

DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE FRANJAS DE ÁRBOLES EN UNA MATRIZ AGRÍCOLA (TOLCHÉS) EN RELACIÓN CON LA INTENSIDAD DE USO FORESTAL EN YAXCABÁ, YUCATÁN

DIVERSITY AND STRUCTURE OF TREE STRIPS IN AN AGRICULTURAL MATRIX (TOLCHÉS) IN RELATION TO THE FOREST USE INTENSITY IN YAXCABÁ, YUCATÁN

DIANA M. CORTES-SOSA^{1*}, SAMUEL I. LEVY-TACHER¹, NEPTALÍ RAMÍREZ MARCIAL¹,
 DARÍO A. NAVARRETE GUTIÉRREZ² Y PERLA VICTORIA RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ¹

¹ Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

² Laboratorio de Información Geográfica y Estadística, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

*Autora para correspondencia: kiximtik@gmail.com

Resumen

Antecedentes: Los tolchés son franjas de árboles dentro del paisaje agrícola yucateco; proporcionan varios servicios ecosistémicos, incluyendo el suministro de material leñoso.

Preguntas e hipótesis: ¿Existen diferencias en la estructura de la vegetación leñosa de los tolchés a lo largo de la distancia al pueblo y la intensidad de uso? La hipótesis es que los atributos estructurales de la vegetación de los tolchés son afectados negativamente por la intensidad del uso del bosque, que disminuye de los márgenes del poblado, al área agrícola, hasta llegar a la vegetación madura.

Descripción de datos: Se evaluaron los atributos estructurales de tolchés y vegetación madura (VM), se realizó una rarefacción para estandarizar el esfuerzo de muestreo, un modelo lineal univariante seguido de pruebas *a posteriori*.

Sitio y años de estudio: El estudio se realizó en tolchés y VM de Yaxcabá, Yucatán, de febrero a julio de 2019.

Métodos: Se establecieron 44 unidades de muestreo (UM): 36 UM se ubicaron en tolchés, de 3 grupos diferenciados por su distancia al poblado y 8 UM se ubicaron en VM. Se registraron los individuos leñosos > 2.5 cm de DAP y se evaluaron las diferencias de los valores estructurales de ambas condiciones.

Resultados: La diversidad de los tolchés fueron significativamente superiores a la alcanzada por la VM, relacionada a la distancia al poblado.

Conclusiones: Se determinó la influencia de un patrón de aprovechamiento basado en la distancia al poblado. Niveles intermedios de aprovechamiento favorecen la riqueza y diversidad de los tolchés.

Palabras clave: Aprovechamiento, conservación, diversidad, manejo tradicional.

Abstract

Background: Tolchés are tree strips within agricultural matrix in Yucatan; they provide ecosystem services, including woody material supply.

Questions and Hypotheses: Are there differences in the structure of the woody vegetation of the tolchés throughout the distance of the town and intensity of use? We hypothesize that structural attributes of the tolchés are negatively affected by the intensity of forest use that is decreasing, from the margins of the town to the agricultural area, until reaching the mature vegetation.

Data description: The structural attributes of tolchés and mature vegetation (VM) were evaluated, a rarefaction analysis was performed to standardize the sampling effort, and a univariate linear model followed by ex post tests were used.

Site and years of study: The study was carried out in tolchés and VM of Yaxcabá, Yucatán, from February to July 2019.

Methods: 42 sampling units (MUs) were established: 32 MUs were located in tolchés, from 3 groups differentiated by their distance from the town and 8 MUs were located in VM. All woody individuals > 2.5 cm dbh were recorded and the differences in the structural values both conditions were evaluated.

Results: The diversity of the tolchés were significantly higher than that achieved by the VM related to the distance to the town.

Conclusions: The influence of a harvesting pattern based on the distance to the town was determined. Intermediate levels of use favor the wealth and diversity of the tolchés.

Key words: Conservation, diversity, exploitation, traditional management.

La Península de Yucatán se distingue por contar con la superficie de selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia más grande en el continente americano (Bray *et al.* 2004, Urquiza-Haas *et al.* 2007, Ellis *et al.* 2020). La Península de Yucatán contiene una vasta riqueza de especies de plantas y animales con una alta proporción de mamíferos, aves y especies forestales endémicas; que proveen una amplia gama de servicios ecosistémicos (Sosa *et al.* 1985, Durán García *et al.* 2000, Arellano-Rodríguez *et al.* 2003). La gran mayoría de las especies leñosas de esta región tienen la capacidad de regenerarse vegetativamente (Del Tredici 2001, Poorter *et al.* 2010) como respuesta a la presencia de suelos someros, clima seco y fuego durante las prácticas agrícolas de roza-tumba y quema (rtq) (Levy Tacher & Aguirre Rivera 2000, Clarke *et al.* 2013). De esta forma, ante la prevalencia de quemados frecuentes y extendidos es difícil suponer la presencia de vegetación primaria en la región (Miranda 1958). Sin embargo, son comunes las áreas de vegetación secundaria con baja perturbación (vegetación madura), en ranchos privados, áreas naturales protegidas y reservas comunales (Levy-Tacher *et al.* 2019, Ellis *et al.* 2020).

La presencia y predominio de litosoles en la mayor parte del territorio de la península (Levy Tacher 1990, Ramirez-Jaramillo *et al.* 2018), condicionan la persistencia del sistema de roza-tumba-quema, debido a la dificultad técnica para su roturación mecanizada. Este sistema, consiste en la alternancia de uso y barbecho (descanso) de la tierra. Largos períodos de descanso en la roza-tumba-quema permiten la recuperación de la vegetación secundaria y la reposición de la fertilidad de los suelos (Barrera *et al.* 1977, Hernández-X 1988, Levy Tacher 1990, Hernández-X *et al.* 1995, Levy Tacher & Aguirre Rivera 2000). Durante el barbecho se realizan aprovechamientos forestales y de fauna silvestre. El resto de las actividades que complementan al sistema de roza-tumba-quema son la ganadería de traspato, el huerto o solar, la apicultura y la venta de mano de obra (Levy Tacher & Aguirre Rivera 2000).

La base de toda la producción agrícola y forestal se encuentra en las características estructurales de la vegetación secundaria, las cuales dependen de la edad de la vegetación, la intensidad y la duración del disturbio que la generó (Chazdon *et al.* 2007). De esta forma, el capital biológico de las actividades productivas se mantiene en función del tiempo de barbecho permitido. De dicho capital depende el rendimiento agrícola y forestal (Illsley 1984, Levy Tacher & Aguirre Rivera 2000). A nivel de paisaje, el aprovechamiento agropecuario milenario de es-

tas selvas ha ocasionado un mosaico de fases sucesionales (Miranda & Hernández-X 1963, Chiappy & Gama 2004, Fraga & Arias 2015). Posiblemente, estas actividades favorecieron en la Península de Yucatán, la profusión de las especies leñosas adaptadas a propagarse vegetativamente y las tolerantes al fuego (Miranda & Hernández-X 1963, Barrera *et al.* 1977, Rico-Gray 1992). Cabe destacar que una alta proporción de estas especies leñosas (95 %) tienen algún tipo de aprovechamiento (Levy Tacher & Aguirre Rivera 2000, Levy Tacher *et al.* 2002, Nigh & Diemont 2013). En algunos casos estas especies son dominantes dentro de la estructura de la vegetación (Levy-Tacher & Aguirre Rivera 2005, Nigh & Diemont 2013).

Actualmente el deterioro progresivo de las tierras y la biota de uso comunal representa el principal problema ambiental de la Península de Yucatán el cual se agudiza en los ejidos en más del 50 % de su superficie (Ellis *et al.* 2020). Estudios en la región y en otras partes del mundo (Ellis *et al.* 2017a, Rojas *et al.* 2019, Walker *et al.* 2020), relacionan los patrones de deterioro de las selvas con la expansión de la frontera agrícola, ganadera y urbana, donde el crecimiento de los poblados transforma el ambiente a su alrededor. En este sentido, el manejo forestal en las selvas mexicanas ha tenido un impacto importante en la repoblación natural, en los atributos estructurales de la vegetación y en particular, en la composición de sus especies (Tadeo-Noble *et al.* 2019). En la forma tradicional de aprovechamiento forestal se ha reconocido un patrón singular, en donde se observa que la abundancia de los recursos maderables depende en gran medida de su cercanía a los poblados. De esta manera, es posible reconocer distintos aprovechamientos en relación con la distancia de las comunidades campesinas donde se encuentran estos recursos (Tadeo-Noble *et al.* 2019, Rodríguez-Sánchez *et al.* 2020).

Dentro de este contexto, es posible reconocer la existencia de casos exitosos de conservación de la naturaleza vinculados al aprovechamiento persistente de la misma, como sucede en el conocimiento ecológico tradicional de los pueblos indígenas mayas (Gadgil *et al.* 1993, Berkes *et al.* 2000, Toledo 2001, Levy Tacher & Duncan Golicher 2004, Diemont *et al.* 2006, Levy-Tacher *et al.* 2019). Este es el caso de las reservas forestales comunitarias mayas dentro de las que destacan las reservas forestales mantenidas en los fundos legales y el *kaláantbi k'aax* (del maya *kaláant* = cuidar y *k'aax* = monte). En estos esquemas de manejo tradicional está prohibida la práctica de la roza-tumba-quema para el aprovechamiento agrícola o pecuario. Sin embargo, se realiza el aprovechamiento forestal

para leña o material para construcción. Estas reservas se encuentran conformadas por franjas de vegetación madura de hasta 2 km de ancho que circundan muchos poblados mayas al interior de los ejidos, por lo que se presentan como la fuente más cercana para el suministro de diversos bienes ambientales ([Rodríguez-Sánchez et al. 2019](#), [Levy-Tacher et al. 2019](#)).

Los tolchés (del maya *che'* que significa árbol o selva y *tol* que hace referencia a una línea en una superficie plana), son franjas de vegetación arbórea de aproximadamente 20 m de ancho. Estas reservas han sido establecidas por los habitantes de la región tanto para delimitar como para proteger las milpas, potreros, cenotes y caminos. Su establecimiento implica diferentes actividades de manejo bajo gestión comunitaria ([Remmers & De Koeijer 1992](#), [Richards 1997](#), [Cob-Uicab et al. 2003](#), [Ellis & Porter-Bolland 2007](#), [Brown 2007](#)). La variedad de servicios y materiales que estas reservas generan son la razón por la que los pobladores las han conservado. Los tolchés a la orilla de los caminos son fuente de leña, materiales para construcción, proporcionan sombra y lugares de descanso para las personas en tránsito. Además, mantienen otros servicios ambientales como la provisión de néctar y polen para la apicultura (*Apis mellifera* y *Melipona quadrifasciata*) ([Ellis et al. 2017b](#), [Levy-Tacher et al. 2012](#)) y su relevancia ecológica radica en la contribución para la repoblación de acahuales (hubchés) debido a que mantienen la diversidad y composición de la vegetación en los ejidos mayas ([Remmers & De Koeijer 1992](#), [Ellis & Porter-Bolland 2007](#), [Levy-Tacher et al. 2019](#)). Estas reservas proporcionan micro-climas y micro-nichos que facilitan el desplazamiento de la fauna asociada ([Remmers & De Koeijer 1992](#), [Bolivar-Cimé et al. 2015](#)). De esta manera podrían estar funcionando como conectores entre relictos de vegetación dentro de una matriz agrícola manteniendo un alto grado de conectividad del paisaje.

Las RFCM representan estrategias que podrían coadyuvar en el desarrollo de un modelo de conservación alternativo basado en la restauración, el manejo y el aprovechamiento forestal comunitario ([Levy-Tacher et al. 2019](#)). Sin embargo, a pesar de la existencia de trabajos descriptivos ([Remmers & De Koeijer 1992](#), [Cob-Uicab et al. 2003](#)), existe un vacío de conocimiento respecto a la estructura, composición y aprovechamiento forestal en los tolchés. Por esta razón, el presente estudio planteó evaluar los atributos estructurales de la vegetación de los tolchés en la localidad de Yaxcabá, un ejido de la zona milpera-maicera de Yucatán con RFCM con poca evidencia de uso. Proponemos evaluar las diferencias estructurales y de di-

versidad de la vegetación de los tolchés, en relación con la distancia de acceso e intensidad de aprovechamiento, que va desde los márgenes del poblado, pasando por el área agrícola hasta llegar a los márgenes del ejido donde existen ranchos o propiedades privadas con vegetación madura. En este trabajo hemos tomado a la vegetación madura como un referente ecológico de la selva mediana subcaducifolia en la región, donde el aprovechamiento forestal es mínimo. A partir del conocimiento detallado de la utilidad ecológica de los tolchés, será posible en un futuro formalizar un modelo de conectividad ecológica que derive de los fundos legales y *kaláantbi k'aax*. Este modelo pretende fortalecer la conectividad entre las mismas reservas forestales comunitarias mayas (tolchés, fundos legales y *kaláantbi k'aax*), como entre las áreas naturales protegidas que se encuentran en la región.

Materiales y métodos

Área de estudio. La comunidad de Yaxcabá, se ubica en la cabecera del municipio con el mismo nombre, que se localiza en el centro del estado de Yucatán entre las coordenadas 20° 12' y 20° 46' N y 88° 34' y 89° 02' O, aproximadamente a 115 km al sureste de Mérida, a una altitud promedio de 28 m snm. ([INEGI 2015](#)). Esta localidad pertenece a los municipios que componen el corazón de la zona milpera ([Villanueva 1990](#)) en donde varias de las comunidades, entre ellas Yaxcabá, cuentan con Reservas Forestales Comunitarias Mayas (fundo legal, *kaláantbi k'aax* y tolchés) ([Levy-Tacher et al. 2019](#), [Rodríguez-Sánchez et al. 2019](#), [2020](#)).

El relieve que predomina en la Península de Yucatán le confiere al suelo de Yaxcabá ondulaciones altas y bajas, que definen propiedades diferenciadas bajo una clasificación maya ([León-Arteta 1991](#)). Los suelos ubicados en las partes altas son conocidos como “altillos” o *ho'-l-lu'-um* (clasificación Maya), estos suelos se caracterizan por ser delgados y pedregosos (litosoles). Las partes más bajas son denominadas *kan-Cab* (clasificación maya), suelos fértiles de textura arcillosa y granulada (luvisoles) apropiados para la agricultura ([Miranda 1958](#), [Robles-Ramos 1959](#)). En cuanto a la hidrología local, no existen corrientes superficiales, pero sí subterráneas que dan forma a los cenotes y aguadas. El clima de la localidad es cálido subhúmedo, con lluvias en verano ($Aw_1(x)$) y vientos dominantes provenientes del sureste ([INEGI 2008](#)).

Con respecto al tipo de vegetación que hay en la zona, existen porciones clasificadas como selva mediana que comparten características estructurales y fisonómicas

entre la selva caducifolia y subcaducifolia (Miranda & Hernández-X 1963, Pennington & Sarukhán 2005, Durán & Méndez 2010). Dentro de las especies características de estas selvas se encuentran: *Lonchocarpus yucatanensis* Pittier, *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Vitex gaudieri* Greenm. como las más abundantes y frecuentes, así como *Coccoloba barbadensis* Jacq., *Croton reflexifolius* Kunth, *Swartzia cubensis* (Britton & P. Wilson) Standl., *Diospyros tetrasperma* Sw. y *Gymnopodium floribundum* Rolfe. La presencia y densidad de estas especies difiere en relación a la estacionalidad del clima. Para el caso particular de la localidad de Yaxcabá, estudios previos han clasificado a la vegetación como selva mediana subcaducifolia (Levy-Tacher et al. 2019, Rodríguez-Sánchez et al. 2019). A pesar de que en la actualidad dicha composición de especies se encuentra alterada por el aprovechamiento agropecuario de las selvas en gran parte de su extensión, es posible encontrar remanentes de vegetación conservada a las orillas de Yaxcabá, en el FL, tolchés y en algunas propiedades privadas (Illsley 1984, Rodríguez-Sánchez et al. 2019).

A pesar del declive de las actividades agropecuarias en la región, causada por la migración para la venta de mano de obra foránea (e.g., Mérida, Cancún), en la localidad se mantienen diversas actividades productivas. Las principales actividades son la milpa, el huerto familiar, la ganadería de traspato y extensiva, la apicultura, así como el aprovechamiento forestal tradicional y de fauna silvestre (Fraga & Arias 2015). Los principales productos agrícolas para auto-abasto y comercio son el maíz, frijol, calabaza, sandía, chile, jícama, además de la producción de carne (vacunos, cerdos, aves de corral) y miel. Aunque Yaxcabá es una comunidad campesina mestiza, el 70 % de su población es maya parlante (INEGI 2015).

Estructura de la vegetación leñosa de los tolchés. La elección de los sitios de muestreo de la vegetación de tolchés fue a través de un muestreo preferencial o selectivo basado en el reconocimiento mediante imágenes de satélite y recorridos de campo. Se evaluaron los sitios con cobertura forestal usando transectos de hasta 7 km de longitud, que partieron del centro del poblado hasta el límite del ejido. Estos transectos fueron establecidos en tres de los cuatro caminos principales de la comunidad de Yaxcabá (denominados San José, Canakom y Tixcal), según los permisos de accesos que se lograron en la localidad. Cada camino se dividió en tres secciones donde se localizaron los tolchés. Tomando en cuenta la

distancia con respecto al centro del pueblo los tolchés se agruparon de la siguiente manera: 1. “Cercanos” (< 2 km), 2. “Intermedios” (2 -4 km) y 3. “Lejanos” (> 4 km). Dentro de cada sección en cada uno de los caminos, se establecieron cuatro unidades de muestreo de 400 m² (20 × 20 m cada una) dentro de los tolchés (36 UM). Para la evaluación de la vegetación madura, se tomó en cuenta información generada por Rodríguez-Sánchez et al. (2019) obtenida en cuatro unidades de muestreo de dos ranchos ubicados al N y SE de Yaxcabá (San Lorenzo y Supich) y en cada uno de estos ranchos se evaluaron otras cuatro unidades de muestreo adicionales (N = 8). La vegetación madura se localizó en la sección 4. “Distante” (> 8 km) y se establecieron solo ocho unidades de muestreo debido a la restricción de acceso a otras propiedades privadas. De esta forma, se definieron un total de cuatro grupos clasificados por distancia con un total de 44 unidades de muestreo (Figura 1). La elección de las unidades de muestreo consideró la edad de la vegetación (calculada según el tamaño de los fustes de los árboles y el historial de uso de suelo conocido por el guía local), el relieve del suelo predominante en los tolchés (la gran mayoría ubicados en *kankab* o planadas) y que el área tuviera una superficie mínima de 900 m². Dentro de cada unidad de muestreo, se registraron los individuos leñosos > 2.5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), que hace referencia al grosor mínimo de aprovechamiento forestal (bajareque) según los pobladores. Se obtuvo la densidad forestal y el área basal (AB), que se calculó a partir de las medidas del diámetro del fuste (Newton 2007).

Composición de la vegetación leñosa. La identificación botánica en campo se llevó a cabo a partir de los nombres mayas conocidos por los guías locales y posteriormente se hicieron referencias cruzadas con la lista de especies de Rodríguez-Sánchez et al. (2019), Durán García et al. (2000), Levy Tacher (1990), Sosa et al. (1985) y bases de datos del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), disponible en línea. Con los datos obtenidos se elaboró una lista de especies de la nomenclatura botánica estandarizada mediante la consulta en The Plant List, base taxonómica de plantas vasculares auspiciada por los Royal Botanic Gardens (Reino Unido) y el Missouri Botanical Garden (EUA), basada en el sistema de clasificación APG IV (Rodríguez-Sánchez et al. 2020). Para cada una de las especies se determinó el Índice de Valor de Importancia (IVI) a partir de la estimación del valor absoluto y relativo de la abundancia, y la dominancia en términos de área basal y frecuencia (Newton 2007).

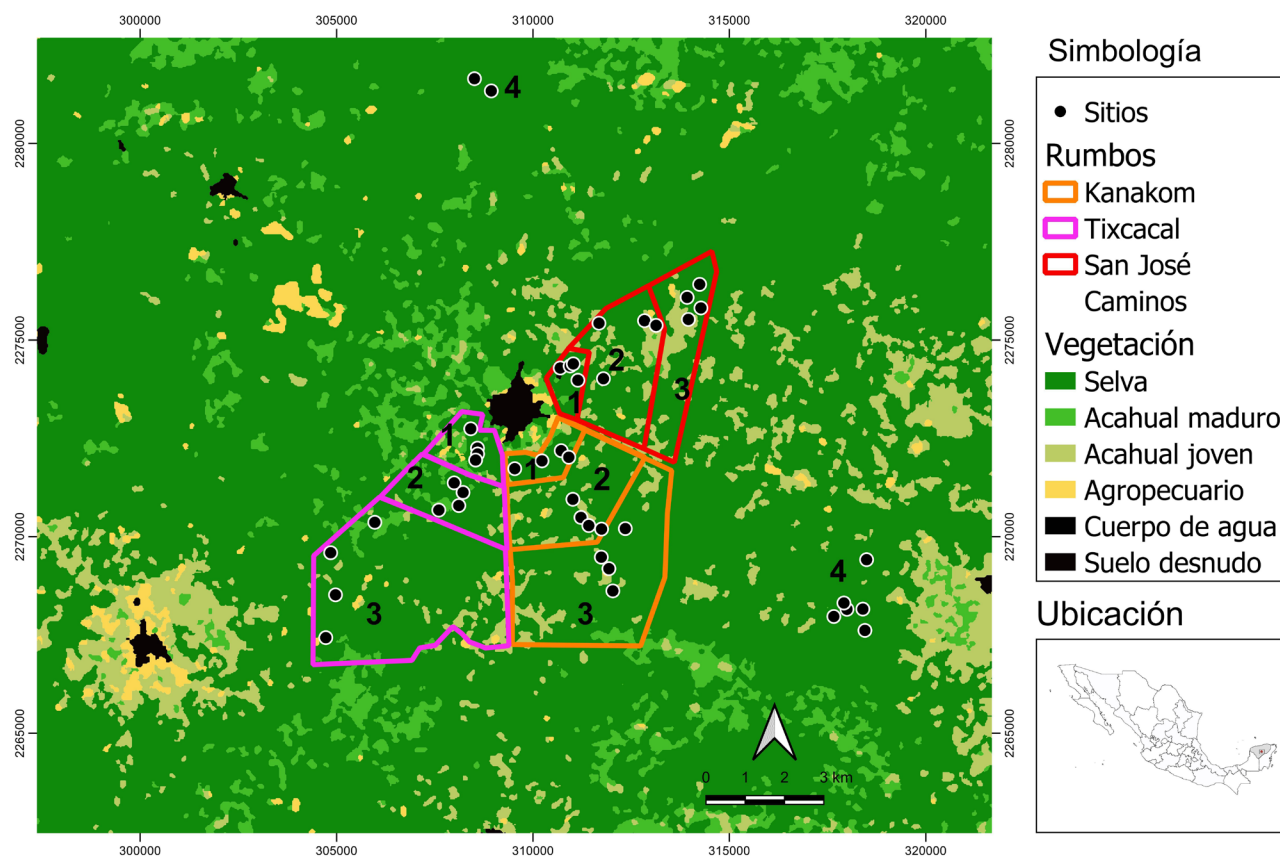


Figura 1. Mapa de la ubicación de las unidades de muestreo en el ejido de Yaxcabá, Yucatán. En los polígonos se muestra la clasificación por distancia de los tolchés al centro del poblado: 1: Grupo “Cercanos”, 2: Grupo “Intermedios”, 3: Grupo “Lejanos” y 4: Vegetación madura (VM) “Distante”.

Especies endémicas y en categorías de riesgo. Se reconoció la categoría de riesgo de las especies y se identificaron endemismos locales y regionales en función del rango de distribución de cada especie (Ibarra-Manríquez *et al.* 1995), las categorías de riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-2010 (SEMARNAT 2010) y la Lista Roja de la Unión Internacional para Conservación de la Naturaleza (IUCN 2019).

Riqueza y diversidad de especies leñosas. Para cada unidad de muestreo, se obtuvo la riqueza de especies y la densidad de individuos. Con estos valores se calculó la diversidad local (alfa) (número de especies promedio por categoría de distancia) y regional (gamma) (número de especies total por categoría de distancia), así como la tasa de recambio (beta) (número de especies por región, entre el promedio de las diversidades locales) (Whittaker 1960, Moreno *et al.* 2011, Gardener 2014). Para comparar el número de especies entre los grupos de tolchés y la vegetación madura se utilizaron curvas de rarefacción

(interpolación/extrapolación) con base en los números de Hill, o número efectivo de especies (qD). Esta medida se considera adecuada para la comparación de dos comunidades y consiste en el uso de las abundancias relativas para determinar la influencia que pueden tener las especies raras, comunes y dominantes en la medida de la diversidad (0D , 1D y 2D). De esta forma la diversidad del orden $q = 0$ es equivalente a la riqueza de especies (insensible a la abundancia de especies), $q = 1$ indica el número de especies efectivas, medida de las especies con un peso proporcional a sus abundancias (equivalente al exponencial de Shannon) y $q = 2$ indica la dominancia de especies comunes y abundantes (equivalente al inverso del índice de Simpson; Whittaker 1960, Hill 1973, Moreno *et al.* 2011). Estos datos fueron procesados en la plataforma iNEXT (Chao *et al.* 2014, Hsieh *et al.* 2016) habilitada para el ambiente de programación R (R Development Core Team 2019).

Análisis estadísticos. Se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM por sus siglas en inglés) para evaluar las

diferencias por condición de distancia y trayecto en los atributos estructurales de la vegetación. De esta forma se evaluó la densidad, AB, riqueza y diversidad de la vegetación entre los grupos de tolchés y la vegetación madura. Se aplicaron pruebas *a posteriori* para las variables en las que hubo diferencias de medias con el método de Tukey; todos los análisis se realizaron en el programa SPSS v10.0. Se realizaron interpolaciones para generar curvas de abundancia-diversidad y evaluar las diferencias entre las condiciones de distancia, así como para definir la eficiencia del muestreo (Hill 1973). Estos análisis se obtuvieron también mediante la plataforma iNEXT antes mencionada, donde la estimación de la cobertura de la muestra se realizó con intervalos de confianza del 95 %.

Resultados

Composición de la flora leñosa de los tolchés. Se muestrearon un total de 10,576 individuos leñosos en 1.44 ha, correspondientes a 90 especies pertenecientes a 61 géneros y 29 familias. De ellas, 66 (73.3 %) fueron determinadas hasta especie, siete (8 %) a nivel de género y una (1.1 %) se determinó a nivel de familia. Del resto, 16 (18 %) especies se reconocieron por su morfotipo y nombre maya. Las familias más representadas fueron Fabaceae (21 especies, 23.3 %), Rubiaceae (ocho especies, 8.8 %), Myrtaceae y Polygonaceae (con cuatro especies cada una, 4.4 %). Las familias con mayor densidad absoluta de individuos fueron Polygonaceae (2,939), Fabaceae (1,962), Burseraceae (1,094), Ebenaceae (794), Rubiaceae (772) y Myrtaceae (619). De los individuos registrados en los tolchés, 77 % pertenecen a estas seis familias. El género más representado fue *Eugenia* con cuatro especies; y *Acacia*, *Caesalpinia* y *Diospyros* con tres especies cada uno. Para los tolchés, *G. floribundum* (Polygonaceae) y *B. simaruba* (Burseraceae) son las especies más abundantes con 1,975 y 1,094 individuos respectivamente; además de ser especies presentes en todas las unidades de muestreo junto a *Caesalpinia gaumeri* (Fabaceae) y *Guettarda elliptica* (Rubiaceae) que representan el 4.4 % de las especies. El 27.7 % de las especies se presentaron en al menos la mitad del muestreo (> 18 UM). El 17.7 % de las especies se presentó en por lo menos 20 % del muestreo (> 7 UM) y el 50 % restante en menos del 16 % del muestreo (< 6 UM).

Composición de la flora leñosa de la VM. En las ocho UM de VM (0.32 ha) se registraron 2,190 individuos, correspondientes a 56 especies, 43 géneros y 24 familias. Del

total de especies, 44 (78.5 %) fueron determinadas hasta especie y cinco (8.9 %) a nivel de género. Del resto de las especies, seis (10.7 %) se reconocieron por su morfotipo y nombre maya. Las familias más representadas fueron Fabaceae (21 especies, 37.5 %), Rubiaceae (8 especies, 14.2 %) y Myrtaceae (4 especies, 7 %). Las familias con mayor densidad de individuos fueron Fabaceae (531 individuos), Myrtaceae (460 individuos), Polygonaceae (451 individuos) y Ebenaceae (172 individuos). De los individuos registrados para el muestreo en vegetación madura, el 74 % pertenecen a estas cuatro familias. El género más representado fue *Eugenia* con cuatro especies, *Diospyros* con tres especies y *Guettarda* con dos especies. Para VM *Eugenia* sp. (Myrtaceae) fue la especie más abundante con 325 individuos, junto con *G. floribundum* (214 individuos) y *Piscidia piscipula* (142 individuos). Estas tres especies representan el 5 % de las especies y se encontraron en las ocho unidades de muestreo de la vegetación madura. El 41 % de las especies se encontró en cuatro o más unidades de muestreo. El 29 % de las especies se encontró en dos unidades de muestreo y el 25 % restante de las especies se encontró en solo una unidad de muestreo.

Especies endémicas y en categorías de riesgo. Se registraron 13 especies endémicas presentes en los tolchés: 11 endémicas regionales para la provincia biótica de la Península de Yucatán (PY) y dos endémicas locales de la PY (Material suplementario, Tabla S1). Especies como *Handroanthus chrysanthus*, *Krugiodendron ferreum* y *Chiococca alba* fueron incluidas dentro de la categoría de amenazada (A) según la NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT 2010). También, se encontró a *Senegalia gaumeri* catalogada bajo riesgo/amenazada, *Chloroleucon mangense*, *Diphyssa carthagenensis*, *Lonchocarpus rugosus* en categoría bajo riesgo/poco amenazada y *Vitex gaumeri* se registró como una especie en peligro (EN); según la IUCN (2019). En VM se registraron las mismas especies endémicas con excepción de *C. alba* (Tabla S1).

Índice de valor de importancia. El índice de valor de importancia destacó tres especies en los tres grupos de tolchés por su presencia (frecuencia) en la totalidad de las unidades de muestreo, así como por su alta densidad y AB: *B. simaruba* (Burseraceae) (IVI = G1: 11.0, G2: 16.6, G3: 6.2), *G. floribundum* (Polygonaceae) (IVI = G1: 17.2, G2: 12.9, G3: 5.7) y *P. piscipula* (Fabaceae) (IVI = G1: 3.7, G2: 5.8, G3: 3.5). *Neomillspaughia emarginata* (Polygonaceae), *L. latisiliquum* (Fabaceae), *C. gaumeri* y *Caesalpinia yucatanensis* (Fabaceae) tuvieron valores diferentes

Tabla 1. Índice de valor de importancia en las especies, agrupadas según los grupos de tolchés por distancia (G1: “ceranos”, G2: “intermedios” y G3: “lejanos”) y la VM (G4: “distantes”) de Yaxcabá, Yucatán. En negritas se señala el orden de importancia de cada especie por grupo.

Familia	Especie	Nombre Común	G1		G2		G3		G4	
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Chakah	11.0	2	16.6	1	6.2	1	6.3	3
Polygonaceae	<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	Ts'iy's'ilche'	17.2	1	12.9	2	5.7	2	2.2	
Fabaceae	<i>Caesalpinia gaumeri</i> Greenm.	Kitimche'	7.6	3	5.0	4	3.0	5	5.8	4
Fabaceae	<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	Sak ja'abin	3.7		5.8	3	3.5	3	9.5	1
Polygonaceae	<i>Neomillspaughia emarginata</i> (H. Gross) S.F. Blake	Tsaytsa'	7.5	4	2.8		3.3	4	1.3	
Fabaceae	<i>Senna racemosa</i> (Mill.) H.S. Irwin & Barneby	Kan ja'abin	0.5		0.8		0.6		6.6	2
Rubiaceae	<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	Kibche'	0.6		2.7		2.3		5.3	5
Fabaceae	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.	Tsalam	0.0		3.9	5	1.3		3.0	
Fabaceae	<i>Caesalpinia yucatanensis</i> Greenm.	Ta'k'inche'	5.2	5	0.6		1.0		0.4	

de índice de valor de importancia para cada grupo (Tabla 1). Los individuos de estas siete especies resultaron los más representativos de la comunidad vegetal que caracteriza los tolchés debido a su alta frecuencia, densidad y área basal. Por otra parte, especies presentes en todas las unidades de muestreo en tolchés (*B. simaruba*, *G. floribundum* y *P. piscipula*), muestran bajos valores de frecuencia, área basal y densidad en VM (grupo 4); destacando para esta última dos especies: *P. piscipula* (Fabaceae) (IVI = 9.5) y *Senna racemosa* (Fabaceae) (IVI = 6.6).

Diversidad local, regional y recambio de especies. La diversidad local (alfa) mostró que el mayor número de especies se registró en los tolchés en comparación con la vegetación madura. Los tolchés “intermedios” (grupo dos) presentaron 33 especies, los “lejanos” (grupo tres), 31 especies y los “ceranos” (grupo uno) junto a la vegetación madura presentaron valores similares con 25 especies cada uno. Se mostró un recambio de especies bajo entre los grupos (diversidad beta), con un promedio de 2.2 especies diferentes. A su vez, se registró una diversidad gama mayor para tolchés, en donde el grupo de tolchés “intermedios” al igual que los “lejanos” presentaron 75 especies y los “ceranos” presentaron 57 especies, comparado con las 56 especies de la vegetación madura (Tabla 2).

Riqueza y diversidad de especies bajo el mismo esfuerzo de muestreo. La riqueza efectiva de especies leñosas (0D) determinada bajo el mismo esfuerzo de muestreo para los tolchés y la vegetación madura, fue significativamente más alta para el grupo dos y tres “intermedios” y “lejanos” (75 especies) con respecto al grupo uno “ceranos” (57 especies) y la vegetación madura (55 especies) (Figura 2). La diversidad de especies comunes (1D) y diversidad de especies dominantes (2D) fueron significativamente menores en el grupo uno “ceranos” (18 y 9 spp.), en comparación con los demás grupos. Los valores más altos para la diversidad de especies comunes (1D) fueron alcanzados por los grupos segundo “intermedios” (28 spp.) y tercero “lejanos” (29 spp.) en relación a la VM (24 spp.). El indicador de especies dominantes (2D) mostró valores altos en el grupo tres “lejanos” (18.29 especies), la VM (16.58 especies) y el grupo dos “intermedios” (15.85 spp.) (Figura 2).

Por otra parte, con base en la riqueza efectiva de especies (0D) bajo el mismo esfuerzo de muestreo se observa que existe un máximo de 20 especies más en tolchés respecto a las especies que se encontraron en vegetación madura (55 spp.) (Figura 2). En este sentido, la vegetación madura mostró una alta densidad de especies en pocos individuos muestreados; con este registro se recuperó más del 90 % de la cobertura de la muestra para tolchés y

Tabla 2. Valores de diversidad alfa, gamma y beta para tolchés y VM, donde los valores representan el número efectivo de especies.

	Tolchés			VM
	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
Diversidad alfa (local)	25.4	33.4	31.0	25.5
Diversidad gamma (regional)	57	75	75	55
Diversidad beta (recambio)	2.24	2.24	2.41	2.15

VM, por lo que el alcance de la asíntota indica representatividad del muestreo para ambos sitios de muestreo.

Estructura de la vegetación leñosa de los tolchés y VM. En promedio los valores estructurales de densidad y riqueza definitiva de especies fueron mayores en los grupos de tolchés “intermedios” y “lejanos”. En contraste, la vegetación madura (grupo 4) tuvo los valores promedio más bajos en las variables consideradas, a excepción del área basal (Tabla 3) la cual alcanzó el valor más alto en VM con respecto a los tolchés. Al comparar el promedio de las variables por grupos de tolchés y la VM se encontró que existen diferencias significativas para densidad ($P < 0.008$), área basal ($P < 0.001$), riqueza (0D) ($P < 0.0003$) y diversidad de especies específica ($^1D = P < 0.04$ y $^2D = P < 0.03$). Estas diferencias se reflejaron en las pruebas posteriori y estuvieron dadas principalmente por el grupo dos “intermedios” que mostraron los valores más altos y la vegetación madura, con valores bajos en la mayoría de las variables a excepción del AB (Tabla 4).

Respecto a las pruebas posteriori (prueba de Tukey) se encontró similitud en la densidad entre los grupos “intermedios”, “lejanos” y “distante” (dos, tres y cuatro) ($P > 0.17$), siendo el grupo “cercaños” (uno) el de menor densidad. Para el área basal los tolchés (“cercaños”, “intermedios” y “lejanos”) mantuvieron valores similares ($P > 0.98$), siendo la vegetación madura la que marco las diferencias significativas. En cuanto a los estimadores (1D y 2D) no se observaron diferencias entre los grupos 1, 3 y 4 ($P > 0.53$ y $P > 0.12$) así como en los grupos 2, 3 y 4 ($P > 0.22$ y $P > 0.61$) (Tabla 4).

Discusión

Composición de especies leñosas. El presente estudio se enfocó en evaluar la composición y estructura de la vegetación leñosa de los tolchés con relación a la intensidad de aprovechamiento determinada por la distancia al centro del poblado. La vegetación madura fue considerada como la referencia ecológica “conservada” o con evidencia de

ausencia de aprovechamiento reciente en relación con la vegetación de los tolchés. Con este objetivo se identificaron las especies leñosas en los tolchés, así como las presentes en la vegetación madura. La riqueza de especies leñosas evaluada en los tolchés de Yaxcabá fue mayor a la de la vegetación madura, tomando en cuenta que los tolchés incluyeron el 20 y el 31 % de las especies registradas en toda la PY y el estado de Yucatán, respectivamente. Al comparar nuestros valores de riqueza (de los tolchés y la vegetación madura) con los alcanzados en los registros para vegetación en 10 localidades con RFCM y vegetación madura de la Península de Yucatán (Levy-Tacher *et al.* 2019), encontramos que las especies coinciden en un 62 y 44 %, respectivamente. Las especies que coincidieron fueron las especies frecuentes en las UM. En el presente estudio las especies registradas exclusivamente en los tolchés representaron un 9 % más de las especies registradas en el FL y 2 % de las especies fueron nuevos registros en vegetación madura para el caso específico de Yaxcabá (Rodríguez-Sánchez *et al.* 2019), destacando especies como *Ceiba pentandra*, *Chrysophyllum mexicanum* y *Coccoloba cozumelensis* por su ausencia en muestreos anteriores de RFCM. La comparación de estos resultados con listados florísticos de la región y estudios previos en la localidad, como lo reportan Levy-Tacher *et al.* (2019) y Rodríguez-Sánchez *et al.* (2019), confirman que las especies presentes en los tolchés y en la vegetación madura de este estudio corresponden a aquellas que componen selva mediana subcaducifolia.

La composición leñosa de los tolchés estuvo representada principalmente por especies de dos familias: Fabaceae (con 21 spp.) y Rubiaceae (con ocho spp.); al igual que la vegetación madura. Estos resultados son consistentes con otros estudios locales (Rico-Gray *et al.* 1988, Zamora-Crescencio *et al.* 2008, Gutiérrez Báez *et al.* 2011, Gutiérrez-Báez & Zamora-Crescencio 2012) y de la PY (Ibarra-Manríquez *et al.* 1995, Gutiérrez-Báez *et al.* 2012, Dzib-Castillo *et al.* 2014). La familia más abundante Fabaceae, es considerada la más diversa en las comunidades vegetales de la PY (Flores 2001); su relevancia

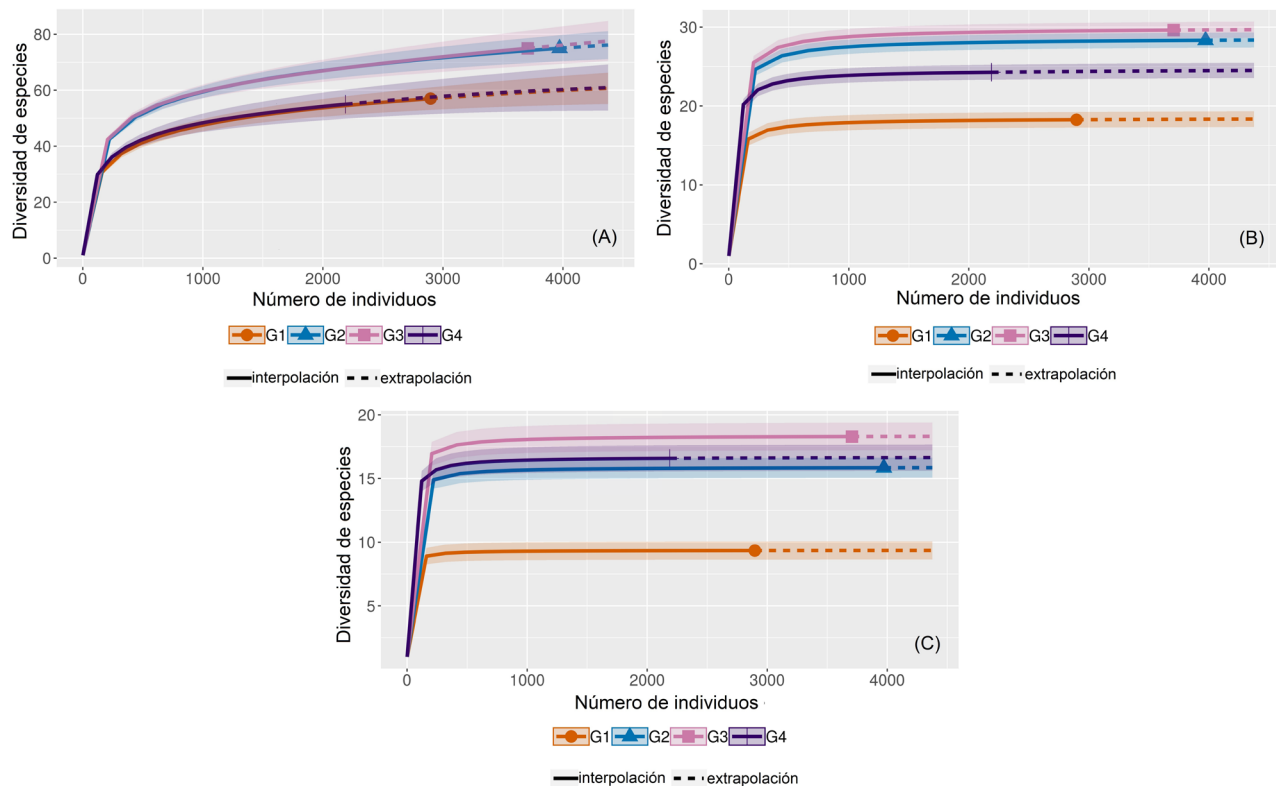


Figura 2. Curvas de rarefacción basadas en el tamaño de la muestra con intervalo de confianza del 95 % (área sombreada), donde A = riqueza efectiva de especies (0D), B = especies comunes (1D) y C = especies dominantes (2D), G1 = tolchés “cercaños”, G2 = tolchés “intermedios”, G3 = tolchés “lejanos” y G4 = VM “distante”.

radica en su dominancia a lo largo del proceso de sucesión secundaria (Gutiérrez-Báez *et al.* 2012).

En cuanto a los endemismos, los tolchés de Yaxcabá albergan el 36 % de las especies leñosas registradas para el estado de Yucatán y el 27 % de las especies registradas para la PY (Ibarra-Manríquez *et al.* 1995). Esta alta proporción de especies endémicas resulta de relevancia ecológica por encontrarse registrada en una superficie pequeña (1.76 ha) en comparación con las 362,000 ha que ocupa la selva mediana subcaducifolia en la PY (SEMARNAT 2011, Rodríguez-Sánchez *et al.* 2019). El dilema de la conservación-aprovechamiento es resuelto, en gran medida, con la presencia de los tolchés en dentro de las comunidades mayas de la península de Yucatán. La facultad para la conservación por parte los tolchés se amplifica debido a que estas reservas ocupan una superficie muy pequeña (10 al 15 %) del paisaje agrícola yucateco y no intervienen, o muy poco, con las actividades agropecuarias. Sin embargo, estas reservas han pasado inadvertidas para la ciencia en términos de la conectividad y conservación biológica.

Índice de valor de importancia. Los tolchés y la VM comparten especies de importancia como *B. simaruba*, *G. floribundum* y *C. gaumeri*, persistentes en los estadios sucesionales de la vegetación. Estas especies se presentaron con mayor dominancia en tolchés, donde favorecen la producción apícola y brindan leña de calidad. La frecuencia y abundancia de estas especies podría relacionarse al manejo forestal selectivo a favor de estas actividades (Chemas & Rico-Gray 1991, Rodríguez-Sánchez *et al.* 2019). En la vegetación madura destacaron especies como *P. picipula* y *S. recemosa*, y se atribuye por ser especies de lento crecimiento, de fases sucesionales intermedias-avanzadas (Yan-Chin *et al.* 2014). Estos resultados fueron similares a lo reportado en los fundos legales en la Península de Yucatán (Levy-Tacher *et al.* 2019, Rodríguez-Sánchez *et al.* 2019) y en otros estudios realizados en Yucatán (Rzedowski 1978, Gutiérrez-Báez *et al.* 2012, Gutiérrez-Báez & Zamora-Crescencio 2012).

Diversidad local, regional y recambio de especies. Los tolchés mostraron la diversidad local (alfa) y regional

Vegetación de los tolchés en Yaxcabá, Yucatán

Tabla 3. Valores estructurales y promedios por condición de distancia que describen los sitios de muestreo en Yaxcabá, Yucatán.

Vegetación	Trayecto	Barbe (años)	UM	Área (m²)	Dist	Den (ind/ha)	AB (m²/ha)	ºD	¹D	²D
Tolchés	San José	50	4	1,600	1. “Cercano”	546	28.97	46	17.63	8.53
Tolchés	Canakom	50	4	1,600		618	29.49	42	17.90	8.42
Tolchés	Tixcacal	50	4	1,600		647	24.73	39	12.19	7.23
promedio						603.5	27.7	42.3	15.9	8.1
Tolchés	San José	50	4	1,600	2. “Intermedio”	1,048	27.34	53	22.00	13.67
Tolchés	Canakom	50	4	1,600		660	31.26	56	23.62	12.60
Tolchés	Tixcacal	50	4	1,600		775	31.72	56	27.87	17.46
promedio						827.5	30.1	55.0	25.7	13.1
Tolchés	San José	50	4	1,600	3. “Lejano”	811	29.98	55	24.18	12.51
Tolchés	Canakom	50	4	1,600		666	27.08	53	25.00	16.52
Tolchés	Tixcacal	50	4	1,600		839	32.63	51	24.94	17.99
						771.9	29.9	53.0	24.6	15.7
Vegetación madura	San Lorenzo	80	4	1600	4. “Distante”	670	41.13	38	11.10	6.83
	Supich	80	4	1600		699	38.92	29	18.38	13.19
						684.4	40.02	33.5	18.38	13.18

Barbe = barbecho, UM = Unidad de Muestreo, Dist = Distancia al centro poblado Den = Densidad por sitio, AB = Área Basal, ⁰D = Riqueza, ¹D = Diversidad de especies comunes y ²D = Diversidad de especies dominantes. En negritas los valores más altos.

(gamma) más alta, en comparación con la vegetación madura. Esto se puede relacionar a la composición florística de las diferentes etapas sucesionales, donde los estadios avanzados mantienen solo a algunas especies persistentes y las tardías, en comparación con estadios intermedios que al contar con la presencia de especies pioneras y secundarias son más diversos (Levy Tacher & Aguirre Rivera 2000, Román-Dañobeytia et al. 2014). Por otra parte, se encontró un bajo recambio de especies (diversidad beta) entre los grupos (~ 2.1 a 2.4 especies). Estudios en selvas estacionalmente secas de Centroamérica, presentan valores de recambio de especies de ~ 1.25 a 2.5 especies entre diferentes parches de vegetación después de los 50 años (Hernández-Ramírez & García-Méndez 2015). Los valores son similares a los reportados en este estudio y a lo que se encontró para las Reservas Forestales Comunitarias Mayas de la Península de Yucatán con tasas de recambio bajas y valores para riqueza local y regional dentro de la misma amplitud (Levy-Tacher et al. 2019).

Diversidad de especies bajo el mismo esfuerzo de muestreo. Los resultados obtenidos bajo el mismo esfuerzo de muestreo mostraron que los tolchés "intermedios" y "lejanos" mantuvieron la riqueza efectiva (⁰D) y diversidad de especies comunes (¹D) más altas, en comparación con la vegetación madura y el grupo de tolchés "ceranos". Al respecto es importante reconocer el predominio de una matriz agrícola en donde son frecuentes y prolongados una serie de disturbios, causados por el aprovechamiento agrícola y forestal, que mantiene a la vegetación en diferentes etapas de recuperación y en consecuencia con una diversidad alta. Así, la cercanía de los tolchés a las áreas agrícolas activas (grupo "intermedios" y "lejanos"), ocasiona que estos se encuentren más expuestos a los efectos del fuego y a que se reinicie el proceso sucesional. En estas áreas las especies que persisten a lo largo de la sucesión y al aprovechamiento agrícola, se mantienen mediante su capacidad de propagarse vegetativamente (Clarke et al. 2013). Los tolchés de los grupos

“intermedios” y “lejanos”, además de definir límites entre las milpas, los cenotes, apiarios y caminos, permiten contar con un paisaje que, gracias a ellos, está conectado y con altos valores de diversidad. Sin embargo, la expansión y disminución de las áreas agrícolas (*e.g.*, Expansión de la frontera ganadera en detrimento de las áreas agrícolas), en el caso más extremo termina por desaparecer a los tolchés. Por esta razón, resulta relevante dar especial atención a la conservación de los tolchés del área agrícola, donde la presencia del fuego es recurrente y la frecuencia de los aprovechamientos es mayor.

Por otra parte, los resultados de los tolchés “ceranos” con valores bajos de riqueza efectiva (0D) y diversidad específica (1D y 2D) se atribuyen a su ubicación en las inmediaciones del pueblo y dentro del FL. Así, los tolchés “ceranos” al poblado son susceptibles a ser aprovechados con mayor frecuencia e intensidad por los pobladores, lo que provoca que algunas especies sean menos comunes y con menor dominancia. De esta forma, la similitud de la frecuencia de especies en tolchés similar a la vegetación madura, podría indicar estadios sucesionales intermedios-avanzados en la vegetación, causados por el aprovechamiento forestal y la conservación de las reservas cercanas al centro poblado desde hace más de 50 años.

En cuanto a la estructura de la vegetación madura, llama la atención la presencia de un grupo menor de especies con relación a las encontradas en los tolchés. Esto responde a que en la fase avanzada de la sucesión participan relativamente pocas especies (sucesionales tardías y algunas especies persistentes), en comparación con los tolchés que pueden llegar a incluir todos los grupos funcionales sucesionales (pioneras, persistentes y tardías). A esto se suma, que en la VM la intensidad y frecuencia del aprovechamiento es baja debido a su lejanía con respecto a los poblados. Ambos factores (sucesión y aprovechamiento) ayudan a explicar los bajos valores de riqueza y diversidad efectiva (0D y 1D) y los altos valores de las especies dominantes (2D) en la VM (Jiménez-Osornio *et al.* 2010).

Estructura de la vegetación leñosa. Se encontraron diferencias en el promedio de la densidad, AB, riqueza efectiva (0D) y diversidad específica (1D y 2D) entre los grupos de tolchés que se encuentran a diferentes distancias del centro poblado y la vegetación madura. Así, el grupo de los tolchés “intermedios” y “lejanos” tuvieron los valores más altos en la mayoría de los atributos estructurales, comparados con los “ceranos” y la vegetación madura, a excepción del área basal para esta última. Consideramos que estas diferencias responden a dos condiciones,

por un lado, la intensidad de aprovechamiento en los tolchés “intermedios” y “lejanos” es menor a la que presentan los tolchés cercanos al poblado y, por otro lado, la matriz agrícola en la que están inmersos estos tolchés (intermedios y lejanos), así como el aprovechamiento de baja intensidad al que están sometidos, favorece que sean más diversos que la vegetación madura. Estudios florísticos locales (Levy-Tacher *et al.* 2019, Rodríguez-Sánchez *et al.* 2019, 2020, Jiménez-Osornio *et al.* 2010) proponen que la variación en la estructura de la vegetación puede ser una resultante del manejo y aprovechamiento por parte de los campesinos. Estos estudios relacionan la utilización frecuente de especies para leña, construcción, forraje y apicultura, entre otras, con las especies más abundantes y frecuentes de la vegetación. Por otro lado, reconocen que la frecuencia e intensidad del aprovechamiento tiene una correlación directa con la distancia a la que se encuentra el recurso vegetal. Bajo este entendido, la estructura de la vegetación de los tolchés, podría ser la resultante de una mayor intensidad de aprovechamiento. A mayor cercanía existe un mayor aprovechamiento y por lo tanto, valores estructurales bajos (densidad, área basal y diversidad), así como a distancias intermedias, los valores son más altos relacionados a la disminución de la intensidad de aprovechamiento. Así, la frecuencia e intensidad de estos aprovechamientos está en función con el esfuerzo que deben invertir los campesinos en el arrastre y transporte del material leñoso. Una lógica similar fue reconocida por Rodríguez-Sánchez *et al.* (2020) al describir el aprovechamiento del FL.

La influencia del aprovechamiento sobre la estructura de la vegetación es evidente al discutir los valores estructurales. Por un lado, las diferencias entre la densidad y el AB como indicadores del nivel de aprovechamiento en los grupos, demuestran que los tolchés “ceranos” tienen una menor densidad, pero un área basal similar a la del resto de los grupos. Al parecer el aprovechamiento en este grupo de tolchés se da con la extracción de una importante cantidad de individuos, razón por la cual este grupo es el de más baja densidad, en relación con los demás. Sin embargo, debido a que no existen diferencias significativas en el área basal de los distintos grupos de tolchés, corroboramos estadísticamente que los individuos aprovechados son de diámetros pequeños (< 4 cm de DAP), utilizados para la fabricación de construcciones menores y leña.

Por otro lado, los bajos valores para riqueza y diversidad (0D , 1D y 2D), en los tolchés “ceranos” con respecto a los demás (“intermedios” y “lejanos”), se pueden relacionar con la variedad de especies arbóreas que se podrían

Tabla 4. Análisis de varianza mediante el modelo lineal univariante y las pruebas post hoc (prueba de Tukey) para los tolchés y la VM.

Variables	Tolchés			VM	Modelo lineal
	1 “cercano”	2 “intermedio”	3 “lejano”	4 “distante”	Sig. $P < 0.05$
Densidad	241.42 ^b	331.00 ^a	308.92 ^{ab}	273.70 ^{ab}	0.008
Área basal (m ² /ha)	29.69 ^a	29.28 ^a	28.76 ^a	40.02 ^b	0.001
Riqueza efectiva (⁰ D)	25.41 ^b	33.41 ^a	30.91 ^{ab}	25.62 ^b	0.000
Diversidad de especies comunes(¹ D)	13.27 ^a	20.26 ^b	16.81 ^{ab}	15.16 ^{ab}	0.049
Diversidad de especies dominantes (² D)	7.44 ^b	11.03 ^a	10.35 ^{ab}	9.45 ^{ab}	0.030

estar aprovechando en los primeros. Así, la intensidad de aprovechamiento podría ser la principal causa de la baja diversidad en los tolchés “cercanos”. Lo anterior contrasta con las estrategias de aprovechamiento reconocidas en el FL del poblado de Yaxcabá (Rodríguez-Sánchez *et al.* 2020), reserva donde se ubican los tolchés “cercanos”. Este estudio muestra que los aprovechamientos en estas Reservas Forestales Comunitarias Mayas se realizan a partir de cosechar una gran variedad de especies arbóreas (68 % de las especies), a bajas densidades (20 % de los individuos) y a un porcentaje del AB bajo (15 % del total del área basal).

El otro argumento relacionado con las diferencias en los atributos estructurales de los tolchés con respecto a la vegetación madura, responde al posible efecto que tiene el aprovechamiento a niveles intermedios en la estructura de la vegetación de los tolchés. Esto es, los altos valores de diversidad de los tolchés “intermedios” y “lejanos”, son favorecidos por una frecuencia e intensidad de aprovechamiento intermedia en la matriz agrícola. Esta situación genera condiciones (*e.g.*, claros de luz y disposición de nutrientes) para la coexistencia de un número mayor de especies, que en situaciones más estables (sin aprovechamiento, mayor competencia y poca disponibilidad de recursos) (Tálamo & Caziani 2003, Blundo & Malizia 2009) y se relaciona con el aprovechamiento selectivo a volúmenes relativamente bajos (comparado con otras selvas) característico de la Península de Yucatán (Tadeo-Noble *et al.* 2019).

Por otro lado, algunos autores atribuyen la estructura de la vegetación como resultante del tipo de dispersión de las especies que la componen y de su lejanía o cercanía a las

fuentes de propágulos, como a la reproducción vegetativa (Levy-Tacher & Aguirre Rivera 2005, Román-Dañobeytia *et al.* 2014, Hernández-Ramírez & García-Méndez 2015, Levy-Tacher *et al.* 2019). De esta forma la estructura de los tolchés, responde a la presencia de especies pioneras, intermedias y tardías que utilizan diversas formas de dispersión (semillas de tamaño variable, dispersión y crecimiento rápido), mientras que la vegetación madura consiste principalmente en especies sucesionales tardías junto con algunas especies sucesionales intermedias con formas de dispersión más limitadas (semillas de mayor tamaño, dispersión y crecimiento lento). En nuestro estudio, la cercanía de la vegetación madura a los tolchés (como fuente de propágulos), podría influir en la similitud en la composición de sus especies. Esto es consistente con los valores de riqueza y diversidad entre los grupos de tolchés “intermedios”, “lejanos” y la VM. De esta forma, las especies que componen los tolchés podrían tener un importante papel en la repoblación forestal de las áreas agrícolas en descanso.

Por lo anterior, es probable que los tolchés además de brindar beneficios materiales a los pobladores a partir del aprovechamiento forestal, coadyuven en la conservación y en la conectividad estructural, a nivel de paisaje, dentro de la matriz agrícola. Estas virtudes (conservación y conectividad) son aún mayores al vincular a los tolchés con los fundos legales y *kaláantbi k'aax* en toda la Península de Yucatán, donde es posible reconocer 25 áreas naturales protegidas federales, así como otras áreas naturales protegidas municipales y estatales (Levy Tacher *et al.* 2010, Levy-Tacher *et al.* 2019). Desde esta perspectiva es conveniente reconocer a los tolchés como un componente

importante en las acciones o estrategias conservacionistas que tengan el interés de favorecer la conservación y conectividad, tomando en cuenta a las Reservas Forestales Comunitarias Mayas. Sin embargo, se requiere de más información respecto a las características de la vegetación de las reservas, a nivel de paisaje, en cuanto a su estado de conservación y tipos de conectividad (estructural y funcional).

En nuestra investigación pudimos reconocer la importancia ecológica que representan los tolchés dentro de una comunidad campesina típica ubicada en el paisaje agrícola predominante de Yucatán. Nos referimos a la alta diversidad y riqueza alcanzada por los tolchés en relación con la contenida por la vegetación madura, así como la existencia de un patrón de aprovechamiento de los tolchés basado en la distancia al poblado, en donde niveles intermedios de aprovechamiento favorecen la riqueza y diversidad de su vegetación.

Consideramos que estos corredores de vegetación han pasado inadvertidos para la ciencia, particularmente para favorecer la conservación al formar conectividad dentro de un paisaje preponderantemente agrícola en la península de Yucatán. Sin embargo, ante los fuertes cambios socio-económicos que afectan a la agricultura tradicional en la región y en particular a los tolchés, hemos reconocido, en algunos casos, su desaparición y de manera frecuente su degradación. Por esta razón consideramos importante que dentro de las comunidades campesinas se fortalezcan las reglas y acciones colectivas que abogan por el “bien común”, así como las prácticas locales de control de las quemadas agrícolas. Dentro de este contexto el uso de la guardarraya es sin duda una práctica indispensable para el establecimiento, conservación y restauración de las áreas degradadas al interior de los tolchés.

Agradecimientos

Al Colegio de la Frontera Sur y a CONACYT por la beca otorgada para estudios de maestría en ciencias de la primera autora. A la U.S. Fish and Wildlife Service (Grant # F16AP00239) y a Etnobiología para la Conservación A. C. Al Sr. Moisés Alcocer y José (el zorro) por su apoyo en el trabajo en campo.

Material suplementario

El material suplementario de este artículo puede ser consultado en esta liga: <https://doi.org/10.17129/botsoci.2717>.

Literatura citada

- Arellano-Rodríguez J, Flores JS, Tun J, Cruz MM. 2003. Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense* **20**. México: Universidad Autónoma de Yucatán. ISBN 970-968-038-5
- Barrera A, Gómez PA, Vázquez YC. 1977. El manejo de las selvas por los mayas; sus implicaciones silvícolas y agrícolas. *Biótica* **2**: 47-61.
- Berkes F, Colding J, Folke C. 2000. Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management. *Ecological Applications* **10**: 1251-1262. DOI: <https://doi.org/10.2307/2641280>
- Blundo C, Malizia LR. 2009. Impacto del aprovechamiento forestal en la estructura y diversidad de la Selva Pedemontana. In: Brown AD, Blendinger PG, Lomáscolo T, García B, eds. *Selva pedemontana de las Yungas, historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro*. Ediciones del Subtrópico, pp. 387-406. ISBN: 978-987-23533-5-3.
- Bolívar-Cimé B, Laborde J, MacSwiney GM, Sosa VJ. 2015. Effects of landscape matrix type, patch quality and seasonality on the diet of frugivorous bats in tropical semi-deciduous forest. *Wildlife Research* **41**: 454-464. DOI: <https://doi.org/10.1071/WR13185>
- Bray DB, Ellis EA, Armijo-Canto N, Beck CT. 2004. The institutional drivers of sustainable landscapes: a case study of the ‘Mayan Zone’ in Quintana Roo, Mexico. *Land Use Policy* **21**: 333-346. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2003.11.001>
- Brown DF. 2007. The spatial and temporal dimensions of a rural landscape: the Yucatec Maya k’ax. *The Canadian Geographer/Le Géographe Canadien* **51**: 91-108. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1541-0064.2007.00167.x>
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monograph* **84**: 45-67. DOI: <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chazdon RL, Letcher SG, Van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F, Finegan B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **362**: 273-289. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>
- Chemas A, Rico-Gray V. 1991. Apiculture and management of associated vegetation by the maya of Tixca-

- caltuyub, Yucatan, Mexico. *Agroforestry Systems* **13**: 13-25. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00129616>
- Chiappy C, Gamma L. 2004. Modificaciones y fragmentación de los geo complejos tropicales de la Península de Yucatán. *Universidad y Ciencia* **1**: 17-25.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox JE. 2013. Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* **197**: 19-35. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12001>
- Cob-Uicab JV, Granados-Sánchez D, Arias-Reyes LM, Álvarez-Moctezuma JG, López-Ríos GF. 2003. Recursos forestales y etnobotánica en la región milpera de Yucatán, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **9**: 11-16.
- Del Tredici P. 2001. Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *The Botanical Review* **67**: 121-140. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02858075>
- Diemont SAW, Martin JF, Levy-Tacher SI, Nigh RB, Ramírez López P, Duncan Golicher J. 2006. Lacandon Maya forest management: restoration of soil fertility using native tree species. *Ecological Engineering* **28**: 205-212. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2005.10.012>
- Durán R, Méndez M. 2010. Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán. Yucatán, México: Centro de Investigación Científica de Yucatán-Programa de Pequeñas Donaciones del Fondo para el Medio Ambiente Mundial-Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente-Gobierno del Estado de Yucatán, pp. 131-135. ISBN: 9786077823056.
- Durán García R, Campos G, Trejo JC, Simá P, May Pat F, Juan Qui M. 2000. *Listado Florístico de la Península de Yucatán*. México, Yucatán: Centro de Investigación Científica de Yucatán. ISBN: 9686077823070.
- Dzib-Castillo B, Chanatásig-Vaca C, González-Valdivia NA. 2014. Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 167-178. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.38706>
- Ellis EA, Gomez UH, Romero-Montero JA. 2017a. Los procesos y causas del cambio en la cobertura forestal de la Península Yucatán, México. *Revista Ecosistemas* **26**: 101-111. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.2017.26-1.16>
- Ellis EA, Navarro Martínez A, García Ortega M, Hernández Gómez I, Chacón Castillo D. 2020. Forest cover dynamics in the Selva Maya of Central and Southern Quintana Roo, Mexico: deforestation or degradation? *Journal of Land Use Science* **15**: 25-51. DOI: <https://doi.org/10.1080/1747423x.2020.1732489>
- Ellis EA, Porter-Bolland L. 2007. Agroforestería en la selva maya: antiguas tradiciones y nuevos retos. In: González JA, Del Amo RS, Gurri GF, eds. Los nuevos caminos de la agricultura: procesos de conversión y perspectivas. México: Universidad Iberoamericana A. C., Plaza y Valdés, S.A. de C.V., pp. 213-242. ISBN: 9688596558.
- Ellis EA, Romero Montero JA, Hernández Gómez IU, Porter-Bolland L, Ellis PW. 2017b. Private property and Mennonites are Major Drivers of Forest Cover Loss in Central Yucatan Peninsula, Mexico. *Land Use Policy* **69**: 474-484. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.09.048>
- Flores JS. 2001. Leguminosa: Florística, etnobotánica y ecología. *Etnoflora Yucatanense*, **18**. México: Universidad Autónoma de Yucatán. ISBN: 9706980180
- Fraga Berdugo J, Arias Reyes LM. 2015. Milperos o turisteros: opciones laborales de los jóvenes maya-yucatecos contemporáneos. *Teoría y Praxis, Número Especial*: 174-196.
- Gadgil M, Berkes F, Folke C. 1993. Indigenous knowledge for biodiversity conservation. *Ambio* **22**: 151-156.
- Gardener M. 2014. *Community Ecology, Analytical Methods using R and Excel*. Reino Unido: Pelagic Publishing. ISBN: 978-1-907807-61-9.
- Gutiérrez Báez C, Ortiz Díaz J, Flores Guido J, Zamora-Crescencio P, Domínguez Carrasco MR, Villegas Pascale. 2011. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia de Nohalal-Sudzal Chico, Tekax, Yucatán, México. *Foresta Veracruzana* **13**: 1-7.
- Gutiérrez-Báez C, Ortiz-Díaz J, Flores-Guido JS, Zamora-Crescencio P. 2012. Diversidad, estructura y composición de las especies leñosas de la selva mediana subcaducifolia del punto de unión territorial (PUT) de Yucatán, México. *Polibotánica* **33**: 151-174.
- Gutiérrez-Báez C, Zamora-Crescencio P. 2012. Especies leñosas de la selva baja caducifolia de Xmatkuil, Yucatán, México. *Foresta Veracruzana* **14**: 9-14.
- Hernández-Ramírez AM, García-Méndez S. 2015. Diversidad, estructura y regeneración de la selva tropical estacionalmente seca de la Península de Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical* **63**: 603-16.

- Hernández-X E. 1988. La agricultura tradicional en México. *Comercio Exterior* **38**: 673-678.
- Hernández-X E, Levy-Tacher SI, Bello-Baltazar E. 1995. La roza-tumba-quema en Yucatán. In: Hernández XE, Bello Baltazar E, Levy Tacher SI, eds. *La Milpa en Yucatán: Un Sistema de Producción Agrícola Tradicional*. México: Colegio de Postgraduados, pp. 35-86. ISBN: 9789688391594
- Hill MO. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**: 427-432. DOI: <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* **7**: 1451-1456. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Ibarra-Manríquez G, Villaseñor JL, Durán GR. 1995. Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **57**: 49-77. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.1476>
- Illsley G. 1984. *Vegetación y producción de la milpa bajo roza tumba quema en el ejido de Yaxcabá, Yucatán*. BSc. Thesis. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. 2008. *Mapa de Climas y temperatura Media Anual*. Sección de climatología. <https://www.inegi.org.mx/temas/climatologia/> (accessed February, 2019).
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. 2015. *Principales resultados por localidad 2015 (ITER)*. Sección Encuesta intercensal 2015. <https://www.inegi.org.mx/programas/intercensal/2015/> (accessed December 2, 2019).
- IUCN [International Union for Conservation of Nature]. 2019. *The IUCN red list of threatened species*. <https://www.iucnredlist.org>. (accessed December, 2019).
- Jiménez-Osornio JJ, Durán-García R, Dupuy JM, González-Iturbe JA. 2010. Uso del suelo y vegetación secundaria. In: Durán GR, Méndez GM, eds. *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. Yucatán, México: Centro de Investigación Científica de Yucatán-Programa de Pequeñas Donaciones Del Fondo para el Medio Ambiente Mundial-Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente-Gobierno del Estado de Yucatán, pp. 460-464. ISBN: 9786077823056.
- León-Arteta R. 1991. (Tsol Lu'um) La clasificación maya de las tierras. Ek' Lu'um Tierra buena para pan. *La Ciencia y el Hombre* **8**: 79-99.
- Levy Tacher S. 1990. *Sucesión secundaria en Yucatán. Antecedentes para su manejo*. MSc. Thesis, Colegio de Postgraduados.
- Levy Tacher SI, Aguirre Rivera JR. 2000. El aprovechamiento agrícola intensivo de los hubchés (acahuales o comunidades secundarias) de Yucatán. *Revista Geográfica* **128**: 79-103.
- Levy-Tacher SI, Aguirre Rivera JR. 2005. *Journal of Sustainable Agriculture* **26**: 49-82. DOI: https://doi.org/10.1300/J064v26n01_06
- Levy Tacher SI, Aguirre Rivera JR, Martínez Romero MM, Durán Fernandez A. 2002. Caracterización del uso tradicional de la flora espontánea en la comunidad lacandona de lacanhá, Chiapas, México. *Interciencia* **27**: 512-520.
- Levy Tacher SI, Dañobeytia FR, Muech C, Sánchez González A, Pignataro G, Vleut I. 2010. Restauración de la conectividad del paisaje a partir del conocimiento ecológico tradicional maya en Nueva Palestina, selva Lacandona, REBIMA, Chiapas. In: Bello BE, Naranjo PE, Vandame R, eds. *Innovación Socioambiental y Desarrollo en la Frontera Sur de México*. México: El Colegio de la Frontera Sur-Fondo Institucional de Fomento Regional para el Desarrollo Científico-Tecnológico y de Innovación-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. pp. 68-73. ISBN: 978-607-7637-29-5
- Levy Tacher SI, Duncan Golicher J. 2004. How predictive is traditional ecological knowledge? The case of the Lacandon Maya fallow enrichment system. *Interciencia* **29**: 496-503.
- Levy-Tacher SI, Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M, Román-Dañobeytia F. 2012. Rehabilitación ecológica de áreas agropecuarias degradadas en la selva lacandona: una alternativa fincada en el conocimiento ecológico tradicional maya. In: Bello BE, Naranjo PEJ, Vandame R, eds. *La Otra Innovación para el Ambiente y la Sociedad en la Frontera Sur de México*. México: El Colegio de la Frontera Sur, pp. 248-258. ISBN: 978-607-7637-45-5.
- Levy-Tacher SI, Ramírez-Marcial N, Navarrete-Gutiérrez DA, Rodríguez-Sánchez PV. 2019. Are Mayan community forest reserves effective in fulfilling people's needs and preserving tree species? *Journal of Environmental Management* **245**: 16-27.
- Miranda F. 1958. *Estudios acerca de la vegetación. Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*.

- Vol.II. México, México: Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, pp. 215-271.
- Miranda F, Hernández-X E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**: 29-179. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón NP. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**: 1249-1261. DOI: <https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.745>
- Newton A. 2007. *Forest ecology and conservation: a handbook of techniques*. United Kingdom: Oxford University Press on Demand. DOI: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198567448.001.0001>
- Nigh R, Diemont SA. 2013. The Maya milpa: fire and the legacy of living soil. *Frontiers in Ecology and the Environment* **11**: 45-54. DOI: <https://doi.org/10.1890/120344>
- Pennington TD, Sarukhán J. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. México: Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. ISBN: 9789703216437.
- Poorter L, Kitajima K, Mercado P, Chubina JO, Melgar I, Prins HH. 2010. Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* **91**: 2613-2627. DOI: <https://doi.org/10.1890/09-0862.1>
- R Development Core Team. 2019. *A Language and Environment for Statistical Computing*. Austria: Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org> (Accessed October, 2019).
- Ramírez-Jaramillo G, Lozano-Contreras MG, Ramírez-Silva JH. 2018. Zonificación productiva para maíz de temporal en la península de Yucatán. *Revista del centro de graduados e investigación, instituto tecnológico de Mérida* **33**: 123-128.
- Remmers GGA, De Koeijer H. 1992. The T'OLCHE', a Maya system of communally managed forest belts: the causes and consequences of its disappearance. *Agroforestry Systems* **18**: 149-177. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00115409>
- Richards M. 1997. Common property resource institutions and forest management in Latin America. *Development and Change* **28**: 95-117. DOI: <https://doi.org/10.1111/1467-7660.00036>
- Rico-Gray V. 1992. Los mayas y el manejo de la selva. *Ciencias* **28**: 23-26.
- Rico-Gray V, García-Franco J, Puch A, Simá P. 1988. Composition and structure of a Tropical dry forest in Yucatan. Mexico. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* **14**: 21-29.
- Robles-Ramos R. 1959. *Geología y geohidrología. Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*. México: Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, pp. 55-92.
- Rodríguez-Sánchez PV, Levy-Tacher SI, Ramírez-Marcial N, Estrada-Lugo EI. 2019. Análisis comparativo de la vegetación de fundo legal y la vegetación madura en el poblado de Yaxcabá, Yucatán, México. *Botanical Sciences* **97**: 50-64. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2024>
- Rodríguez-Sánchez PV, Levy-Tacher SI, Ramírez-Marcial N, Estrada-Lugo EI. 2020. Uso y manejo de la vegetación leñosa en el fundo legal de Yaxcabá, Yucatán, México. *Acta Botanica Mexicana* **127**. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1516>
- Rojas Briseño NB, Barboza Castillo E, Maicelo Quintana JL, Oliva Cruz SM, Salas López R. 2019. Deforestación en la Amazonía peruana: Índices de cambios de cobertura y uso del suelo basado en SIG. *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles* **81**: 1-34. DOI: <https://dx.doi.org/10.21138/bage.2538a>
- Román-Dañobeytia FJ, Levy-Tacher SI, Macario-Mendoza P, Zúñiga-Morales J. 2014. Redefining secondary forests in the Mexican Forest Code: implications for management, restoration, and conservation. *Forestry* **5**: 978-991. DOI: <https://doi.org/10.3390/f5050978>
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa, Ciudad de México, México. In: SARH [Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos]. 1994. Inventario Nacional Forestal Periódico (1992-1994), Ciudad de México.
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-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*. 2da Sección, 30 de diciembre de 2010.
- SEMARNAT. 2011. Carta de Vegetación Primaria. Dirección General de Estadística e Información Ambiental, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. <https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe18/tema/cap2.html> (Accessed December 6, 2019).
- Sosa V, Flores JS, Rico-Gray V, Lira R, Ortiz JJ. 1985. Et-

- noflora yucatanense. Lista Florística y sinonimia maya.* México, Veracruz: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. ISBN: 8489600872.
- Tadeo-Noble AE, Valdez-Hernández JI, Beltrán-Rodríguez L, García-Moya E. 2019. Efecto del aprovechamiento forestal sobre la estructura y diversidad arbórea en selvas tropicales de Quintana Roo, México. *Bosque (Valdivia)* **40**: 129-140. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002019000200129>
- Tálamo A, Caziani SM. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* **184**: 79-92. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(03\)00150-6](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(03)00150-6)
- Toledo VM. 2001. Indigenous peoples and biodiversity. *Encyclopedia of biodiversity* 3: 451-463. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00299-9>
- Urquiza-Haas T, Dolman PM, Peres CA. 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: Effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* **247**: 80-90. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.04.015>
- Villanueva ME. 1990. *La Formación de las Regiones de Yucatán. Sociedad, Estructura Agraria y Estado en Yucatán.* México: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Walker WS, Gorelik SR, Baccini A, Aragon-Osejo JL, Josse C, Meyer C, Macedo MN, Augusto C, Rios S, Kattan T, Almeida DA, Cuellar S, Llanos A, Zager I, Diaz MG, Solvik KK, Farina MK, Moutinho P, Schwartzman S. 2020. The role of forest conversion, degradation, and disturbance in the carbon dynamics of Amazon indigenous territories and protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **117**: 3015-3025. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1913321117>
- Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**: 279-338.
- Yan-Chin AY, Montañez-Escalante P, Ruenes-Morales R. 2014. Crecimiento de plantas jóvenes de *Cordia dodecandra* (Boraginaceae) en tres etapas sucesionales de vegetación en Calotmul, Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 589-597. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.34996>
- Zamora-Crescencio P, García-Gil G, Flores-Guido JS, Ortiz JJ. 2008. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia en el sur del estado de Yucatán, México. *Polibotánica* **26**: 39-66.

Editor de sección: Pablo Cuevas Reyes

Contribuciones de los autores: DMCS, recopilación y análisis de datos, escritura del artículo; SILT, conceptualización, análisis de datos y revisión del artículo; NRM, conceptualización, análisis de datos y revisión del artículo; DANG, análisis de modelos matemáticos y revisión del artículo. PVRs, análisis de datos y revisión del artículo.