 3 146 individuos, pertenecientes a 126 especies y 37 familias (Cuadro 1), de las cuales sobresalieron por el número de taxa: Fabaceae (20), Polygonaceae (7), Rubiaceae (10), Euphorbiaceae (6), Sapotaceae (6), Sapindaceae (5) y Rutaceae (5); equivalentes a 47 % de las especies presentes en el área de estudio.



Cuadro 1. Listado florístico de las especies arbóreas y sus abundancias en las selvas inundables (SI) y selvas medianas subperennifolias (SMSP) analizadas en el Área Forestal Permanente del ejido Álvaro Obregón.

Familia / Especie	SI1	SI2	SMSP3	SMSP4	SMSP5	SMSP6
Aquifoliaceae						
<i>Ilex</i> sp.						2
Anacardiaceae						
<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urb.	4	45	2		4	2
Annonaceae						
<i>Malmea depressa</i> (Baill.) R.E. Fr.	9		5	21	7	11
Apocynaceae						
<i>Cameraria latifolia</i> L.		10				
<i>Plumeria obtusa</i> L.	1	9				
<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC.			1			
<i>Thevetia gaumeri</i> Hemsl.	1		1	7	10	3
Araliaceae						
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.			2	2		2
Arecaceae						
<i>Cryosophila stauracantha</i> (Heynh.) R. Evans			27			1
<i>Sabal mexicana</i> Mart.					4	
<i>Sabal mauritiiformis</i> (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl.						1
Bignoniaceae						
<i>Crescentia cujete</i> L.		1				
<i>Tabebuia chrysantha</i> G. Nicholson				1		
Boraginaceae						
<i>Bourreria pulchra</i> (Millsp.) Millsp.	5					
<i>Cordia dodecandra</i> DC.	1	3				
<i>Ehretia tinifolia</i> L.						2
Burseraceae						
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	6	6	1	2	3	2

<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.			5	5	4	4
Canellaceae						
<i>Canella winterana</i> (L.) Gaertn.	2				8	3
Capparaceae						
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce			4			
Celastraceae						
<i>Maytenus schippii</i> Lundell						2
Celastraceae						
<i>Crossopetalum gaumeri</i> (Loes.) Lundell			1			
<i>Hemiangium excelsum</i> (Kunth) A.C. Sm.			7			
<i>Maytenus schippii</i> Lundell	2	3	1			
Ebenaceae						
<i>Diospyros bumelioides</i> Standl.			6			
<i>Diospyros salicifolia</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	6	3	4		2	9
<i>Diospyros yatesiana</i> Standl.					2	24
Erythroxylaceae						
<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan	10	90				
Euphorbiaceae						
<i>Bernardia mexicana</i> (Hook. & Arn.) Müll. Arg.						1
<i>Croton arboreus</i> Millsp.	1		11	4	7	9
<i>Croton icche</i> Lundell	27	93				
<i>Gymnanthes lucida</i> Sw.	2					
<i>Jatropha gaumeri</i> Greenman	2	3		1		
<i>Sebastiania adenophora</i> Pax et K. Horffm.		7				
Fabaceae						
<i>Acacia angustissima</i> (Mill.) Kuntze	2					1
<i>Acacia centralis</i> (Britton & J. N. Rose) Lundell	4	3	1			
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.					1	
<i>Acacia</i> sp.						2
<i>Ateleia gummifera</i> (Bertero ex DC.) D. Dietr.		19				
<i>Bauhinia divaricata</i> L.			1	2	2	

<i>Caesalpinia gaumeri</i> Greenm.			3		8	
<i>Caesalpinia mollis</i> (Kunth) Spreng.	1					
<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & J. N.					1	
<i>Diphysa carthagenensis</i> Jacq.	2				1	
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth	1	4				
<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	5	27				
<i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl.					3	
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	40	4	11	7	8	17
<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	1		1		2	
<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.			1			
<i>Mimosa bahamensis</i> Benth.	2	2				
<i>Pithecellobium albicans</i> (Kunth) Benth.	1	1				
<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl.	1					
<i>Swartzia cubensis</i> (Britton & P. Wilson) Standl.			1			1
<hr/>						
Lamiaceae						
<i>Vitex gaumeri</i> Greenm.	1	16	1	1	2	1
<hr/>						
Lauraceae						
<i>Licaria coriacea</i> (Lundell) Kosterm.						1
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	56		10	17	16	64
<hr/>						
Malpighiaceae						
<i>Byrsonima bucidaefolia</i> Standl.	1	8				
<i>Malpighia glabra</i> L.	7	12				9
<i>Malpighia lundellii</i> Morton	1					13
<hr/>						
Malvaceae						
<i>Ceiba schottii</i> Britten & Baker f.			1			
<i>Hampea trilobata</i> Standl.	6	1				1
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand				2		
<hr/>						
Meliaceae						
<i>Swietenia macrophylla</i> King			2		2	1
<i>Trichilia pallida</i> Sw.			2			
<hr/>						
Menispermaceae						

<i>Hyperbaena winzerlingii</i> Standl.	4	75			
Moraceae					
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	1		16	3	5
<i>Ficus obtusifolia</i> Kunth					1
<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.			7	5	4
Myrtaceae					
<i>Eugenia capuli</i> Schlttdl. & Cham.	14	15			
<i>Eugenia ibarrae</i> Lundell	41	44		66	31
<i>Eugenia winzerlingii</i> Standl.	5	146	12	13	27
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West) O. Berg	42		32		
<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.			2		1
Nyctaginaceae					
<i>Guapira costaricana</i> (Standl.) Woodson	6		2		
<i>Neea choriophylla</i> Standl.			1		
<i>Neea psychotrioides</i> Donn. Sm.					1
Opiliaceae					
<i>Agonandra ovatifolia</i> Miranda	2			1	5
Piperaceae					
<i>Piper yucatanense</i> C. DC.				59	2
Polygonaceae					
<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	1		2	8	10
<i>Coccoloba cozumelensis</i> Hemsl.		1	1		1
<i>Coccoloba reflexiflora</i> Standl.	2	15	1		2
<i>Coccoloba schiedeana</i> Lindau		26			
<i>Coccoloba spicata</i> Lundell			2		
<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	9	24	3		9
<i>Neomillspaughia emarginata</i> (H. Gross) S.F. Blake	1				
Primulaceae					
<i>Bonella macrocarpa</i> subsp. <i>macrocarpa</i> (Cav.) B. Stahl & Källersjö				1	4
<i>Bonellia flammea</i> (Millsp. ex Mez) B. Stahl & Källersjö	3	5	2		
<i>Parathesis cubana</i> (A. DC.) Molinet et M. Gómez	9	11			1

Putranjivaceae						
<i>Drypetes lateriflora</i> (Sw.) Krug et Urb.	14		19			
Rhamnaceae						
<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	8	1	7	6	12	10
Rubiaceae						
<i>Alseis yutanensis</i> Standl.				2	8	4
<i>Cosmocalyx spectabilis</i> Standl.	1			2		2
<i>Exostema mexicanum</i> A. Gray	1					
<i>Guettarda combsii</i> Urb.			1	1		
<i>Guettarda gaumeri</i> Standl		23				
<i>Machaonia lindeniana</i> Baill.	2	24				
<i>Psychotria nervosa</i> Sw.	1					
<i>Randia aculeata</i> L.	1	1			5	1
<i>Randia longiloba</i> Hemsl.	7	2	2	5		4
<i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyerm.	2			3	1	5
Rutaceae						
<i>Amyris elemifera</i> L.	8					1
<i>Casimiroa tetrameria</i> Millsp.			1			4
<i>Esenbeckia</i> sp.						1
<i>Murraya paniculata</i> (L.) Jack				36		
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	1					
Salicaceae						
<i>Casearia emarginata</i> Wright ex Griseb.	3					
<i>Laetia thamnia</i> L.	7		6			3
<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.			1			
Sapindaceae						
<i>Exothea diphylla</i> (Standl.) Lundell	1		5		1	
<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton			2			
<i>Talisia floresii</i> Standl.	3	9	2			
<i>Talisia oliviformis</i> (Kunth) Radlk.			9	5	2	
<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk.			1	5	2	1

Sapotaceae						
<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.	1		1			2
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	26	50	7	19	27	12
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni			9	5	7	
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	153			41	149	126
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Humb. ex Roem. & Schult.) T.D. Penn.	1	7				
<i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lamarck				155		
Solanaceae						
<i>Nicotiana tabacum</i> L.						2

En las parcelas correspondientes a SI, las familias mejor representadas fueron Fabaceae (13), Rubiaceae (8), Polygonaceae (6) y Euphorbiaceae (5); mientras que, en las SMSP fueron Fabaceae (14), Rubiaceae (6) y Polygonaceae (5). Estos resultados concuerdan con las 10 familias más frecuentes y con mayor número de especies citadas para la Península de Yucatán (Carnevali *et al.*, 2010).

Las familias más frecuentes en las parcelas de SI se han registrado como las más abundantes en SI del sur de México (Chiquini, 2016; Maldonado-Sánchez *et al.*, 2016; Chiquini-Heredia *et al.*, 2017). Las más comunes en las SMSP coinciden con las de otros estudios en Calakmul (Lawrence *et al.*, 2004; Vester *et al.*, 2007; Zamorano-Crescencio *et al.*, 2012; García-Licona *et al.*, 2014). Los resultados sugieren que el descanso del manejo forestal por más de 20 años ha permitido, a partir de los procesos sucesionales, mantener la composición, respecto a lo que se esperaría en selvas maduras de la Península de Yucatán.

Los taxones más abundantes en las SI fueron *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma (153 individuos), *Eugenia winzerlingii* Standl. (151 individuos) y *Croton icche* Lundell (120 individuos); en las SMSP: *Pouteria reticulata* (316 individuos), *Eugenia ibarrae* Lundell (202 individuos) y *Sideroxylon salicifolium* (L.) Lamarck (155 individuos); lo que concuerda con lo documentado en otros trabajos para ambos tipos de selvas (Martínez y Galindo, 2002; Díaz *et al.*, 2002; Lawrence *et al.*, 2004; Vester *et al.*,

2007; Zamora-Crescencio *et al.*, 2012; García-Licona *et al.*, 2014; Chiquini, 2016; Maldonado-Sánchez *et al.*, 2016; Chiquini-Heredia *et al.*, 2017). Entre las especies identificadas en el área de estudio están *Cryosophila argentea* Bartlett y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson clasificadas bajo la categoría de especies amenazadas en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (Semarnat, 2010).

La riqueza de especies de la SMSP fue de 90 taxa, con una variación entre parcelas de 33 a 55 y una diversidad que varió de 2.65 a 2.80, sin que existan diferencias significativas entre parcelas (Cuadro 2). Valores mayores a los señalados por Zamora-Crescencio *et al.* (2012) y García-Licona *et al.* (2014), en SMSP de Calakmul, y menores a lo citado para otras SMSP del estado de Campeche (Gutiérrez-Báez *et al.*, 2015).

En la SI se registraron 75 especies, con una variación en las parcelas de 44 a 65 y una diversidad de 3.02 a 3.06, sin diferencias significativas entre parcelas (Cuadro 2). La riqueza y la diversidad en las SI fueron superiores respecto a las consignadas por Díaz *et al.* (2002), Tun-Dzul *et al.* (2008), Vázquez *et al.* (2010), Chiquini (2016), Maldonado-Sánchez *et al.* (2016) y Chiquini-Heredia *et al.* (2017); lo que puede relacionarse con la precipitación en el área (García *et al.*, 2002; Martínez y Galindo, 2002) y las características topográficas que influyen en la inundación (Palacio *et al.*, 2002; Cortés-Castelán e Islebe, 2005).

La prueba de ANOVA para comparar la densidad (ind ha^{-1}) en las parcelas de SI y SMSP evidenció que no hay diferencias significativas (Cuadro 2). Sin embargo, al comparar la densidad (ind ha^{-1}) entre SI y SMSP con la prueba de *Kruskal Wallis* se observó una diferencia significativa [$H(X^2) = 12.16$, $p = 0.0077$]. En el caso de la SI, los valores fueron superiores a los citados por otros autores para SI de Calakmul (Díaz *et al.*, 2002; Tun-Dzul *et al.*, 2008; Chiquini, 2016; Chiquini-Heredia *et al.*, 2017); y semejantes a lo indicado para otras SI del sur de México (Cortés-Castelán e Islebe, 2005; Maldonado-Sánchez *et al.*, 2016).

Al comparar los resultados con los documentados en otros estudios para SMSP en Calakmul, resultó que la densidad (ind ha^{-1}) fue semejante a la señalada por Vester *et al.* (2007) y mayor a la estimada por Zamora-Crescencio *et al.* (2012) y García-Licona *et al.* (2014) en Calakmul.

Respecto al área basal (AB), la prueba de *Kruskal-Wallis* mostró que no hay diferencias significativas entre las parcelas de SI; mientras que en las SMSP la parcela SMSP_2 tuvo un AB significativamente más grande que la SMSP_4 (Cuadro 2). Al comparar entre tipos de selvas, se obtuvo una diferencia significativa [$H(X^2)=10.19$, $p=0.0204$]. Las SI estudiadas tuvieron un AB mayor que la registrada para selvas de este tipo en Calakmul (Díaz *et al.*, 2002; Zamora-Crescencio *et al.*, 2012; Chiquini, 2016; Chiquini-Heredia *et al.*, 2017) y semejante al de otras SI del sur de México (Cortés-Castelán e Islebe, 2005; Maldonado-Sánchez *et al.*, 2016).

Las SMSP presentaron valores de AB menores a las otras selvas en Calakmul (Read y Lawrence, 2003; Zamora-Crescencio *et al.*, 2012; García-Licona *et al.*, 2014), lo que se relaciona con el impacto del manejo forestal que hubo en el pasado (Martínez y Galindo, 2002; Martínez, 2010).



Cuadro 2. Diversidad de especies y estructural (Hs, Hd, Hh y Hsdh), riqueza, densidad y área basal promedio (AB) en las selvas inundables (SI) y selvas medianas subperennifolias (SMSP) analizadas en el Área Forestal Permanente del ejido Álvaro Obregón.

Variable	SI_1	SI_2	SMSP_1	SMSP_2	SMSP_3	SMSP_4
Riqueza	65	44	52	33	40	55
Diversidad	3.06	3.02	2.7	2.79	2.65	2.80
Equitatividad	0.73	0.80	0.68	0.80	0.72	0.70
Densidad	5920	8630	3940	3720	4080	5170
AB (m)	30.83	34.26	25.11	37.42	31.11	22.66
Hs	1.29	1.15	1.23	1.18	1.13	1.33
Hd	0.94	0.92	0.96	0.88	0.91	0.95
Hh	0.75	0.62	0.76	0.70	0.73	0.78
Hsdh	0.73	0.80	0.68	0.80	0.72	0.70

AB = Área basal, Hs = Índice de *Shannon-Wiener* para las especies, Hd = Índice de *Shannon-Wiener* por clases diamétricas, Hh = Índice de *Shannon-Wiener* por clases de altura, Hsdh = Índice promedio de la diversidad estructural.

Las especies con mayor VIR en las SI fueron *Pouteria reticulata*, *Haematoxylum campechianum* L., *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, y *Eugenia winzerlingii* (Cuadro 3), lo que coincide con lo citado por Díaz *et al.* (2002), Palacio *et al.* (2002), Chiniquini (2016) y Chiquini-Heredia *et al.* (2017) para SI del centro y sur de Calakmul. En tanto que, en las SMSP los VIR más altos correspondieron a: *Sideroxylon salicifolium*, *P. reticulata*, *M. zapota* y *Brosimum alicastrum* Sw., que han sido registradas por diversos autores como dominantes y con altos VIR para SMSP en Calakmul (Read y Lawrence, 2003; Vester *et al.*, 2007; Zamora-Crescencio *et al.*, 2012; García-Licona *et al.*, 2014).

Cuadro 3. Lista de las especies con mayor VIR en cada una de las selvas inundables (SI) y selvas medianas subperennifolias (SMSP) analizadas en el Área Forestal Permanente del ejido Álvaro Obregón.

Parcela	Especie	Ab_rel.	AB_rel	Frec_rel	VIR
SI_1	<i>P. reticulata</i>	8.61	6.39	1.49	16.49
	<i>M. zapota</i>	1.46	5.94	1.65	9.05
	<i>L. guatemalensis</i>	2.25	1.63	1.32	5.20
SI_2	<i>H. campechianum</i>	1.04	9.62	1.47	12.13
	<i>E. winzerlingii</i>	5.64	1.17	1.47	8.28
	<i>H. winzerlingii</i>	2.90	3.13	1.47	7.50
SMSP_1	<i>S. salicifolium</i>	13.11	9.82	2.19	25.13
	<i>D. lateriflora</i>	1.61	4.01	1.97	7.59
	<i>C. argentea</i>	2.28	0.83	1.97	5.08
SMSP_2	<i>M. zapota</i>	1.70	6.46	1.53	9.69
	<i>B. alicastrum</i>	1.43	5.74	1.83	9.01
	<i>E. ibarrae</i>	5.91	1.10	1.83	8.85
	<i>P. reticulata</i>	3.67	2.93	1.93	8.44
SMSP_3	<i>P. reticulata</i>	12.17	7.14	1.69	21.01
	<i>M. zapota</i>	2.21	6.90	1.69	10.80
	<i>M. brownei</i>	0.33	4.10	0.85	5.27
SMSP_4	<i>P. reticulata</i>	8.12	6.75	1.43	16.31
	<i>E. ibarrae</i>	6.77	0.77	1.43	8.96
	<i>M. zapota</i>	0.77	5.09	1.19	7.06

La estructura horizontal (distribución de DAP), en todas las parcelas tanto de SI como de SMSP presentó una distribución en forma de "J invertida", con más de 70 % de los individuos en las primeras dos categorías diamétricas; es decir, entre 1 y 7.7 cm (Figura 1). La distribución en forma de J invertida indica que estas selvas mantienen procesos de recambio natural que garantizan el reemplazo de árboles eliminados por diversas causas (Zamora-Crescencio *et al.*, 2012; García-Licona *et al.*, 2014; Maldonado-Sánchez *et al.*, 2016).

La estructura vertical (distribución de alturas) evidenció una distribución en forma de campana, en la que más de 60 % de los individuos correspondieron a las categorías 2 a 4, (3.3 y 9.6 m) (Figura 2). Las parcelas de SMSP siguieron un patrón similar, salvo en el caso de la SMSP_6, cuya primera categoría tuvo alrededor de 40 % de los individuos. Estos resultados coinciden con los documentados por Díaz *et al.* (2002), Zamora-Crescencio *et al.* (2011), García-Licona *et al.* (2014), Chiquini (2016) y Chiquini-Heredia *et al.*, (2017), quienes señalan que el patrón en cuestión muestra la recuperación de la vegetación a través del proceso sucesional.

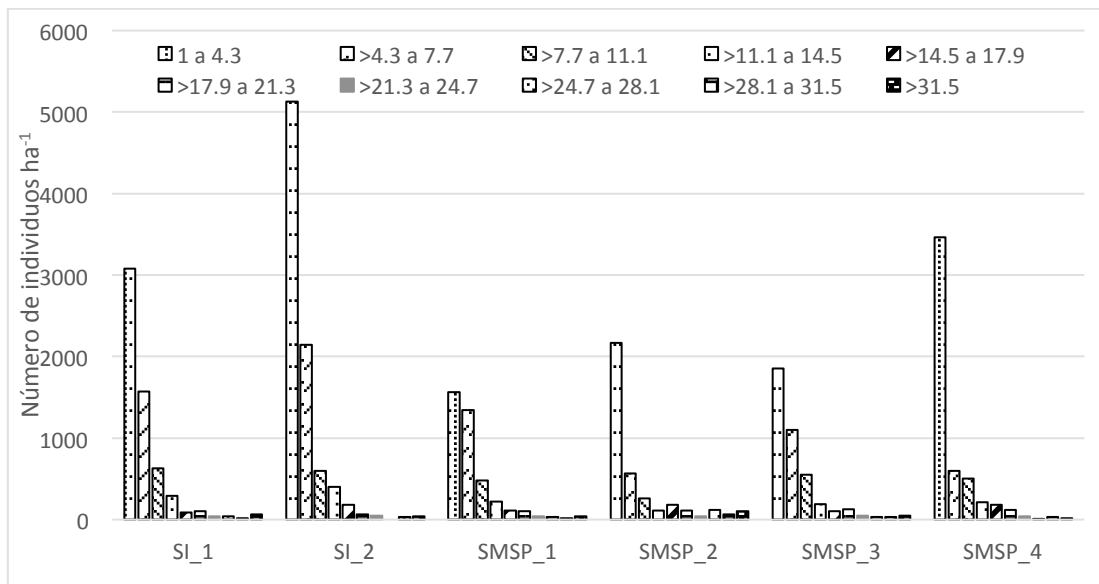


Figura 1. Estructura vertical (alturas) de las selvas inundables (SI) y selvas medianas subperennifolias (SMSP) en el Área Forestal Permanente del ejido Álvaro Obregón.

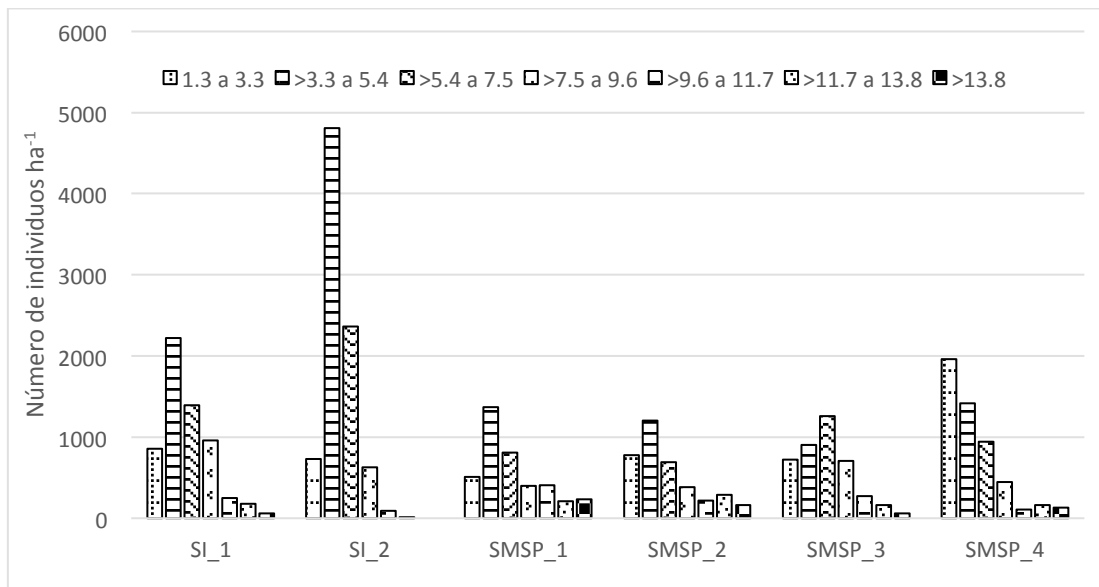


Figura 2. Estructura horizontal (DAP) de las selvas inundables (SI) y selvas medianas subperennifolias (SMSP) analizadas en el Área Forestal Permanente del ejido Álvaro Obregón.

Al comparar los índices de diversidad estructural H_s , H_d , H_h y H_{sdh} entre parcelas estudiadas tanto de SI como de SMSP (Cuadro 2), se determinaron diferencias significativas en el caso del índice de *Shannon-Wiener* para las especies (H_s). Las SI registraron una diversidad significativamente mayor en la SI_1, respecto a la SI_2 (t de Hutchenson= 4.23, $p= 0.001$). En el caso de las parcelas de SMSP se obtuvo que el H_s de la parcela SMSP_4 fue significativamente superior a los estimados para las SMSP_1 (t de Hutchenson= 3.14, $p= 0.001$), SMSP_2 (t de Hutchenson= 4.40, $p= 0.001$) y SMSP_3 (t de Hutchenson= 6.13, $p= 0.001$). No hubo diferencias significativas en H_h (índice de diversidad por clases de altura) entre SI y SMSP; mientras que, para el H_d (índice de diversidad por clases diamétricas) las diferencias significativas solamente se observaron entre las parcelas SMSP_2 y SMSP_3 (t de Hutchenson= 1.72, $p= 0.05$). En el caso de H_{sdh} (índice de diversidad

estructural promedio), el valor más alto estimado fue para la SMSP_6 y en las SI para la SI_1.

Al comparar los resultados entre tipos de selva, la SMSP_4 tiene un valor de diversidad para especies (Hs) significativamente mayor que el de la SI_2 (t de Hutchenson= 5.48, p= 0.001); mientras que en lo referente a la diversidad por clases de altura (Hh) la SI_2 tiene un valor significativamente menor que las SMSP_1 (t de Hutchenson= 1.67, p= 0.001) y SMSP_4 (t de Hutchenson= 2.01, p= 0.001).

Respecto a la diversidad estructural estimada para las SMSP fue menor a la señalada por Martínez-Sánchez (2016) para selvas del mismo tipo en Tabasco; para la SI los valores fueron semejantes a los citados por Chiquini-Heredia *et al.* (2017).

Estimación de biomasa y carbono almacenado

Las estimaciones de biomasa para las SI fueron de 94.85 t ha⁻¹ para la SI_1 y 77.53 t ha⁻¹ en la SI_2; en las SMSP oscilaron entre 72.70 y 35.31 t ha⁻¹ (Cuadro 4). El cálculo de carbono en la biomasa aérea en las SI fue de 44.58 a 36.44 Mg C ha⁻¹, y en las SMSP varió de 34.17 a 16.60 Mg C ha⁻¹(Cuadro 4). En las SI, las especies con mayor valor de biomasa y, por tanto, de carbono fueron *H. campechianum*, *M. zapota*, *Canella winterana* (L.) Gaertn. y *Metopium brownei* (Jacq.) urb. En las SMSP fueron *M. zapota*, *M. brownei* y *S. salicifolium*; en las SI y las SMSP (salvo el caso de SMSP_3) son semejantes a lo indicado por otros autores para la vegetación secundaria derivada de selvas con 20 – 25 años de recuperación, en la región de Calakmul (Lawrence y Foster, 2003; Eaton y Lawrence, 2008; Aryal *et al.*, 2014) y en otras áreas (Urquiza-Haas, *et al.*, 2007; Berenguer *et al.*, 2014).

La biomasa y carbono acumulados en la SMSP_3 coincide con lo registrado para vegetación secundaria derivada de selvas en fases tempranas de la sucesión (10 años de recuperación) en Calakmul (Lawrence y Foster, 2003; Eaton y Lawrence, 2008; Aryal *et al.*, 2014). Estos resultados, probablemente, se relacionen con el largo periodo durante el cual se extrajo madera en el AFP, y muestran la forma en que se han recuperado a partir de que se dejó de efectuar el aprovechamiento (Eaton y Lawrence, 2008; Berenguer *et al.* 2014).

Cuadro 4. Biomasa y carbono acumulados promedio y por categorías diamétricas en las selvas inundables (SI) y selvas medianas subperennifolias (SMSP) analizadas en el Área Forestal Permanente del ejido Álvaro Obregón.

	SI_1	SI_2	SMSP_1	SMSP_2	SMSP_3	SMSP_4
Biomasa (t ha⁻¹)	94.85	77.53	72.70	63.22	35.35	50.63
Carbono (MgCha⁻¹)	44.58	36.44	34.17	29.71	16.60	23.79
Categorías diamétricas (biomasa / <u>carbono</u>)						
1 a 4.3	0.36	0.77	0.24	0.30	0.24	0.36
	<u>0.17</u>	<u>0.36</u>	<u>0.11</u>	<u>0.14</u>	<u>0.11</u>	<u>0.17</u>
>4.3 a 7.7	1.64	1.99	1.39	0.75	1.23	0.63
	<u>0.77</u>	<u>0.94</u>	<u>0.65</u>	<u>0.35</u>	<u>0.58</u>	<u>0.29</u>
>7.7 a 11.1	2.63	2.04	6.06	2.08	3.03	3.46
	<u>1.24</u>	<u>1.13</u>	<u>2.85</u>	<u>0.98</u>	<u>1.43</u>	<u>1.63</u>
>11.1 a 14.5	12.27	4.85	8.75	4.00	1.99	5.83
	<u>5.76</u>	<u>2.28</u>	<u>4.11</u>	<u>1.88</u>	<u>0.93</u>	<u>2.74</u>
>14.5 a 17.9	3.55	4.74	8.20	17.19	2.53	5.47
	<u>1.67</u>	<u>2.23</u>	<u>3.85</u>	<u>8.08</u>	<u>1.19</u>	<u>2.57</u>
>17.9 a 21.3	17.00	5.06	12.71	12.99	2.77	17.95
	<u>7.99</u>	<u>2.38</u>	<u>5.98</u>	<u>6.11</u>	<u>1.30</u>	<u>8.44</u>
>21.3 a 24.7	1.33	4.51	9.18	2.67	0.86	6.47
	<u>0.63</u>	<u>2.12</u>	<u>4.32</u>	<u>1.25</u>	<u>0.40</u>	<u>3.04</u>
>24.7 a 28.1	7.90	0.00	6.07	8.84	1.84	0.56
	<u>3.71</u>	<u>0.00</u>	<u>2.85</u>	<u>4.16</u>	<u>0.87</u>	<u>0.26</u>
>28.1 a 31.5	1.33	9.19	9.21	6.50	4.78	4.70
	<u>0.63</u>	<u>4.32</u>	<u>4.33</u>	<u>3.06</u>	<u>2.24</u>	<u>2.21</u>
>31.5	46.85	44.02	10.87	7.88	16.05	5.20
	<u>22.02</u>	<u>20.69</u>	<u>5.12</u>	<u>3.70</u>	<u>7.54</u>	<u>2.44</u>

En relación con la estimación de biomasa y carbono por categorías diamétricas, se observó que en las SI la cantidad más grande de biomasa y, por tanto, de carbono se concentra en la última categoría diamétrica (>31.5 cm) con porcentajes cercanos a 50 % del carbono acumulado total de las parcelas muestreadas (SI_1= 49.39 % y SI_2= 56.78 %). Mientras que en las SMSP se tienen los porcentajes más altos de carbono acumulado en las categorías intermedias, entre los 11.1 y 21.3 cm de DAP, en tres de las parcelas (SMSP_1= 40.80 %, SMSP_2= 54.09 % y SMSP_4= 57.78 %), y solo la SMSP_3 en la última categoría diamétrica (45.45 %). Lo anterior es semejante a lo citado en diversos estudios (Santamaria, 2014; Berenguer *et al.*, 2014), en los que se señala que la cantidad más alta de carbono se presenta en los individuos de las categorías diamétricas intermedias (10 a 20 cm) y superiores (más de 20 cm).

Al observar la relación entre la diversidad estructural (Hd y Hh) y la cantidad de carbono almacenado en cada parcela (figuras 3a, 3b, 4a y 4b), se evidenció que tanto en las SI, como en las SMSP hubo una correlación positiva y significativa entre Hd y carbono almacenado y Hh y carbono almacenado, que coinciden con los resultados de Wang *et al.* (2011), quienes señalan que hay una relación positiva entre los índices de diversidad estructural y los reservorios de carbono; es decir que, con más diversidad, aumenta el carbono almacenado.



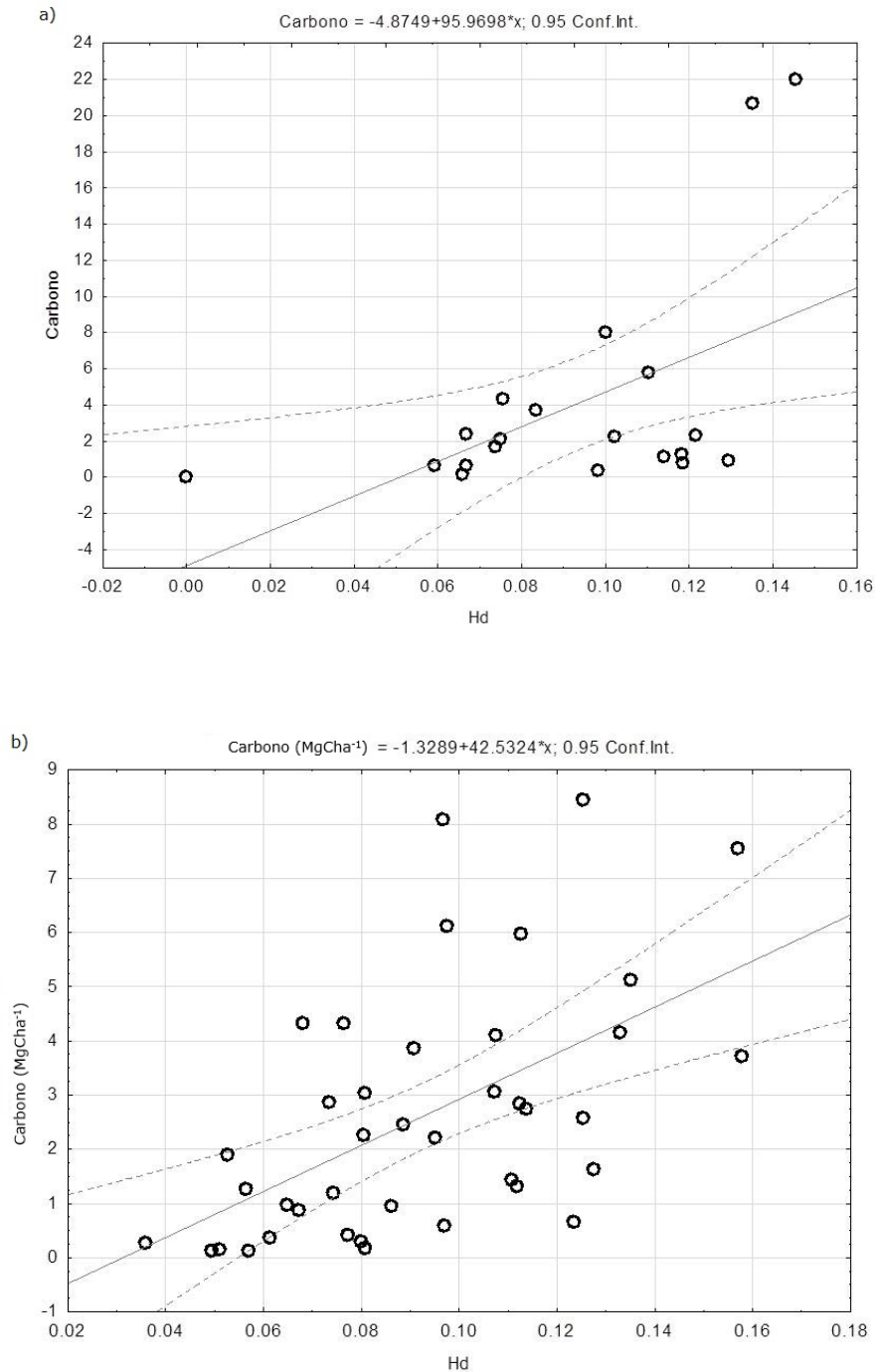


Figura 3. Relación entre el carbono almacenado y la diversidad estructural Hd (índice de diversidad por clases diamétricas) en las selvas inundables (SI – 3a) y en las selvas medianas subperennifolias (SMSP – 3b) en el Área Forestal Permanente del ejido Álvaro Obregón.

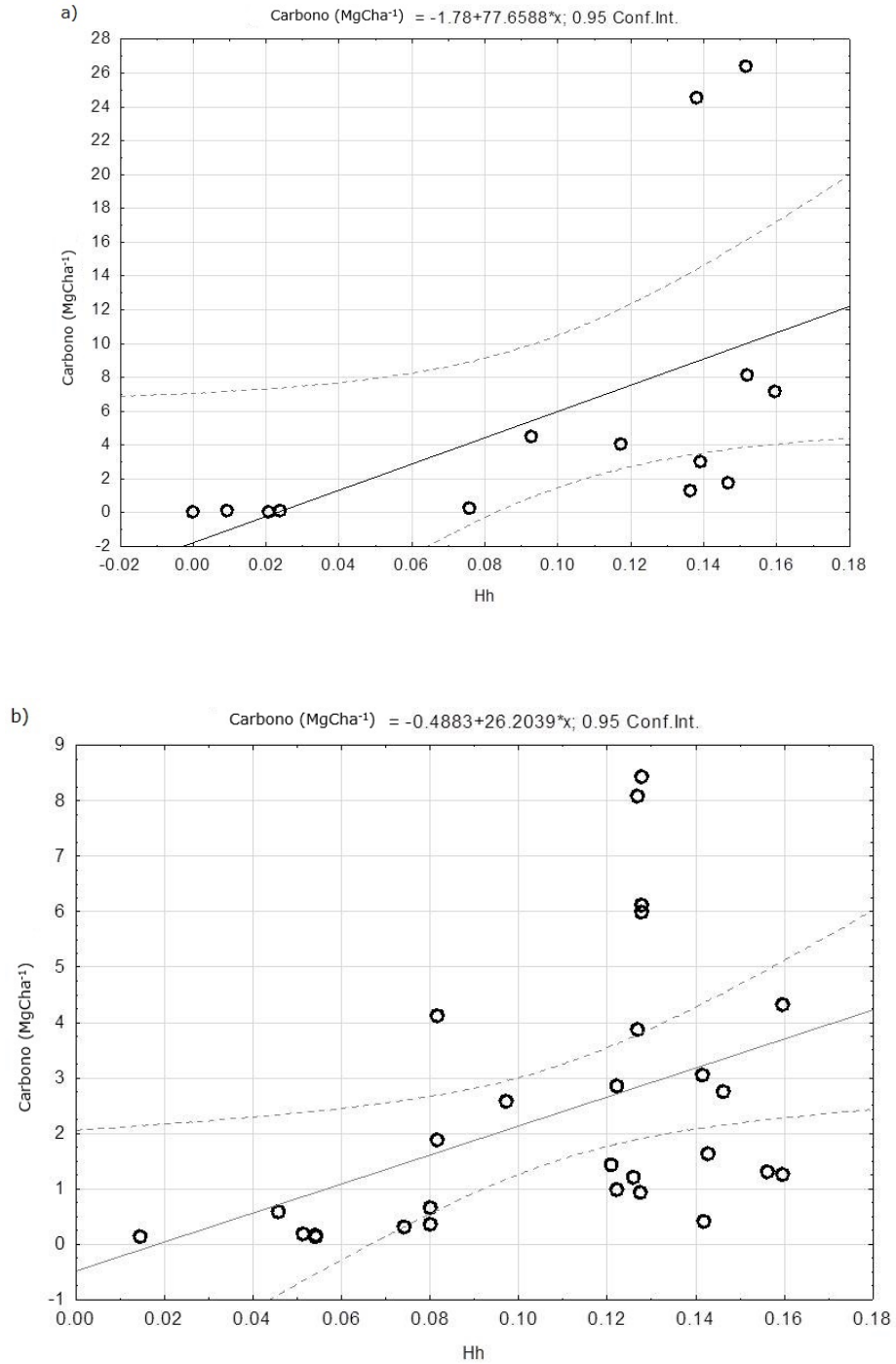


Figura 4. Relación entre el carbono almacenado y la diversidad estructural Hh (índice de diversidad por clases de altura) en las selvas inundables (SI – 4a) y en las selvas medianas subperennifolias (SMSP – 4b) en el Área Forestal Permanente del ejido Álvaro Obregón.

Conclusiones

La diversidad del Área Forestal Permanente en el ejido Álvaro Obregón permite concluir que las selvas subperennifolias, tanto las SI como las SMSP presentan buen estado de conservación, con procesos de regeneración vegetal apropiados para este tipo de selvas. Las características de riqueza, abundancia, área basal, biomasa y carbono muestran que las SMSP son las que mayor impacto tuvieron en relación con el aprovechamiento. Las SI y las SMSP mantienen buenas condiciones estructurales, de composición y carbono, semejantes a las de vegetación secundaria vieja (25 a 30 años); es decir, están en recuperación, después del período de aprovechamiento al que estuvieron sometidas.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los habitantes del ejido Álvaro Obregón por las facilidades brindadas para la realización de este estudio. A Manuel Arana Cua y Demetrio Álvarez Montejó por su apoyo en campo y en la identificación de especies. El estudio fue realizado con recursos del proyecto Monitoreo Adaptativo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul (Proyectos de Innovación Estratégica – FMCN) y de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

Ligia Guadalupe Esparza Olgúin: análisis de datos, elaboración del manuscrito en lo relativo al título, resumen, *abstract*, introducción, métodos, resultados, discusión y conclusiones, diseño de figuras y cuadros; Eduardo Martínez Romero: trabajo de campo, elaboración del manuscrito en lo relativo al *abstract*, métodos, resultados, discusión y conclusiones.

Referencias

Aryal D. R., B. H. J. de Jong, S. Ochoa-Gaona, L. Esparza-Olgúin and J. Mendoza-Vega. 2014. Carbon stocks and changes in tropical secondary forests of southern Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 195:220-230.

Aryal D.R., B. H. J. de Jong, J. Mendoza-Vega, S. Ochoa-Gaona and L. Esparza-Olgúin. 2017. Soil organic carbon stocks and soil respiration in tropical secondary forests in Southern Mexico. *In: Damien, D. J., C. Field, L. S. Morgan and A. B. McBratney. (eds.). Global Soil Security. Springer. Cham, Switzerland. pp. 153-165.*

Berenguer E., J. Ferreira, T. A. Gardner, L. E. Oliveira C. A., P. Barbosa C., C. E. Cerri, M. Durigan, R. C. de Oliveira Jr., I. C. Guimarães V. and J. Barlow. 2014. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forest. *Global Change Biology* 20:3713-3726.

Cairns M. A., I. Olmsted, J. Granados and J. Argaez. 2003. Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on Mexico's Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management* 186(1-3):125-132.

Carnevali F.-C., G., J. L. Tapia-Muñoz, R. Duno S. y I. Ramírez M. (eds). 2010. *Flora Ilustrada de la Península de Yucatán: Listado Florístico*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yuc., México. 328 p.

Cortés-Castelán, J. C. y G. A. Islebe. 2005. Influencia de factores ambientales en la distribución de especies arbóreas en las selvas del sureste de México. *Revista de Biología Tropical* 53:115-133.

Chave, J., C., Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, D. Eamus, H. Fölster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.-P. Lescure, B. W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riéra and T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forest. *Oecologia* 145:87-99.

Chave, J., H. C. Muller-Landau, T. R. Baker, T. A. Easdale, H. ter Steege and C. O. Webb. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6):2356-2367.

Chiquini H., W. A. 2016. Diversidad florística de la selva inundable de Calakmul. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche. Lerma Campeche, Camp., México. 60 p.

Chiquini-Heredia, W. A., L. Esparza-Olguín, Y. Peña-Ramírez, A. Maya-Martínez y E. Martínez-Romero. 2017. Estructura y diversidad en selva inundable al centro y sur de Calakmul. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 4(12):511-524.

Díaz G., J. R., O. Castillo A. y G. García G. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *Universidad y Ciencia* 18(35):11-28.

Eaton, J. M. and D. Lawrence. 2008. Loss of carbon sequestration potential after several decades of shifting cultivation in the Southern Yucatán. *Forest Ecology and Management* 258(6):949-958.

Fonseca, W., J. M. Rey B. and F. E. Alice. 2011. Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 262(8):1400-1408.

García G., G. y J. M. Pat F. 2000. Apropiación del espacio y colonización en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *Revista Mexicana del Caribe* 5(10):212-231.

García G., G, J. L. Palacio P. y M. A. Ortiz P. 2002. Reconocimiento geomorfológico e hidrográfico de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas* 48:7-23.

García-Licona J. B., L. Esparza-Olguín y E. Martínez-Romero. 2014. Estructura y composición de la vegetación leñosa de selvas en diferentes estadios sucesionales en el ejido El Carmen II, Calakmul, México. *Polibotánica* 38(1):1-26.

Gutiérrez-Báez C., P. Zamora-Crescencio y G. G. Cabrera-Mis. 2015. Estructura y composición florística de la selva mediana subperennifolia El Remate, Calkiní, Campeche, México. *Foresta Veracruzana* 18(2):1-12.

Herrera-Gloria, J. M. 2007. Estudio de Impacto Ambiental. Aprovechamiento Forestal en Selvas Tropicales, ejido Álvaro Obregón. <http://sinat.semarnat.gob.mx/dgiraDocs/documentos/camp/estudios/2007/04CA2007FD033.pdf> (10 de febrero de 2009).

Hughes, R. F., J. B. Kauffman and V. J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in humid tropical region of México. *Ecology* 80(6):1892-1907.

Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29(1):151-154.

Lawrence, D. and D. R. Foster. 2003. Chapter 5. Recovery of nutrient cycling and ecosystem properties following swidden cultivation: regional and stand-level constraints. *In*: Turner II, B. L., J. Geoghegan, D. R. Foster (eds.). *Integrated Land-Change Science and Tropical Deforestation in Southern Yucatán*. Final Frontiers, Oxford University Press. New York, NY, USA. pp. 81-104.

Lawrence, D., H. F. M. Vester, D. Pérez-Salicrup, J. R. Eastman, B. L. Turner II and J. Geoghegan. 2004. Integrated analysis of ecosystem interactions with land-use change: The Southern Yucatán peninsular region. *In*: Defries, R. S., G. P. Asner and R. A. Houghton (eds.). *Ecosystems and land use change*. American Geophysical Union. Washington DC, USA. pp. 277-292 p.

Lei, X., W. Wang and C. Peng. 2009. Relations hips between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forest in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 39(10):1835-1847.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. Oxford, England. 264 p.

Maldonado-Sánchez, E. A., S. Ochoa-Gaona, R. Ramos-Reyes, M. A. Guadarrama-Olivera, N. González-Valdivia y B. H. J. de Jong. 2016. La selva inundable de canacoite en Tabasco, México, una comunidad vegetal amenazada. *Acta Botánica Mexicana* 115: 75-101.

Márdero, S., E. Nickl, B. Schmook, L. Schneider, J. Rogan, Z. Christman y D. Lawrence. 2012. Sequías en el sur de la península de Yucatán: análisis de la variabilidad anual y estacional de la precipitación. *Investigaciones Geográficas* 78:19-33.

Martínez, E., M. Sousa S. y C. H. Ramos Á. 2001. *Listados Florísticos de México, XXII. Región de Calakmul, Campeche*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 57 p.

Martínez, E. y C. Galindo L. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71:7-32.

Martínez R., E. 2010. Factores de impacto directos e indirectos que determinaron el proceso complejo de la deforestación a nivel ejidal, en la región de Calakmul, Campeche, durante el período 1976-2008. Tesis de doctorado. Facultad

Latinoamericana de Ciencias Sociales (FLACSO). Sede Académica México. México, D.F., México. 296 p.

Martínez-Sánchez, J. L. 2016. Comparación de la diversidad estructural de una selva alta perennifolia y una mediana subperennifolia en Tabasco, México. *Madera y Bosques* 22(2):29-40.

Palacio A., A. G., R. Noriega T. y P. Zamora C. 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como "bajos inundables". El caso del Área Natural Protegida Balamkín, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 49:57-73.

Read, L. and D. Lawrence. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications* 13(1):85-97.

Santamaria R., S. L. 2014. Aboveground biomass and carbon stock of a medium stature semi-evergreen tropical forest in the Intensive Carbon Monitoring Site of Calakmul-Campeche, Mexico. Thesis of Master of Science. Technische Universität Dresden. The Faculty of Environmental Science, Institute of International Forestry and Forest Products. Dresden, Germany. 47 p.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. 2010. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. México, D.F., México. 78 p.

The Plant List. 2013. The Plant List. <http://www.theplantlist.org/> (20 de junio de 2017).

Tropicos. 2013. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org/> (20 de junio de 2017).

Tun-Dzul, F. J., H. Vester, R. Durán G. and B. Schmook. 2008. Estructura arbórea y variabilidad temporal de los "bajos inundables" de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica* 25:69-90.

Urquiza-Haas, T., P. M. Dolman and C. A. Peres. 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: Effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 247(1-3): 80-90.

Vázquez N., I., D. López P., H. E. Montalvo U., C. A. Méndez S. y O. Castillo A. 2010. Estructura y composición florística de vegetación inundable en la División Académica de Ciencias Biológicas, Villahermosa, Tabasco. *Kuxulkab' Revista de Divulgación* 17(31):21-30.

Vester, H. F., D. Lawrence, J. R. Eastman, B. L. Turner II, S. Calmé, R. Dickson, C. Pozo and F. Sangermano. 2007. Land change in the southern Yucatán and Calakmul biosphere reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications* 17(4):989-1003.

Wang, W., X. Lei, Z. Ma, D. D. Kneeshaw and C. Peng. 2011. Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in spruce-dominated forest stands in New Brunswick, Canada. *Forest Science* 57(6):506-515.

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

Zamora-Crescencio, P., C. Gutiérrez-Báez, W. J. Folan, M. R. Domínguez-Carrasco, P. Villegas, G. Cabrera-Mis, C. M. Castro-Angulo y J. C. Carballo. 2012. La vegetación leñosa del sitio arqueológico de Oxpemul, municipio de Calakmul, Campeche, México. *Polibotánica* 33: 131-150.

Zanne, A. E., G. López-González, D. A. Coomes, J. Ilic, S. Jansen, S. L. Lewis, J. Chave. 2009. Global Wood Density Database. Dryad Identifier. <http://hdl.handle.net/1025/dryad.235> (12 de julio de 2017).