



ARQUITECTURA ARBÓREA Y DESARROLLO DEL BOSQUE DE *Guaiacum sanctum* L. EN BALAM-KIN, CAMPECHE, MÉXICO

ARBOREAL ARCHITECTURE AND DEVELOPMENT OF *Guaiacum sanctum* L. IN BALAM-KIN, CAMPECHE, MEXICO

Gustavo Enrique Mendoza- Arroyo¹; Angélica Navarro-Martínez²; Susana Ochoa-Gaona³; Hans van der Wal³

¹ Instituto Tecnológico de Chiná, Campeche. Calle 11 s/n, Chiná, Campeche. C. P. 24520
Correo-e: gustavoema@yahoo.com.mx.

² El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal. Av. Centenario km 5.5. C. P. 77014, Chetumal, Quintana Roo.
Correo-e: manava@ecosur.mx (*Autor para correspondencia).

³ El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Villahermosa. Carretera Villahermosa-Reforma km 15.5, Ranchería El Guineo, Sección II, Villahermosa, Tabasco. C. P. 86280

RESUMEN

Guaiacum sanctum (guayacán) es representativa de los bosques tropicales secos. Debido a las características de su madera, ha sido extraída de su hábitat natural por alrededor de 100 años. En la actualidad es considerada en peligro de extinción, por lo que está protegida y enlistada en el Apéndice II de CITES. No obstante su importancia, la información existente sobre esta especie aún es escasa. En Balam-kin, dentro de la región de Calakmul, Campeche, se protegen importantes poblaciones de *G. sanctum*, en donde por su abundancia constituye formaciones denominadas bosques de guayacán. Con la finalidad de ampliar el conocimiento ecológico de dichos bosques y entender su dinámica, en la selva baja subcaducifolia de Balam-kin se realizó un análisis arquitectónico de la vegetación, mediante el establecimiento sistemático de 40 parcelas, y dentro de cada parcela con guayacán, un transecto. Las eco-unidades en agradación y biostasis ocuparon la mayor superficie (86 %). En la biostasis, las especies típicas fueron *G. sanctum* y *Thouinia paucidentata*; mientras que la agradación es dominada por *Gymnopodium floribundum*. *G. sanctum* fue registrado en los tres estados arquitectónicos. El entendimiento del desarrollo del bosque permitió elaborar un escenario hipotético de la dinámica posterior al aprovechamiento. Es necesario integrar información del mosaico de eco-unidades dentro del bosque, como herramienta útil para la toma de decisiones en cuanto a las prácticas de aprovechamiento y manejo.

Recibido: 22 de noviembre, 2010
Aceptado: 14 de enero, 2011
doi: 10.5154/r.rchscfa.2010.11.114
<http://www.chapingo.mx/revistas>

PALABRAS CLAVE: Bosque tropical seco, eco-unidades, explotación forestal, guayacán, regeneración.

ABSTRACT

Guaiacum sanctum (guayacan) is a characteristic species of dry tropical forests. Owing to the properties of its wood, it has been harvested from its natural habitat for more than 100 years. At present, it is considered to be at risk of extinction and is protected by its listing in Appendix II of CITES. In spite of its economic importance, existing information about this species is limited. In Balam-kin, within the Calakmul region of Campeche, *G. sanctum* is protected where it occurs at high abundances in patches known as guayacan forests. In order to broaden our knowledge of the ecology and dynamics of the forests where this species occurs, an architectural analysis of the vegetation was conducted in low height semi-deciduous tropical forests of Balam-kin. We established 40 systematically located plots, and where *G. sanctum* occurred vegetation was sampled along transects within these plots, one per plot. The majority of the area was occupied by eco-units in phases of aggradation and biostasis. Typical species found in the biostasis eco-units included *G. sanctum* and *Thouinia paucidentata*, while the aggradation phase was dominated by *Gymnopodium floribundum*. *G. sanctum* was found in all architectural phases. Our understanding of forest development allowed us to elaborate a hypothetical model of post-harvesting forest dynamics. Information about the mosaic of eco-units within a forest offers a useful tool that should be incorporated in decision-making related to harvesting and forest management.

KEY WORDS: Eco-units, guayacan, logging, regeneration, tropical dry forest.

INTRODUCCIÓN

En Balam-kin, Campeche, existen importantes poblaciones de *Guaiacum sanctum* L. (guayacán). Dicha especie forma agrupaciones casi monoespecíficas (Martínez y Galindo-Leal, 2002; Palacio-Aponte *et al.*, 2002), y por su abundancia estos bosques se denominan como bosques de guayacán (*sensu* Martínez y Galindo-Leal, 2002). Es importante la conservación de estos bosques por la presencia de acantáceas endémicas (Galindo-Leal *et al.*, 2000; Martínez y Galindo-Leal, 2002), además de que son susceptibles al fuego y al saqueo, ya que la madera de *G. sanctum* es altamente cotizada en el mercado internacional, lo que pone en riesgo la continuidad de la especie y del bosque (Martínez y Galindo-Leal, 2002).

La composición florística de la región de Calakmul, en donde se encuentra Balam-kin, ha sido descrita por Martínez y Galindo-Leal (2002); sin embargo, no se ha estudiado el desarrollo de los árboles y del bosque de guayacán de acuerdo con el concepto de arquitectura, el cual involucra: a) el patrón de desarrollo y crecimiento de los árboles (Hallé *et al.*, 1978) y b) la dinámica de las eco-unidades (Oldeman, 1983). Con la descripción arquitectónica es posible realizar un análisis cualitativo y repetido de la historia de disturbio de un bosque (Clark *et al.*, 1993), y así evaluar el estado de conservación de fragmentos de bosques (Engel, 1993).

Una eco-unidad es la unidad fundamental de regeneración del bosque; su desarrollo y crecimiento es determinado por un grupo de árboles (Oldeman, 1990). De acuerdo con este autor, el desarrollo de la eco-unidad consta de las siguientes fases: innovación o inicial, caracterizada por el proceso de regeneración; agradación, la más dinámica y tipificada por la construcción de la estructura vertical; biostasis o fase madura, identificada por la alta reproducción vegetal y diversificación de la fauna, y degradación, propiciada por la pérdida de la capacidad productiva (Oldeman, 1983; 1989; 1990). Usando los mismos conceptos de Oldeman (1990), Vester (1997) incorporó a la clasificación la fase de transición en los bosques de la Amazonía Colombiana, describiéndola como el área de bosque formada por árboles usualmente tolerantes a la sombra, los cuales han sido cubiertos por las copas de otros de mayor altura, y donde algunos tienen el potencial para formar un nuevo dosel superior. Esta fase también se ha reconocido en bosques de la península de Yucatán (Weterings *et al.*, 2008).

El reconocimiento de cada fase de la eco-unidad se basa en la determinación del desarrollo arquitectónico de los componentes arbóreos y la posición de éstos con respecto al dosel que de acuerdo a Halle *et al.* (1978) y Oldeman (1983, 1990), son: árboles del futuro, presente y pasado. Los árboles del futuro son árboles juveniles con plena capacidad para expandir y desarrollar sus copas; los del

INTRODUCTION

In Balam-kin, Campeche, there are important populations of *Guaiacum sanctum* L. (guayacan). This species forms groupings that are almost monospecific (Martínez and Galindo-Leal, 2002; Palacio-Aponte *et al.*, 2002), and due to its abundance, these forests are known as guayacan forests (*sensu* Martínez and Galindo-Leal, 2002). The conservation of these forests is important due to the presence of endemic acantaceae (Galindo-Leal *et al.*, 2000; Martínez and Galindo-Leal, 2002), as well as being susceptible to fire and illegal logging, given that the wood of *G. sanctum* is highly valued in the international market, which puts at risk the continuity of the species and of the forest (Martínez and Galindo-Leal, 2002).

The floristic composition of the Calakmul region, where Balam-kin is located, has been described by Martínez and Galindo-Leal (2002); however, no studies have been made of the development of the trees and guayacan forest according to the concept of architecture, which involves a) the development and growth pattern of the trees (Hallé *et al.*, 1978) and b) the dynamic of the eco-units (Oldeman, 1983). With the architectonic description it is possible to make a qualitative and repeated analysis of the history of the disturbance of a forest (Clark *et al.*, 1993), and thus evaluate the state of conservation of forest fragments (Engel, 1993).

An eco-unit is the fundamental unit of forest regeneration, its development and growth is determined by a group of trees (Oldeman, 1990). According to this author, the development of the eco-unit consists of the following phases: innovation or initial phase, characterized by the regeneration process; aggradation, the most dynamic and typified by the construction of the vertical structure, biostasis or mature phase, identified by the high plant reproduction and diversification of the fauna; and degradation, propitiated by the loss of the productive capacity (Oldeman, 1983; 1989; 1990). Using the same concepts as Oldeman (1990), Vester (1997) incorporated the classification of the transition phase in the forests of the Colombian Amazon, describing it as the area of forest formed by trees that are usually tolerant to shade, which have been covered by the crowns of higher trees, and where some have the potential of forming a new top canopy. This phase has also been recognized in forests of the Yucatán peninsula (Weterings *et al.*, 2008).

The recognition of each phase of the eco-unit is based on the determination of the architectural development of the tree components and their position with respect to the canopy, which according to Halle *et al.* (1978) and Oldeman (1983, 1990) are trees of the future, present and past. The trees of the future are young trees with full capacity for expanding and developing their crowns, those of the present are adult trees, with crowns that have reached

presente son árboles adultos, con copas que han alcanzado su máxima expansión o desarrollo, con reiteraciones arbóreas y arbustivas vigorosas y abundantes, y los del pasado son árboles viejos, sin potencial de desarrollo, caracterizados por copas debilitadas, fracturadas o dañadas, con abundantes reiteraciones herbáceas (Hallé *et al.*, 1978; Oldeman, 1990). De este modo, la organización geométrica de las partes de un árbol y la disposición de los árboles dentro de un bosque, se conoce como arquitectura (Oldeman, 1983).

El entendimiento de la arquitectura del bosque y el potencial de crecimiento de los árboles permiten anticipar un escenario hipotético de cómo será la dinámica posterior a algún evento de disturbio, por lo que es necesario integrar información arquitectónica del mosaico de eco-unidades dentro del bosque, como herramienta útil en la toma de decisiones para el manejo y conservación forestal. Con este marco conceptual, el presente estudio propone ampliar el conocimiento ecológico de la selva baja subcaducifolia denominada bosque de guayacán en Balam-kin, Campeche y entender su dinámica mediante el análisis arquitectónico de los árboles y del bosque.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Balam-kin se localiza entre los 18° 50' y 19° 10' de latitud norte y los 89° 40' y 90° 10' de longitud oeste, en el estado de Campeche (SECOL, 1999; Figura 1). A partir de 1999, se constituye como área natural protegida estatal con una superficie de 110,990 hectáreas. En 1940, dicha superficie fue la Segunda Ampliación Forestal del ejido Dzibalchén, municipio de Hopelchén, en la cual se realizaron aprovechamientos de especies maderables, particularmente *G. sanctum*, hasta el año 2004 (SECOL, 1999).

El estudio se realizó en la selva baja subcaducifolia en la que *G. sanctum* forma el denominado bosque de guayacán (*sensu* Martínez y Galindo-Leal, 2002). El clima predominante es $Aw_0(w)$: cálido subhúmedo con lluvias en verano; la precipitación promedio anual varía entre los 1000 y 1200 mm, la temperatura promedio varía entre los 26 y 28 °C (INEGI, 1998).

Mapas de eco-unidades y arquitectura de los árboles. En un área de diez hectáreas, correspondiente a dos áreas de extracción de guayacán, se establecieron sistemáticamente 40 parcelas circulares de 500 m² (Figura 1), de las que se elaboraron mapas de eco-unidades dibujando a escala en un plano de proyección horizontal el perímetro del área ocupada por cada eco-unidad. El reconocimiento de cada eco-unidad, de acuerdo con la propuesta de Oldeman (1983, 1990), se basó en la determinación del desarrollo arquitectónico de los árboles, como fue descrito en la introducción en potenciales o del futuro, del presente y del pasado. Un dosel conformado

their maximum expansion and development with vigorous and abundant arboreal and abustive reiterations, and those of the past are old trees, without development potential, characterized by weakened, fractured or damaged crowns, with abundant herbaceous reiterations (Halle *et al.*, 1978; Oldeman, 1990). Thus, the geometric organization of the parts of a tree and the disposition of the trees within a forest is known as architecture (Oldeman, 1983).

The understanding of the forest architecture and the growth potential of the trees makes it possible to anticipate a hypothetical scenario of what the later dynamic will be to some event of disturbance, thus it is necessary to integrate architectural information of the mosaic of eco-units within the forest, as a useful tool in decision making for forest management and conservation. With this conceptual framework, the present study proposes to broaden the ecological knowledge of the low semi-deciduous forest, known as the guayacan forest, in Balam-kin, Campeche, and to understand its dynamic through the architectural analysis of the trees and the forest.

MATERIALS AND METHODS

Study area. Balam-kin is located between 18° 50' and 19° 10' latitude north, and 89° 40' and 90° 10' longitude west, in the state of Campeche (SECOL, 1999; Figure 1). Since 1999, it is constituted as a state protected natural area with a surface of 110,990 hectares. In 1940, this surface was the Second Forest Amplification of the Dzibalchén ejido, municipality of Hopelchén, in which logging of lumber species was carried out, particularly of *G. sanctum*, until 2004 (SECOL, 1999).

The study was carried out in the low semi-deciduous forest in which *G. sanctum* forms the so-called guayacan forest (*sensu* Martínez and Galindo-Leal, 2002). The predominant climate is $Aw_0(w)$: warm sub-humid climate with rains in summer; average annual rainfall varies from 1000 to 1200 mm, the average temperature fluctuates between 26 and 28 °C (INEGI, 1998).

Maps of eco-units and tree architecture. In an area of ten hectares, corresponding to two areas of extraction of guayacan, 40 circular plots of 500 m² were systematically established (Figure 1), of which maps of eco-units were made, drawing to scale in a horizontal projection plane of the perimeter of the area occupied by each eco-unit. The recognition (reconnaissance) (survey) of each eco-unit, according to the proposal of Oldeman (1983, 1990), was based on the determination of the architectural development of the trees, as was described in the introduction in potential or of the future, present and past. A canopy comprised of trees of the present indicates the biostasis phase; from it the other phases were delimited. Due to the difficult field survey of the transition phase, at the moment of analysis these units were included along with those of aggradation.

por árboles del presente indica la fase de biostasis; a partir de ésta se delimitaron las fases restantes. Debido al difícil reconocimiento en campo de la fase de transición, al momento del análisis se incluyó a estas unidades junto con las de agradación.

En 31 eco-unidades donde se registró *G. sanctum* se estableció un transecto de entre 8 a 16 m de longitud, dependiendo del tamaño de la eco-unidad. En cada transecto se dibujaron a escala los árboles, según el método de Oldeman (1979), para distinguir su desarrollo arquitectónico. La altura total y de fuste se midió mediante el uso de una barra telescópica y se emplearon para la representación gráfica de los árboles; el DAP fue obtenido mediante el uso de una cinta diamétrica. Además, se dibujaron los planos de proyección mediante la medición de la copa en cuatro direcciones tomando en cuenta los puntos más extremos. Para la identificación de los

In 31 eco-units where *G. sanctum* was registered, a transect was established of 8 to 16 m length, depending on the size of the eco-unit. In each transect the trees were drawn to scale, according to the method of Oldeman (1979), to distinguish their architectural development. The total height and of the stem was measured using a telescopic pole and were used for the graphic representation of the trees; the BHD was obtained using a diametric tape. In addition, the projection maps were drawn by measuring the crown in four directions, taking into account the most extreme points. For the identification of the trees, we had the aid of a guide who was familiar with the vegetation of the region, along with the knowledge of the investigators. In the case that a tree was not recognized, a botanical sample was collected, which was identified by specialists of the Universidad Autónoma de Campeche. In the case that a species had not been identified by its scientific name, the term of the morpho-species was assigned (concept of

CUADRO 1. Atributos estructurales de las especies más abundantes en el bosque de guayacán en Balam-Kin, Campeche. Los datos se presentan según clases diamétricas. D = Densidad, AB = Área Basal

TABLE 1. Structural attributes of the most abundant species in the guayacan forest in Balam-kin, Campeche. The data appear according to diametric classes. D = Density, BA = Basal area.

< 10 cm de dap	D Ind.·ha ⁻¹	AB m ² ·ha ⁻¹	> 10 cm de dap	D Ind.·ha ⁻¹	AB m ² ·ha ⁻¹
<i>Guaiaacum sanctum</i>	130.0	0.030	<i>Guaiaacum sanctum</i>	166.0	0.28
<i>Gymnopodium floribundum</i>	90.0	0.039	<i>Thouinia paucidentata</i>	44.0	0.22
<i>Lonchocarpus xuul</i>	55.0	0.031	<i>Bursera simaruba</i>	21.5	0.57
<i>Sebastiana adenophora</i>	42.5	0.039	<i>Lonchocarpus xuul</i>	21.5	0.20
<i>Croton</i> sp	37.5	0.016	<i>Spondias mombin</i>	18.5	0.66
<i>Neea tenuis</i>	32.5	0.019	<i>Gymnopodium floribundum</i>	17.5	0.13
<i>Thouinia paucidentata</i>	30.0	0.047	<i>Talissia olivaeformis</i>	12.5	0.41
<i>Eugenia buxifolia</i>	25.0	0.022	<i>Caesalpinia mollis</i>	11.0	0.38
<i>Krugiodendrum ferreum</i>	17.5	0.043	<i>Krugiodendrum ferreum</i>	10.0	0.15
<i>Neea choriophylla</i>	15.0	0.022	<i>Acacia collinsii</i>	10.0	0.17

CUADRO 2. Superficie (m²) ocupada por cada una de las eco-unidades en el bosque de guayacán en Balam-Kin, Campeche*.

TABLE 2. Surface (m²) occupied by each one of the eco-units in the guayacan forest in Balam-kin, Campeche*.

	Fases de desarrollo del bosque (eco-unidades)			
	Innovación	Agradación**	Biostasis	Degradación
Área (m ²)***	1,017	11,115	5,987	1,880
Porcentaje de área	5 %	56 %	30 %	9 %
Amplitud de área muestreada (m ²)	11.4 – 225	31.2 – 500	23.7 – 468	18.7 – 425
Núm. de eco-unidades	15	40	47	19

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

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

*** Suma de las secciones de área de cada eco-unidad.

*Information obtained from the maps of the eco-units (n = 40)

**The eco-units of aggradation and transition are included.

***Sum of the sections of the area of each eco-unit.

árboles se empleó a un guía conocedor de la vegetación de la región, a la vez que fue basada en el conocimiento propio de los investigadores; en el caso de que un árbol no fuera reconocido, se colectó una muestra botánica, la cual fue identificada por especialistas de la Universidad de Autónoma de Campeche. En el caso de que una especie no haya sido identificada con su nombre científico, se asignó el término de morfoespecie (concepto de especie basado solamente en las características morfológicas de los individuos, sin considerar ningún otro factor biológico). Para el cálculo del área basal se usó la fórmula: $AB = 0.7854 \cdot (DAP)^2$; ésta sólo fue usada para contar con información sobre la estructura del bosque.

Los mapas de eco-unidades, transectos, planos de proyección de copas de los árboles y cálculo de superficies de eco-unidades se realizaron con el software Canvas versión X para Windows (acd Systems, 2008). Con esta información se generó un modelo arquitectónico sobre el desarrollo del guayacán a través del desarrollo del bosque.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Eco-unidades y estado de conservación del bosque

El bosque estudiado presenta un área basal de 25.86 m²·ha⁻¹ y una densidad de 1,199 ind.·ha⁻¹ con DAP ≥ 3 cm, siendo *G. sanctum* L. la especie más abundante (166 ind.·ha⁻¹; Figura 1), seguida por *Thouinia paucidentata* Radlk. (44 ind.·ha⁻¹) y *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Lonchocarpus xuul* Lundell (21.50 ind.·ha⁻¹; Cuadro1).

La mayor superficie es ocupada por eco-unidades en fase de agradación (56 % del área total), seguida por la fase de biostasis (30 % del área total; Cuadro 2). En estas eco-unidades *G. sanctum* fue un elemento arbóreo conformador en los estados arquitectónicos: futuro y presente (Cuadro 3). En las eco-unidades en agradación, la altura del arbolado varió entre los 6 y 15 m y se observan discontinuidades en el dosel debido a la presencia de árboles con copas dañadas, inclinados por la acción del viento o bien muertos en pie (Figura 1A). Estas eco-unidades están formadas por un estrato arbóreo constituido por individuos del futuro y del presente (Cuadro 3) y se definen por tres grupos de especies: 1) especies de etapas típicas de edades tempranas y asociadas a disturbios, como son: *Croton* sp., *Gynopodium floribundum* Rolfe (Figuras 1B-1D) y *L. xuul*; 2) especies presentes en etapas tempranas y avanzadas como *Brosimum alicastrum* Sw. y *B. simaruba* (Figura 1C) y 3) especies predominantes de bosque maduros, como son: *G. sanctum* (Figuras 1A-1D), *T. paucidentata* (Figura 1A y 1D) y *Neea choriophylla* Donn. Sm. (Figura 1B).

En las eco-unidades en biostasis el arbolado alcanzó una altura promedio de 16 m (hasta 20 m); en

CUADRO 3. Estados de desarrollo arquitectónico de las especies más abundantes en el bosque de guayacán en Balam-Kin, Campeche.

TABLE 3. Stages of architectural development of the most abundant species in the guayacan forest in Balam-kin, Campeche.

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

species based only on the morphological characteristics of the individuals, without considering any other biological factor). For the calculation of the basal area, the following formula was used: $AB = 0.7854 \cdot (BHD)^2$, which was only used to have information of the structure of the forest.

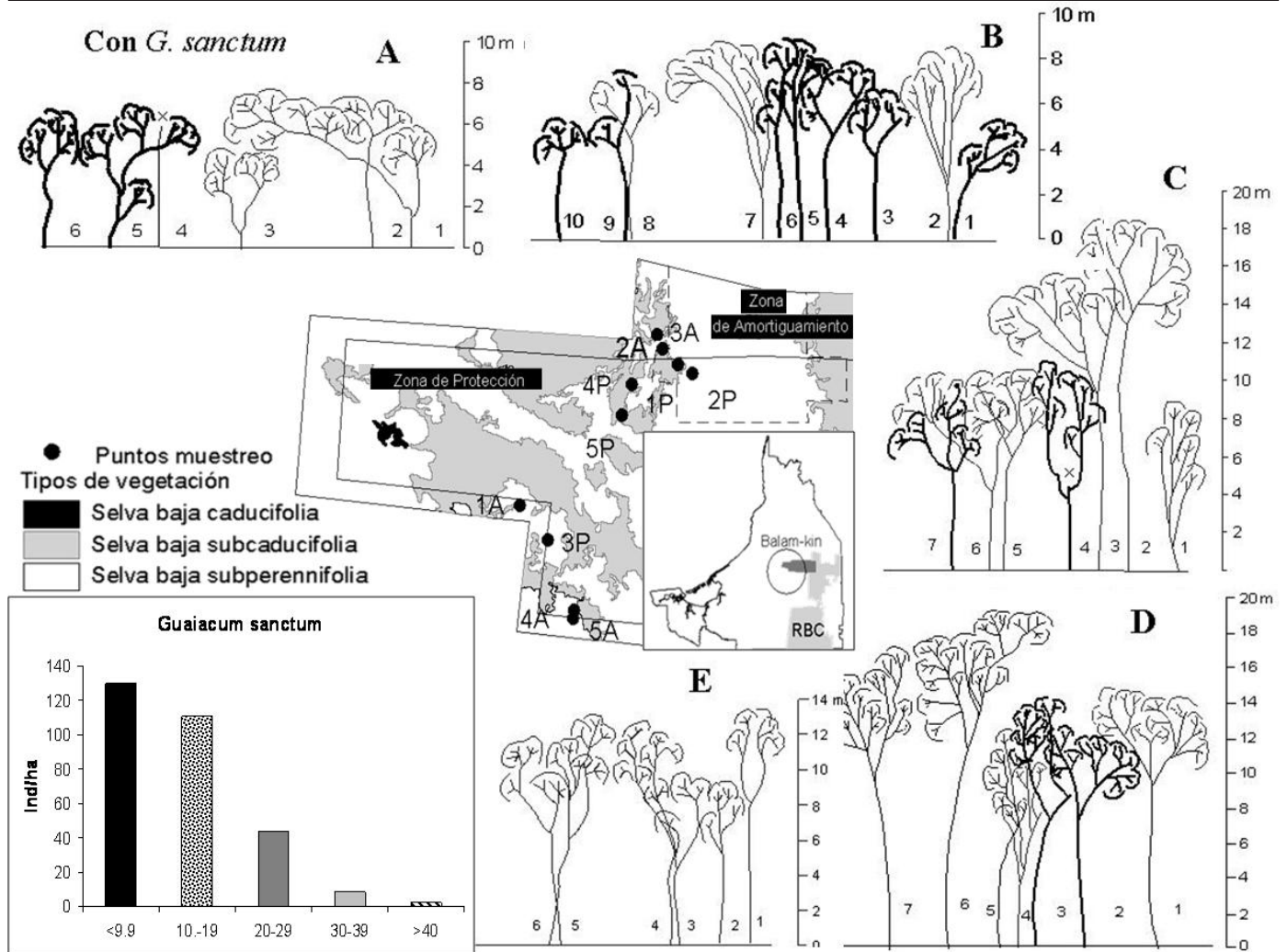


Figura 1. Al centro Reserva de Balam-kin se señalan las Zonas de Amortiguamiento (ZA) y Protección (ZP). Los números indican los sitios de muestreo. Línea continua demarca los límites entre ZA y ZP. Línea discontinua representa una superficie de 5,000 has con manejo forestal hasta el año 2004. RBC = Reserva de la Biosfera Calakmul Fuente: SECOL, 1999. Esquina inferior izquierda. Estructura poblacional de *Guaiacum sanctum*, clases de dap (cm). Diagrama del modelo propuesto para la dinámica de eco-unidades del bosque de guayacán. Eco-unidad de agradación (Figuras 1A-1D), Eco-unidad de biostasis (Figura 1E). Árboles dibujados en líneas gruesas corresponden a *Guaiacum sanctum*. Figura 1A. *sakbacalakan* = 1 y 3; *Thouinia paucidentata* = 2; *Guaiacum sanctum* = 5 y 6. Figura 1B. *Gymnopodium floribundum* = 2 y 7; *Guaiacum sanctum* = 1, 3, 4, 5, 6, 9 y 10. *Neea choriophylla*=8. Figura 1C. *Amyris* sp.= 3 y 5; *Bursera simaruba* = 2; *Gliricidia sepium* = 6; *Guaiacum sanctum* = 4 y 7; *Gymnopodium floribundum* = 1. Figura 1D. *Astronium graveolens* = 1; *Guaiacum sanctum* = 2, 3 and 5; *Gymnopodium floribundum* = 4; *Platymiscium yucatanum* = 6; *Thouinia paucidentata* = 7. Figura 1E. *Acacia gaumeri* = 3; *Eugenia buxifolia* = 2; *Krugiodendron ferreum* = 1; *Talisia olivaeformis* = 5 y 6; *Vitex gaumeri* = 4.

Figure 1. The Buffer Zones (BZ) and Protection Zones (PZ) are indicated in the Balam-kin Reserve. Numbers indicate the sampling sites. Continuous line denotes the limits between BZ and PZ. The discontinuous line represents a surface of 5,000 has with forest management until 2004. RBC = Reserva de la Biosfera Calakmul. Source: SECOL, 1999. Lower left corner. Population structure of *Guaiacum sanctum*, classes of bhd (cm). Diagram of the model proposed for the dynamic of eco-units of the guayacan forest. Eco-unit of aggradation (Figures 1A-1D), Eco-unit of biostasis (Figure 1E). Trees drawn in thick lines correspond to *Guaiacum sanctum*. Figure 1A. *sakbacalakan* = 1 and 3; *Thouinia paucidentata* = 2; *Guaiacum sanctum* = 5 and 6. Figure 1B. *Gymnopodium floribundum* = 2 and 7; *Guaiacum sanctum* = 1, 3, 4, 5, 6, 9 and 10. *Neea choriophylla* = 8. Figure 1C. *Amyris* sp. = 3 and 5; *Bursera simaruba* = 2; *Gliricidia sepium* = 6; *Guaiacum sanctum* = 4 and 7; *Gymnopodium floribundum* = 1. Figure 1D. *Astronium graveolens* = 1; *Guaiacum sanctum* = 2, 3 and 5; *Gymnopodium floribundum* = 4; *Platymiscium yucatanum* = 6; *Thouinia paucidentata* = 7. Figure 1E. *Acacia gaumeri* = 3; *Eugenia buxifolia* = 2; *Krugiodendron ferreum* = 1; *Talisia olivaeformis* = 5 and 6; *Vitex gaumeri* = 4.

ellas se observa un dosel continuo con copas sin daños. Se caracterizan por un dosel dominado por especies del presente (Cuadro 3), que pertenecen a dos grupos: 1) especies típicas de fases intermedias como: *Acacia collinsii* Saff., *B. alicastrum*, *B. simaruba*, *Spondias mombin* L., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Thevetia gaumeri* Hemsl.

The maps of eco-units, transects, projection maps of the tree crowns and calculation of surfaces of eco-units were made with the software Canvas version X for Windows (acd Systems, 2008). With this information an architectural model was generated of the development of the guayacan through the development of the forest.

y *Vitex gaumeri* Greenm. y 2) especies típicas de fases tardías y predominantes de bosques maduros como: *Astronium graveolens* Jacq., *G. sanctum*, *Krugiodendrum ferrum* (Vahl) Urb., *Platimiscum yucatanum* Standl., *Talisia olivaeformis* (Kunth) Radlk. y *T. paucidentata*.

Debajo del dosel se encuentran algunos individuos del futuro de *G. sanctum*, *Acacia gaumeri* S.F. Blake, *Amyris* sp., *Croton lundellii* Standl., *Coccoloba acapulcensis* Standl., *Coccoloba* sp., *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Eugenia buxifolia* (Sw.) Willd., *Gliricidia sepium* Kunth ex Steud., *G. floribundum*, *Jatropha gaumeri* Greenm., *L. xuul*, *T. olivaeformis* y la morfoespecie (missilché).

El análisis arquitectónico y las evidencias (tocones y caminos de arrastre) sugieren una elevada intensidad de aprovechamiento forestal, hasta el año de 2004, lo que explica la dominancia de la eco-unidad de agradación (56 %). Lo anterior concuerda con lo obtenido para otros bosques de la península de Yucatán con historias similares de aprovechamiento forestal (Baltazar, 2001; Vester y Navarro, 2005; 2007; Weterings *et al.*, 2008). A pesar de las condiciones que prevalecen en el bosque, *G. sanctum* fue registrado como árbol del futuro, del presente y del pasado y una estructura poblacional diséntanea (distribución diamétrica en J invertida), lo que sugiere que la especie se está regenerando adecuadamente, como es señalado por Vester y Navarro (2007; Figura 1, esquina inferior izquierda). Es posible que *G. sanctum*, debido a su habilidad competitiva (Vester y Calme, 2003) y a su lento crecimiento (Wendelken y Martin, 1987), sea capaz de regenerarse bajo el dosel en las eco-unidades de agradación y biostasis generadas a partir de la extracción histórica de esta misma especie. Asimismo, es muy probable que las otras especies encontradas en estas fases (como *B. simaruba*) se regeneren en claros pequeños (< 100 m²) creados por el aprovechamiento de la eco-unidad en biostasis.

En los bosques estudiados por Kalacska (2005) fueron identificadas áreas reconocidas como bosques de edades avanzadas que pueden indicar "parches de suelo forestal que contienen individuos maduros" de *G. sanctum*, equivalentes a la eco-unidad en biostasis de Balam-kin. En este sentido, Weterings *et al.* (2008) mencionan que en la región de Calakmul las especies. *G. sanctum*, *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, *T. paucidentata* y *Esenbeckia pentaphylla* (Macfad.) Griseb., son típicas de "parches maduros". Reiteramos que es importante estudiar la ecología de estos bosques de acuerdo al desarrollo de las eco-unidades; en la innovación se puede estudiar el establecimiento de la regeneración de la especie. En el caso de las eco-unidades de agradación es importante estudiar los factores que afectan a la repoblación, y además tomar medidas que favorezcan el crecimiento del guayacán, por ejemplo, mediante reducción de la sombra que produce *B. simaruba*.

RESULTS AND DISCUSSION

Eco-units and state of conservation of the forest

The forest under study presents a basal area of 25.86 m²·ha⁻¹ and a density of 1,199 ind.·ha⁻¹ with BHD ≥ 3 cm, *G. sanctum* L. being the most abundant species (166 ind.·ha⁻¹; Figure 1), followed by *Thouinia paucidentata* Radlk. (44 ind.·ha⁻¹) and *Bursera simaruba* (L.) Sarg. And *Lonchocarpus xuul* Lundell (21.50 ind.·ha⁻¹; Table 1).

The largest surface is occupied by eco-units in aggradation phase (56 % of the total area), followed by the biostasis phase (30 %) of the total area; Table 2). In these eco-units *G. sanctum* was the conforming tree element in the architectural states of future and present (Table 3). In the eco-units in aggradation, the tree height varied between 6 and 15 m, and discontinuities are observed in the canopy due to the presence of trees with damaged crowns, inclined from the action of the wind, or standing dead (Figure 1A). These eco-units are formed by a tree layer comprised of individuals of the future and of the present (Table 3) and are defined by three groups of species: 1) species of typical stages of early ages and associated with disturbances, such as *Croton* sp., *Gynopodium floribundum* Rolfe (Figures 1B-1D) and *L. xuul*; 2) species present in early and advanced stages such as *Brosimum alicastrum* Sw. and *B. simaruba* (Figure 1C) and 3) predominant species of mature forest, such as *G. sanctum* (Figures 1A-1D), *T. paucidentata* (Figure 1A and 1D) and *Neea choriophylla* Donn. Sm. (Figure 1B).

In the eco-units in biostasis, the trees reached an average height of 16 m (up to 20 m); a continuous canopy is observed with undamaged crowns. They are characterized by a canopy dominated by species of the present (Table 3), that belong to two groups: 1) species typical of intermediate phases such as *Acacia collinsii* Saff., *B. alicastrum*, *B. simaruba*, *Spondias mombin* L., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Thevetia gaumeri* Hemsl. and *Vitex gaumeri* Greenm. and 2) species typical of late phases and predominant in mature forests such as: *Astronium graveolens* Jacq., *G. sanctum*, *Krugiodendrum ferrum* (Vahl) Urb., *Platimiscum yucatanum* Standl., *Talisia olivaeformis* (Kunth) Radlk. and *T. paucidentata*.

Beneath the canopy are some individuals of the future of *G. sanctum*, *Acacia gaumeri* S.F. Blake, *Amyris* sp., *Croton lundellii* Standl., *Coccoloba acapulcensis* Standl., *Coccoloba* sp., *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Eugenia buxifolia* (Sw.) Willd., *Gliricidia sepium* Kunth ex Steud., *G. floribundum*, *Jatropha gaumeri* Greenm., *L. xuul*, *T. olivaeformis* and the morphospecies (missilché).

The architectural analysis and the evidence (stumps and logging roads) suggest a high intensity of logging,

Dinámica de eco-unidades del bosque

Con base en el análisis de las eco-unidades y la arquitectura de los árboles, se propone un modelo de la dinámica del bosque de guayacán (Figura 1A-1E) en el que con la influencia de un disturbio antropógeno (como es la extracción forestal), el desarrollo del bosque puede ir en dos direcciones. Por un lado, si las condiciones de manejo forestal favorecen la regeneración del guayacán, el bosque resultante corresponderá a eco-unidades en biostasis con guayacán (Figuras 1A-1D), de otra manera en el bosque maduro no se observarán árboles de guayacán (Figura 1E). En el primer caso, el desarrollo hipotético tiene como punto de partida una eco-unidad en innovación en donde se observan evidencias de la extracción del guayacán, dejando árboles suprimidos y la presencia de individuos de guayacán en estado del futuro (de talla no comercial); pero con un alto potencial para crecer y desarrollar su copa bajo condiciones del dosel cerrado por el desarrollo de ramas laterales de los árboles en las cercanías (Figura 1A).

El desarrollo del bosque continúa con la regeneración de especies típicas de etapas tempranas o pioneras como *G. floribundum* y *B. simaruba*, las cuales en corto tiempo superan en altura a *G. sanctum* dejándolo en la parte baja del dosel (Figura 1B). Con el tiempo, *G. sanctum* registra incremento en el diámetro a la altura del pecho (dap), la altura y el desarrollo de su copa, ubicándose como un árbol en estado arquitectónico del presente y ocupando el dosel junto con especies como: *A. graveolens*, *P. yucatanium* y *T. paucidentata*, típicas de bosques maduros (Figura 1D). Bajo estas últimas condiciones probablemente se ha llevado a cabo el aprovechamiento del guayacán, conduciendo hacia una fase de innovación, al originar la apertura del dosel y favorecer la regeneración de especies de etapas tempranas o pioneras, como sucede en las eco-unidades de agradación.

Es necesario considerar que se integre información derivada de los mapas de eco-unidades, en los que se ilustre el mosaico del bosque, ya que estas herramientas muestran las áreas donde ocurren diferentes dinámicas de reemplazo o permanencia, y diferentes expresiones de la arquitectura arbórea, cualidades estructurales que pueden ser útiles durante la toma de decisiones sobre las técnicas de aprovechamiento y manejo más adecuadas para cada caso.

CONCLUSIONES

En Balam-kin, los bosques de guayacán se encuentran en una fase de maduración y son dominados por dicha especie, la cual fue encontrada tanto como árbol del futuro, del presente y del pasado, mostrando una estructura poblacional que sugiere una adecuada regeneración. El análisis arquitectónico de los árboles y el bosque permitió el entendimiento de su dinámica de crecimiento, así como

until 2004, which explains the dominance of the eco-unit of aggradation (56 %). The above agrees with what was obtained for other forests of the Yucatán peninsula with similar histories of forest use (Baltazar, 2001, Vester and Navarro, 2005; 2007; Weterings *et al.*, 2008). Despite the conditions that prevail in the forest, *G. sanctum* was registered as tree of the future, of the present and of the past and a disintegrated population structure (diametric distribution in inverted J), which suggests that the species is regenerating adequately, as pointed out by Vester and Navarro (2007; Figure 1, lower left corner). It is possible that *G. sanctum*, due to its competitive ability (Vester and Calme, 2003) and to its slow growth (Wendelken and Martin, 1987), is able to regenerate under the canopy in the eco-units of aggradation and biostasis generated from the historic extraction of this species. In addition, it is very likely that the other species found in these phases (such as *B. simaruba*) regenerate in small clearings (< 100 m²) created by the use of the eco-unit in biostasis.

In the forests studied by Kalacska (2005) areas recognized as advanced age forests were identified, which can indicate "patches of forest floor that contain mature individuals" of *G. sanctum*, equivalent to the eco-unit in biostasis of Balam-kin. In this sense, Weterings *et al.* (2008) mention that in the region of Calakmul the species *G. sanctum*, *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, *T. paucidentata* and *Esenbeckia pentaphylla* (Macfad.) Griseb., are typical of "mature patches". We reiterate that it is important to study the ecology of these forests according to the development of the eco-units, in the innovation it is possible to study the establishment of the regeneration of the species. In the case of the eco-units of aggradation, it is important to study the factors that affect repopulation, and to take the measures that favor the growth of the guayacan, for example, through the reduction of the shade produced by *B. simaruba*.

Dynamic of eco-units of the forest

Based on the analysis of the eco-units and the architecture of the trees, a model is proposed of the dynamic of the guayacan forest (Figure 1A-1E) in which with the influence of an anthropogenic disturbance (such as logging), the development of the forest can go in two directions. On one hand, if the forest management conditions favor the regeneration of the guayacan, the resulting forest will correspond to eco-units in biostasis with guayacan (Figures 1A-1D), otherwise in the mature forest no guayacan trees will be observed (Figure 1E). In the first case, the departure point of the hypothetical development is an eco-unit in innovation where evidence is observed of the extraction of guayacan, leaving suppressed trees and the presence of individuals of guayacan in the future state (of non-commercial size), but with a high potential for growth and development of its crown under conditions of the canopy being closed by the development of lateral branches of the surrounding trees (Figure 1A).

la generación de un modelo hipotético sobre el desarrollo del bosque después del aprovechamiento. Se sugiere integrar la información sobre el mosaico de eco-unidades dentro del bosque como una herramienta para la toma de decisiones en el manejo forestal.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Lisandro Cocom, Pedro Quej, Carlos Pavón e Hilario Ruiz por el apoyo en el campo. Al Dr. H.F.M. Vester, especialista en el tema de arquitectura arbórea y selvática, por sus importantes comentarios. También nuestro agradecimiento a tres revisores anónimos por sus sugerencias. El CONACYT otorgó una beca al primer autor para la realización de los estudios de maestría. El Colegio de la Frontera Sur otorgó una beca y brindó apoyo con infraestructura. A los revisores del manuscrito, por sus valiosos comentarios y aportaciones.

LITERATURA CITADA

- BALTAZAR-RAMÍREZ, J. O. 2001. Modelos arquitectónicos arbóreos en selva mediana subperennifolia secundaria y primaria, ejido X-Hazil Sur y anexos, Quintana Roo. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, 27 p.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; RICH, P. M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in Neotropical rain forest. *Biotropica* 25: 397-407.
- ENGEL, V. L. 1993. Silvigenese, dinâmica de fragmentos e a conservação de florestas tropicas. Ser. Tecn. 1:1-21
- GALINDO-LEAL, C.; FAY, J.; WEISS, S.; SANDLER, B. 2000. Conservation priorities in the greater Calakmul region, Mexico: correcting the consequences of a congenital illness. *Natural Areas Journal* 20: 376-380.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN R.; A. A.; TOMLINSON, P. 1978. Tropical trees and forest architectural analysis. Springer-Verlag. Berlín. 441 p.
- INEGI, 1998. Anuario Estadístico del Estado de Campeche. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Dirección Regional Sureste, México. 353 p.
- KALACSKA, M. E. R.; SÁNCHEZ-AZOFEITA, G. A.; CALVO-ALVARADO, J. C.; RIVARD, B.; Quesada, M. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three mesoamerican tropical dry forests. *Biotropica* 37(4): 486-496.
- 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.
- OLDEMAN, R. A. A. 1979. Scale-drawing and architectural analysis of vegetation: field guide for the research group. Institute of Ecology, Padjadjaran University, Bandung, Indonesia y Department of Silviculture, Agricultural University, Wageningen, Holanda. 61 p.
- OLDEMAN, R. A. A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvogenesis and diversity. En: Sutto, S. L., Withmore, T. C. y Chadwick, A.C. Eds. *Tropical rain forest: ecology and management*, Blackwell, Oxford, 139-150.
- OLDEMAN, R. A. A. 1989. Dynamics of tropical rain forest. En: Holand-Nielsen, L. B. Nielsen, J. C. y Bolsley, H. Eds. *Tropical*

The development of the forest will continue with the regeneration of species typical of early or pioneer stages such as *G. floribundum* and *B. simaruba*, which in a short time surpass the height of *G. sanctum*, leaving it in the lower part of the canopy (Figure 1B). In time, *G. sanctum* registers increment in the breast height diameter (bhd), height and the development of its crown, placing it as a tree in the architectural stage of the present and occupying the canopy along with species such as: *A. graveolens*, *P. yucatanium* and *T. paucidentata*, typical of mature forests (Figure 1D). Under these latter conditions harvesting of the guayacan has probably been carried out, leading to an innovation phase, by originating the aperture of the canopy and favoring the regeneration of species of early or pioneer stages, as occurs in the eco-units of aggradation.

It is necessary to consider that the integration of information derived from the maps of eco-units, which illustrate the mosaic of the forest, given that these tools show the areas where different dynamics of replacement or permanence occur, and different expressions of the arboreal architecture, structural qualities that can be useful during decision making of the most adequate techniques of harvesting and management for each case.

CONCLUSIONS

In Balam-kin, the guayacan forests are in a maturation phase and are dominated by this species, which was found as a tree of the future, present and past, exhibiting a population structure that suggests adequate regeneration. The architectural analysis of the trees and the forest permitted the understanding of its growth dynamic, as well as the generation of a hypothetical model of the development of the forest after harvesting. We suggest the integration of the information of the mosaic of eco-units within the forest as a tool for decision making in forest management.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Lisandro Cocom, Pedro Quej, Carlos Pavón and Hilario Ruiz for their support in the field. We would also like to thank Dr. H.F.M. Vester, specialist in the topic of arboreal and forest architecture, for his important commentaries. We are also grateful to the three anonymous revisers for their suggestions. CONACYT awarded a grant to the first author for the realization of the master's studies. The Colegio de la Frontera Sur awarded a grant and gave support with infrastructure. We also wish to thank the revisors of the manuscript for their valuable comments and contributions.

End of English Version

- Forest. Academia Press, Londres. 3-21.
- OLDEMAN, R. A. A. 1990. Forest: Elements of Silvology. Springer-Verlag, Berlin. 624 p.
- PALACIO-APONTE A. G.; NORIEGA, R.; ZAMORA, P. 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como „bajos inundables“. El caso del Área Natural Protegida Balam-kín, Campeche. Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía. 49: 57-73.
- SECOL. 1999. Estudio técnico de la segunda ampliación forestal del Ejido Dzibalchen, Campeche, para su declaratoria como Área Natural Protegida. Gobierno del Estado de Campeche. Secretaría de Ecología, México. 93 p.
- VESTER, H. F. M. 1997. The trees and the forest. The role of the tree architecture in canopy development: a case study in secondary forest (Araucaria, Colombia). Academic Proefschrift, University of Amsterdam, Holanda. 180 p.
- VESTER, H. F. M.; CALMÉ, S. 2003. Los ecosistemas terrestres de la península de Yucatán: estado actual de los paisajes, vegetación, flora y fauna. Colunga-García Marín, P. y Larqué Saavedra, A. (eds.) naturaleza y sociedad en el área Maya: pasado, presente y futuro. Academia Mexicana de Ciencias y Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán. pp 159-173.
- VESTER H., F. M.; NAVARRO-MARTÍNEZ, M. A. 2005. Ecological issues in community tropical forest management in Quintana Roo, Mexico. En: Bray D. B.; Merino Pérez L. y Barry D. Eds. The community forests of Mexico. Managing for sustainable landscapes. Texas University Press, Austin USA. pp. 183-213.
- VESTER, H. F. M.; NAVARRO-MARTÍNEZ, M. A. 2007. Fichas ecológicas de árboles maderables de Quintana Roo. Fondo Mixto de Fomento a la Investigación Científica y Tecnológica CONACYT- Gobierno del Estado de Quintana Roo, México. 139 p.
- WENDELKEN, P. N.; MARTÍN, R. F. 1987. Avian consumption of *Guaicum sanctum* fruit in the arid interior of Guatemala. Biotropica 19:116-121
- WETERINGS, M. J. A.; WETERINGS-SCHONCK, S. M.; VESTER, H. F. M.; CALMÉ S. 2008. Senescence of *Manilkara zapota* trees and implications for large frugivorous bird in the Southern Yucatan Peninsula, Mexico. Forest Ecology and Management. En prensa.