

Esparza-Olguín, L., & Martínez-Romero, E. (2021). Diversidad y estructura arbórea en afloramientos de carbonato de calcio en Calakmul, México. *Revista de Biología Tropical*, 69(3), 829-842. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i3.46501>

<https://doi.org/10.15517/rbt.v69i3.46501>

Diversidad y estructura arbórea en afloramientos de carbonato de calcio en Calakmul, México

Ligia Esparza-Olguín^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-4211-0203>

Eduardo Martínez-Romero²;  <https://orcid.org/0000-0002-2053-3766>

1. Departamento de Ciencias de la Sustentabilidad, El Colegio de la Frontera Sur, México; lesparza@ecosur.mx, esparzaligia@gmail.com (*Correspondencia)
2. Investigación y Soluciones Socioambientales A.C., México; eduardo.martinez@surverde.org; iss.presidencia@gmail.com

Recibido 31-III-2021. Corregido 18-VI-2021. Aceptado 22-VII-2021.

ABSTRACT

Tree diversity and structure in carbonate calcium banks in Calakmul, Mexico.

Introduction: Tree vegetation of forests that develops in karst environments dominated by calcium carbonate faces the restriction of water and nutrients, which negatively affects its development.

Objective: Analyze the composition, diversity, and structure of tree vegetation that develops in calcium outcrops (yesales) and their edaphic conditions compared to those present in the adjacent secondary vegetation (VS).

Methods: Plots of 1 000 m² were used, 14 in yesales and 3 in VS. For soil sampling, we obtained a sample composed of each plot, and estimate pH, electrical conductivity (EC-salinity), % of calcium carbonates (CaCO₃), organic matter (OM), phosphorus (P) and nitrogen content (N). The difference in species composition was estimated by similarity analysis (ANOSIM). We used rarefaction and extrapolation methods to standardize sample, and estimate diversity by Hill numbers ($q = 0$, $q = 1$ and $q = 2$). Linear regression was used to determine the relative influence of edaphic characteristics in diversity, average diameter, and height.

Results: Soils in yesales presented low concentrations of OM, P, and N, with high values of EC-salinity and high percentages of CaCO₃. In yesales, 6 443 individuals were recorded in 54 species and in the secondary vegetation 594 individuals and 62 species, the species composition being significantly different between both conditions. Diversity, average values of height, and diameter were significantly lower in yesales regarding the secondary vegetation, these differences were significantly related to edaphic conditions.

Conclusions: Tree vegetation in yesales has a composition like the sub-evergreen forests of Calakmul. Small sizes in the arboreal individuals are related to the high percentage of CaCO₃ and the high EC values, which partly condition the low availability of OM, N and P affecting the growth of the trees. This study supports the idea that precarious edaphic conditions have a negative influence on the diversity and horizontal and vertical structure of tree vegetation.

Key words: rarefaction and extrapolation curves; karst; species composition; species richness; similarity.

Las selvas albergan más de la mitad de la biodiversidad del planeta y proveen importantes bienes y servicios (Balvanera, 2012; Barlow et al., 2018), de estas una porción importante se desarrolla en ambientes kársticos entre los que

destacan los ubicados en el sureste de China, Centroamérica y la Península de Yucatán en México (Geekiyang et al., 2019).

Al sur de la Península de Yucatán en la región de Calakmul, se ubican las selvas que



forman junto con la reserva privada de Rio Bravo en Belice y la Reserva de la Biosfera Maya en Guatemala el área de selva más grande de Mesoamérica (Ellis et al., 2017). Estas selvas albergan seis tipos de vegetación y 23 asociaciones, entre las que destacan las selvas perennifolias alta y mediana, la selva mediana subperennifolia (dominante en la región), las selvas bajas subperennifolia, subcaducifolia y caducifolia (Martínez & Galindo Leal, 2002). Estos tipos de vegetación están asociados a gradientes topográficos, de dinámica de nutrientes y condiciones edáficas que se caracterizan por la presencia de terrenos kársticos, con suelos someros y abundantes afloramientos de calcio que reducen la disponibilidad de agua (Wendt, 1993; Martínez & Galindo Leal, 2002; Bautista & Palacio-Aponte, 2011; Chiquini-Heredia et al., 2017; Estrada-Medina et al., 2019). Estos afloramientos de calcio pueden ser colonizados por especies de la familia Sapotaceae, siendo la selva baja y el bajo mixto los tipos de vegetación que se han reportado en estos sitios (Martínez & Galindo Leal, 2002).

La diversidad y estructura de diferentes tipos de vegetación en Calakmul han sido estudiadas por distintos autores (Vester et al., 2007; Zamora-Crescencio et al., 2012; García-Licon et al., 2014; Báez-Vargas et al., 2017; Chiquini-Heredia et al., 2017; Esparza-Olguín & Martínez-Romero, 2018; Esparza-Olguín et al., 2019). Sin embargo, hasta ahora no ha sido descrita y analizada la diversidad, estructura y composición de selvas que se desarrollan en afloramientos de calcio conocidos localmente como yesales.

Los suelos kársticos en los yesales poseen baja capacidad de retención hídrica, dado el alto grado de infiltración del agua al subsuelo, lo que dificulta la absorción de agua por parte de las plantas y acentúa su sensibilidad a sequías estacionales (García-Gil et al., 2002; Martínez & Galindo-Leal, 2002; Estrada-Medina et al., 2019; Geekiyanage et al., 2019). Además, debido a una baja fijación de fósforo (P) y nitrógeno (N) (Bautista & Palacio-Aponte, 2011; Liu et al., 2018; Estrada-Medina et al., 2019; Geekiyanage et al., 2019), constituyen

ambientes restrictivos para el desarrollo de las plantas (Du et al., 2011; Fenton et al., 2017; Pan et al., 2018; Geekiyanage et al., 2019). Las especies vegetales que se desarrollan sobre este tipo de afloramientos pueden ser especialistas con adaptaciones para hacer frente a las limitaciones de nutrientes en estos suelos, o generalistas que toleran las limitaciones asociadas a estos afloramientos (Geekiyanage et al., 2019).

En este estudio se analizan la composición, diversidad y estructura de la vegetación arbórea que se desarrolla en los yesales y las condiciones edáficas de los mismos, comparando estos atributos con los que se presentan en la vegetación secundaria (VS) circundante. La hipótesis planteada es que la composición, diversidad y estructura serán distintas en la vegetación arbórea de los yesales respecto a las de VS circundante. Se espera que los yesales presenten una menor riqueza y diversidad, así como valores promedio de altura y diámetro más bajos debido a las condiciones del suelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El trabajo se realizó en el ejido Once de Mayo (18°5'28.11" N & 89°27'40.82" W), ubicado en el sureste del municipio de Calakmul y de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. El clima es cálido subhúmedo Aw²(x') (i') g, con alta humedad, con régimen de lluvias en verano. La temperatura media anual es de 26 °C, mientras que la precipitación anual fluctúa entre 1 100 y 1 500 mm. Los suelos son litosoles con pequeñas áreas de rendzinas (García-Gil et al., 2002; Bautista et al., 2011).

Diseño de muestreo: En junio de 2016, se realizaron recorridos por el ejido para delimitar el polígono del afloramiento de calcio con un área total de 14.5 ha. Posteriormente, se determinó el tipo de vegetación que rodea al afloramiento empleando el método semi-cuantitativo, que permite caracterizar la cobertura vegetal mediante rasgos de fisonomía, estructura física y composición florística (Jardel-Peláez, 2015; Aguilar-Duarte et al., 2019). A

partir de la información recabada en la vegetación circundante, fue posible observar que la composición y estructura de esta correspondía a la de vegetación secundaria derivada de selva subperennifolia. Por otro lado, se documentó mediante entrevistas que la vegetación presente en el afloramiento de calcio no ha sido usada desde hace más de 65 años; mientras que el área de VS aldeaña fue usada para pastoreo de ganado ovino y la siembra de chile en la década de los noventa y principio de los años 2000, actualmente se extrae leña del área. Posteriormente, se generó un mapa del polígono del afloramiento y la vegetación secundaria (VS) circundante para ubicar al azar 17 unidades de muestreo (14 en yesales y 3 en VS); así como los puntos para la toma de muestras de suelo en cada unidad.

Las unidades de muestreo fueron parcelas circulares de 1 000 m² (17.84 m de radio), que se subdividieron en ocho secciones para facilitar el censo de cada individuo arbóreo presente.

Características edáficas: El muestreo de suelos se realizó con base en la Norma Oficial Mexicana (NOM-021-RECNAT-2000), que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos; así como su estudio, muestreo y análisis (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2002). En cada una de las 17 parcelas se tomaron cinco muestras de suelo; una en el centro y cuatro en los límites con dirección a los puntos cardinales (norte, este, sur y oeste) para la obtención de una muestra compuesta por parcela. Para cada muestra se delimitó un área de 0.3 x 0.3 m la cual se excavo con ayuda de una pala pequeña hasta los 0.3 m de profundidad. Con las cinco muestras de cada parcela se prepararon muestras compuestas homogéneas de 1.5 kg en tinas de plástico con capacidad para 30 kg, evitando la contaminación entre muestras. Las muestras se enviaron a un laboratorio de suelos (Fertilab) para su análisis fisicoquímico estimando: pH, conductividad eléctrica (CE-salinidad), % de carbonatos de calcio (CaCO₃), materia orgánica (MO), contenido de fósforo (P) y nitrógeno (N).

Composición florística, diversidad de especies y estructura de la vegetación arbórea: Cada individuo arbóreo ubicado en las parcelas se etiquetó e identificó, tomando los datos de nombre común y nombre científico. La identificación taxonómica se realizó con la ayuda de dos parataxónomos, apoyados con el listado de Martínez et al., (2001). La nomenclatura se corroboró en la página especializada <http://www.worldfloraonline.org> (World Flora Online, 2021). Se construyó el listado florístico con los datos de especie, género y familia botánica. Para analizar la similitud entre los yesales y VS, se hizo un análisis de coordenadas principales (PCoA), mediante el índice de Bray y Curtis (1957) empleando el software PAST 4.06b (Hammer et al., s.f.).

La diversidad se estimó mediante los índices de diversidad verdadera de orden $q = 0$ (riqueza), $q = 1$ (Shannon) y $q = 2$ (Simpson), mediante la expresión general $qD = (S \sum_{i=1}^S p_i^q)^{1/(1-q)}$, donde, qD es la diversidad verdadera, p_i es la abundancia relativa (abundancia proporcional) de la i ésima especie, S es el número de especies, y q es el orden de la diversidad. Considerando la necesidad de estandarizar el tamaño y la completitud de la muestra para poder comparar las condiciones analizadas, se emplearon los métodos de rarefacción y extrapolación propuestos por Chao et al., (2014).

Además, se midió la altura total y el diámetro a la altura de 1.3 m (diámetro normal) o en individuos menores a 1.30 m de altura el diámetro en la base del tronco (diámetro al cuello). Con estos datos se obtuvieron el diámetro y la altura promedio por parcela y condición (yesales y VS).

La comparación de los valores de cada una de las variables de las condiciones edáficas entre los yesales y VS, se hizo mediante un análisis de varianza (ANOVA). Para determinar homogeneidad de varianza, previo al ANOVA, se realizó una prueba de Levene en todas las variables. La CE (salinidad) no cumplió con este requisito por lo que fue necesario transformarla aplicando \log_{10} . Por otro lado, la comparación de las variables de estructura entre los



yesales y la VS se realizó con una prueba de Kruskal-Wallis.

Para examinar diferencias en la composición de especies entre los yesales y la VS se realizó un análisis de similitud (ANOSIM), utilizando la distancia del índice de Bray Curtis (Clark, 1993; Magurran, 2004). Este análisis no paramétrico estima una medida absoluta de distancia entre los grupos (R), con valores entre 0 y 1, la similitud es mayor entre las muestras cuanto más se acerca a 0. El nivel de significancia se calculó mediante la prueba de Bonferroni. La proporción que aporta cada especie a la diferencia entre yesales y VS se estimó mediante el porcentaje de disimilitud entre ellas, empleando la subrutina SIMPER (Clark, 1993). Estos análisis se realizaron con el programa PAST 4.06b (Hammer et al., s.f.).

Para determinar posibles relaciones entre las variables edáficas y el diámetro promedio, la altura promedio y la diversidad verdadera (1D), se realizaron análisis de regresión lineal mediante el software Statistica 13.0.

RESULTADOS

Características edáficas: Al comparar cada una de las variables edáficas entre los yesales y VS (Tabla 1) se observó que la única variable que no presentó diferencias significativas fue el pH, que tuvo valores que oscilaron entre 7.5 y 8 (moderadamente alcalino). Los suelos en los yesales presentaron

bajas concentraciones de MO, P disponible y N, con CE-salinidad de media a alta y altos porcentajes de CaCO_3 . En el caso de las variables N ($F = 99.20$, $P = 0.00017$), P ($F = 205.00$, $P = 0.00017$) y MO ($F = 99.18$, $P = 0.0002$), los yesales presentaron valores significativamente menores que los encontrados en la VS, teniendo en contraste valores significativamente mayores de porcentaje de CaCO_3 ($F = 20.93$, $P = 0.0005$) y conductividad eléctrica (CE-salinidad, $F = 35.25$, $P = 0.00019$).

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

En total se registraron 7 025 individuos, 6 443 en los yesales y 594 en la VS circundantes. En los yesales se encontraron 54 especies pertenecientes a 25 familias y en VS 62 especies y 27 familias (Apéndice digital). En los yesales las familias con mayor número de especies fueron: Fabaceae (8), Rubiaceae (5), Euphorbiaceae (4), Polygonaceae (4) y Sapotaceae (4), aportando el 46.3 % del total de especies. En la VS circundante las familias que destacaron fueron: Fabaceae (13), Polygonaceae (5), Sapotaceae (4) y con 3 especies Apocynaceae, Myrtaceae, y Rubiaceae, lo que representa el 50 % de las especies totales.

Las especies más abundantes en los yesales fueron: *Cameraria latifolia* L. (1917), *Bonellia flamma* (Millsp. ex Mez) B.Ståhl & Källersjö (677), *Metopium brownei* (Jacq.) Urb. (523), *Diospyros bumelioides* Standl. (497) y *Eugenia*

TABLA 1

Valores promedio de los diferentes parámetros edáficos y estructurales evaluados en yesales y vegetación secundaria en Once de Mayo, Calakmul, Campeche

TABLE 1

Average values of the different edaphic and structural parameters evaluated in yesales and secondary vegetation in Once de Mayo, Calakmul, Campeche

Condición	MO (%)	pH	CaCO_3 (%)	CE	P (ppm)	N (%)	Altura (m)	Diámetro (cm)
Yesales	0.47 (± 0.11)	7.68 (± 0.05)	39.66 (± 2.03)	4.04 (± 0.42)	2.33 (± 0.19)	0.09 (± 0.02)	1.05 (± 0.07)	2.87 (± 0.09)
VS	2.97 (± 0.15)	7.60 (± 0.06)	17.93 (± 3.77)	0.66 (± 0.06)	10.33 (± 0.88)	0.59 (± 0.03)	7.04 (± 0.27)	8.47 (± 1.09)

Los datos se presentan como valores promedio \pm el error estándar (entre paréntesis). MO = materia orgánica, CE = conductividad eléctrica, P = fósforo, N = nitrógeno.

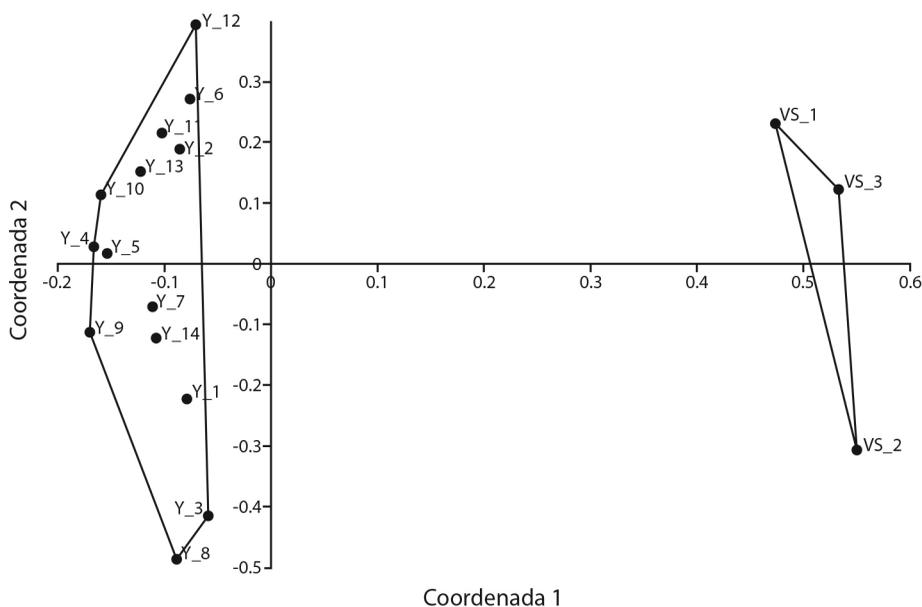


Fig. 1. Análisis de coordenada principales (PCoA) entre parcelas estudiadas en yesales y vegetación secundaria en Once de Mayo, Calakmul, Campeche.

Fig. 1. Principal Coordinates Analysis (PCoA) between plots of yesales and secondary vegetation in Once de Mayo, Calakmul, Campeche.

karwinskyana O.Berg (462). En la VS las especies que destacaron fueron: *Hampea trilobata* Standl. (74), *Croton icche* Lundell (45), *M. browni* (40), *Sideroxylon salicifolium* (L.) Lam. (25) y *Eugenia ibarrae* Lundell (17). Entre los yesales y la VS se comparten 27 especies, siendo las más abundantes *C. latifolia*, *M. browni*, *Gymnopodium floribundum* Rolfe y *Haematoxylum campechianum* L. (Apéndice digital).

El ANOSIM mostró que la composición de especies entre yesales y VS fue significativamente diferente ($R = 0.9904$, $P = 0.0016$). Según el análisis SIMPER se presentó una disimilitud del 90.96 % entre yesales y VS; las especies que contribuyen a estas diferencias se presentan en la Tabla 2. Estos resultados son congruentes con el PCoA, en el que las dos primeras coordenadas representaron el 55.7 % de la variabilidad (33.87 y 17.87 % respectivamente), que permitió reconocer que las parcelas de VS son diferentes de las de parcelas de yesales, es decir presentan una composición de especies distinta (Fig. 1), con

condiciones edáficas significativamente diferentes (Tabla 1).

En las curvas de diversidad con rarefacción y extrapolación por muestras, se observa que los valores de diversidad verdadera evaluados (riqueza, Shannon y Simpson) son significativamente menores en los yesales respecto de la VS (Fig. 2A). En relación con la completitud del inventario se observa que en el caso de los yesales está fue de 88.5 %; mientras en la VS fue de 52.9 % para las tres unidades muestreadas y de 79.5 % respecto a la extrapolación realizada para 14 unidades de muestreo (Fig. 2B). En cuanto a los valores de altura y diámetro, se encontraron diferencias significativas entre yesales y VS, siendo significativamente menor en ambos casos para los yesales (Tabla 1).

Al analizar la posible relación entre las diferencias en los valores de altura promedio, diámetro promedio y diversidad respecto de las condiciones edáficas presentes en yesales y VS, se encontró que en todos los casos se presentan relaciones significativas (Fig. 3, Fig. 4, Fig. 5). Los valores de diversidad (1D), altura

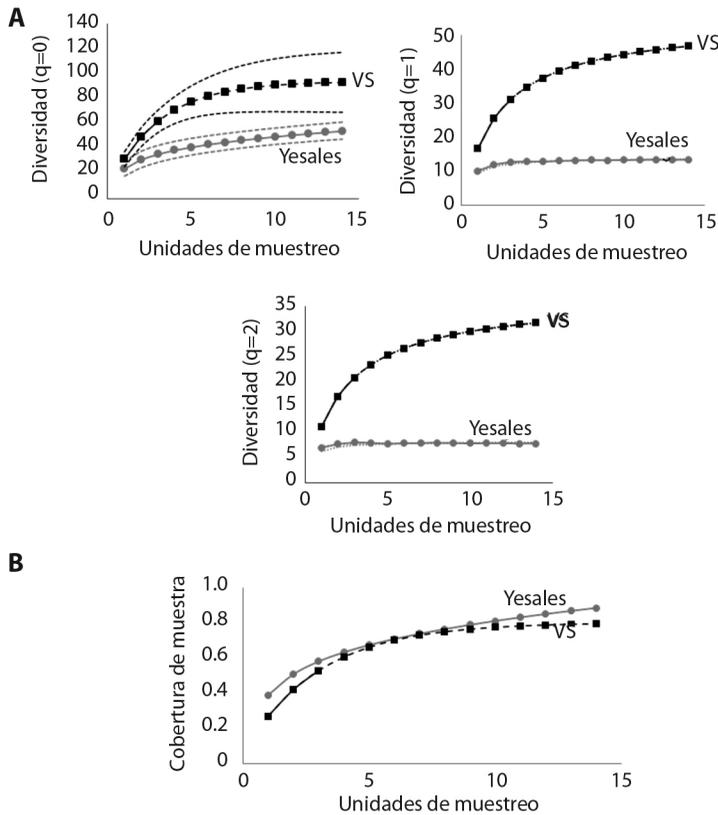


Fig. 2. A. Curvas de rarefacción (líneas continuas) y extrapolación (líneas punteadas) basadas en el tamaño de muestra de la diversidad de especies arbóreas presentes en yesales y vegetación secundaria (VS). **B.** Curva de completitud del inventario para las muestras con rarefacción (líneas continuas) y con extrapolación (líneas punteadas) de especies arbóreas presentes en yesales y vegetación secundaria (VS) en Once de Mayo, Calakmul, Campeche.

Fig 2. A. Rarefaction curves (solid lines) and extrapolation (dotted lines) based on the sample size of the diversity of tree species present in yesales and secondary vegetation (VS). **B.** Inventory completeness curve for samples with rarefaction (solid lines) and with extrapolation (dotted lines) of tree species present in yesales and secondary vegetation (VS) in Once de Mayo, Calakmul, Campeche.

TABLE 2

Especies que contribuyen con los mayores porcentajes de disimilitud encontradas en yesales y vegetación secundaria en Once de Mayo, Calakmul, Campeche

TABLE 2

Species that contribute the highest percentages of dissimilarity found in yesales and secondary vegetation in Once de Mayo, Calakmul, Campeche

Especie	Pd	% Contr.	% Contr. A
<i>Cameraria latifolia</i> L.	18.96	20.8	20.84
<i>Bonellia flammea</i> (Millsp. ex Mez) B.Stähl & Källersjö	8.21	9.0	29.87
<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urb.	4.66	5.1	34.99
<i>Diospyros bumelioides</i> Standl.	4.42	4.9	39.86
<i>Eugenia karwinskyana</i> O.Berg	4.32	4.8	44.62
<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	4.29	4.7	49.33
<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	3.89	4.2	53.62
<i>Hampea trilobata</i> Standl.	3.74	4.1	57.73

Promedios de disimilitud (Pd); porcentaje de contribución (% Contr.); porcentaje de contribución acumulado (% Contr. A).

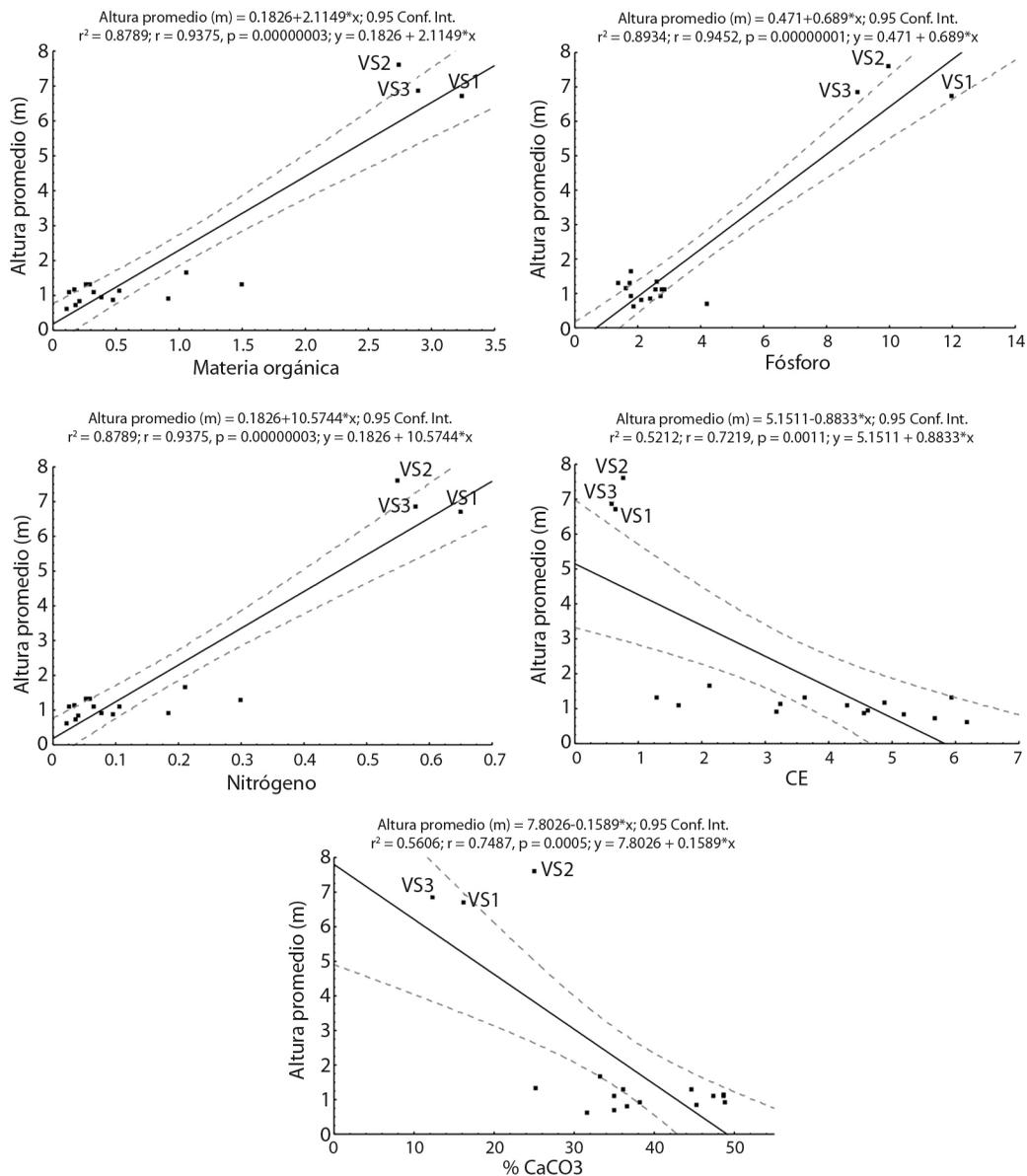


Fig. 3. Relación entre altura promedio de especies leñosas y las condiciones edáficas presentes en yesales y vegetación secundaria en Once de Mayo, Calakmul, México.

Fig. 3. Relationship between average height of woody species and the edaphic conditions present in yesales and secondary vegetation in Once de Mayo, Calakmul, Mexico.

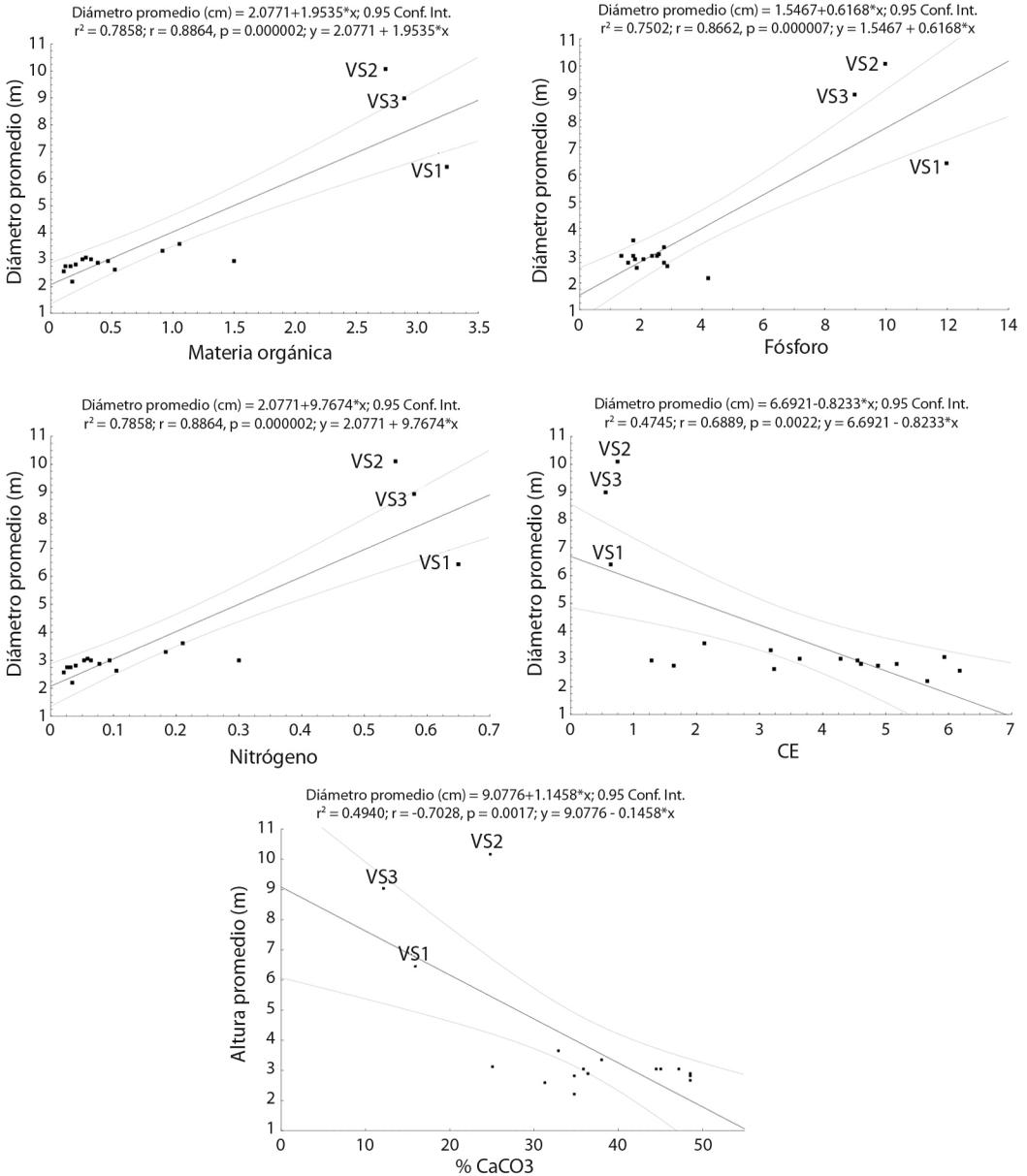


Fig. 4. Relación entre diámetro promedio de especies leñosas y las condiciones edáficas presentes en yesales y vegetación secundaria en Once de Mayo, Calakmul, México.

Fig. 4. Relationship between average diameter of woody species and the edaphic conditions present in yesales and secondary vegetation in Once de Mayo, Calakmul, Mexico.

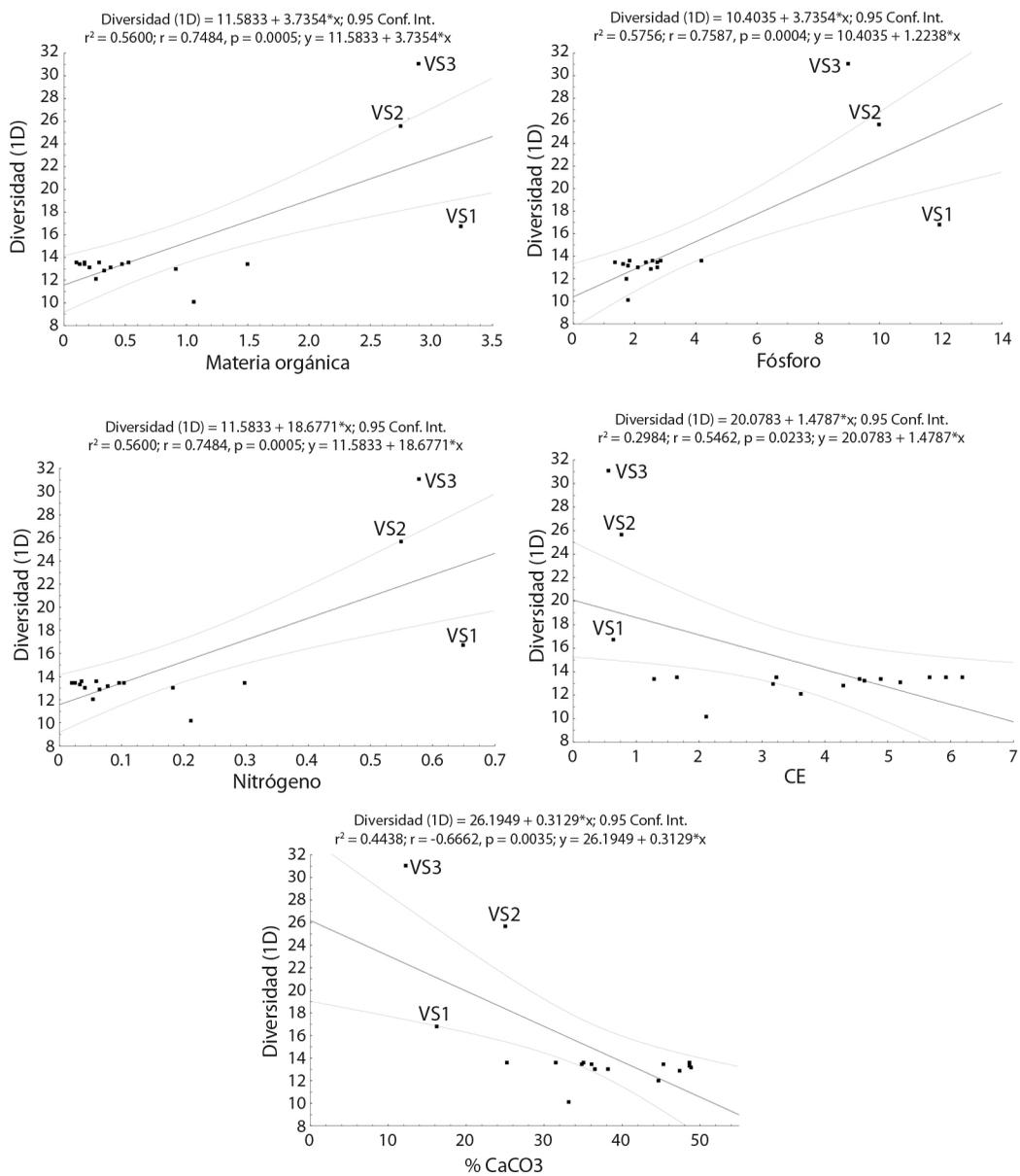


Fig. 5. Relación entre diversidad (1D) de especies leñosas y las condiciones edáficas presentes en yesales y vegetación secundaria en Once de Mayo, Calakmul, México.

Fig. 5. Relationship between diversity (1D) of woody species and the edaphic conditions present in yesales and secondary vegetation in Once de Mayo, Calakmul, Mexico.



y diámetro aumentan conforme se presentan mayores cantidades de N, P y MO; mientras que menores porcentajes de CaCO_3 y la disminución en los valores de CE (salinidad) se relacionan con un aumento en la diversidad, la altura y el diámetro.

DISCUSIÓN

Diversos autores han reportado bajas cantidades de MO, P y N en suelos kársticos, como es el caso de las condiciones edáficas estimadas para yesales en este estudio (García et al., 2005; Jiang et al., 2006; Zhang et al., 2006; Du et al., 2011; Liu et al., 2018; Geekiyanage et al., 2019; Wang et al., 2019). Estas condiciones edáficas están asociadas a la alta concentración de CaCO_3 que afecta la estabilización de la MO lo que genera una baja disponibilidad de N y P, pues ambos elementos se unen al Ca, lo que dificulta que queden libres para ser absorbidos por las plantas (Hu et al., 2012; Pan et al., 2016). Además, los nutrientes disueltos se lixivian fácilmente en los porosos suelos kársticos lo que limita aún más la disponibilidad de N y P (Zhang et al., 2011; Pan et al., 2016; Geekiyanage et al., 2019; Wang et al., 2019). Los valores encontrados para yesales y VS, respecto a estos tres elementos de la fertilidad del suelo, concuerdan con estudios que han señalado valores particularmente bajos para el P y el N en áreas abiertas o con vegetación secundaria en fases tempranas que aumentan conforme avanza la sucesión (Jiang et al., 2006; Zhu et al., 2012; Aryal et al., 2015).

En contraste al efecto de los altos porcentajes de CaCO_3 en la MO, la CE, es decir la salinidad es afectada positivamente (Umer et al., 2020), lo que se refleja en valores altos como los encontrados en los yesales, que concuerdan con lo reportado por Chang et al., (2018) para el área con suelos kársticos en China.

La composición de especies en los yesales es semejante a la que se ha reportado para selvas subperennifolias en Calakmul, donde destacan especies de las familias Fabaceae, Rubiaceae y Sapotaceae (Díaz-Gallegos et al., 2002; Lawrence et al., 2004; Vester et al., 2007;

Zamora-Crescencio et al., 2012; García-Licona et al., 2014; Esparza-Olguín & Martínez-Romero, 2018; Esparza-Olguín et al., 2019). Estas familias se encuentran también entre las diez más frecuentes y con mayor número de especies en la península de Yucatán (Ibarra-Manríquez et al., 1995; Carnevali et al., 2010; Pérez-Sarabia et al., 2017). En cuanto a las especies más abundantes en los yesales, todas han sido reportadas para selvas bajas y medianas en Calakmul y otras áreas de la península de Yucatán (Ibarra-Manríquez et al., 1995; Carnevali et al., 2010; Ochoa-Gaona et al., 2018).

La diversidad estimada para los yesales fue menor a la reportada en otros estudios para las selvas subperennifolias de Calakmul; en contraste el valor estimado para la VS es semejante a los estimados en otros estudios (Díaz-Gallegos et al., 2002; Báez-Vargas et al., 2017; Esparza-Olguín & Martínez-Romero, 2018; Esparza-Olguín et al., 2019). A pesar de la diferencia en el tamaño de la muestra entre yesales y VS, los resultados de los análisis de rarefacción y extrapolación permiten sugerir que la diferencia en la composición de especies y la diversidad entre yesales y VS, puede explicarse por las condiciones edáficas contrastantes a las que están asociadas, lo que quedó de manifiesto al analizar la relación entre los valores de diversidad y los correspondientes a MO, N y P. En este sentido, diversos autores han reportado que la distribución de las especies arbóreas en áreas tropicales kársticas están fuertemente relacionadas con las condiciones edáficas (Pérez-García et al., 2009; Guo et al., 2017; Wang et al., 2019); presentando especies que no necesariamente muestran adaptaciones específicas para este tipo de suelo pero que toleran las limitaciones químicas o físicas asociadas o bien que desarrollan relaciones con la microbiota del suelo para poder tolerar dichas limitaciones (Zhu et al., 2012; Lu et al., 2014; Pan et al., 2018; Geekiyanage et al., 2019; Wang et al., 2019).

Si bien la composición de especies en los yesales es semejante a la que se ha reportado para selvas subperennifolias en Calakmul y la península de Yucatán, sus características de

la estructura horizontal (diámetro) y vertical (altura) son menores a las reportadas para estas selvas en la región a pesar de tratarse de especies arbóreas con individuos que ya son reproductivos. Los valores de diámetro y de altura de la vegetación estimados para yesales en este estudio son menores a las reportadas para áreas con selva baja subperennifolia e incluso para vegetación secundaria en fase temprana, es decir, con hasta cinco años de recuperación en la región de Calakmul (Díaz-Gallegos et al., 2002; Lawrence et al., 2004; Vester et al., 2007; García-Licona et al., 2014). Por ejemplo, Lawrence et al., (2004) documentaron que, en vegetación secundaria en fase temprana, los diámetros dominantes oscilan entre 1 y 5 cm; mientras Vester et al., (2007) reportan, para vegetación secundaria con entre 2 y 5 años en recuperación, un diámetro promedio de hasta 8.4 cm y una altura de 7.2 m. La relación significativa entre los valores promedio de altura y diámetro en los yesales respecto a la cantidad de MO, P y N disponibles, así como al porcentaje de CaCO_3 y la CE, indican que las bajas tallas, tanto en altura como en diámetro, de los individuos arbóreos en los yesales pueden explicarse a partir de la poca disponibilidad de nutrientes (García et al., 2005; Jiang et al., 2006; Zhang et al., 2006; Du et al., 2011; Liu et al., 2018; Geekiyanage et al., 2019), la alta concentración de CaCO_3 que limita aún más la disponibilidad de P y N (Hu et al., 2012; Pan et al., 2016), y los altos valores de CE que afectan la absorción de nutrientes por parte de las plantas (Chang et al., 2018).

En conclusión, la vegetación presente en los yesales tiene una composición semejante a la presente en selvas subperennifolias de Calakmul. Sin embargo, como se esperaba las características estructurales horizontal (diámetros) y vertical (altura) son menores incluso a las que se presentan en vegetación secundaria en etapas tempranas. Lo anterior, a pesar de presentar individuos reproductivos de las especies más abundantes y de tratarse de vegetación que no ha sido usada en al menos 65 años. Estas tallas pequeñas en los individuos arbóreos están relacionadas con el alto porcentaje

de CaCO_3 y los altos valores de CE que condicionan en parte la poca disponibilidad de MO, N y P afectando el crecimiento de los árboles. Los resultados de este estudio contribuyen a sustentar la idea de que condiciones edáficas precarias afectan negativamente la diversidad y estructura (horizontal y vertical) de la vegetación arbórea en suelos kársticos.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los habitantes de Once de Mayo por su apoyo para la realización del trabajo, a Demetrio Álvarez y Manuel Arana por la identificación de las especies y a Pedro Alberto Concha por el trabajo de campo. A los proyectos Monitoreo Adaptativo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul (FMCN) y Monitoreo adaptativo: mitigación y adaptación ante el cambio climático en Calakmul, Campeche (PEMEX), que financiaron el trabajo de campo. A los revisores anónimos por ayudarnos a mejorar este manuscrito.

RESUMEN

Introducción: La vegetación arbórea de selvas que se desarrolla en ambientes kársticos dominados por carbonato de calcio enfrenta la restricción de agua y nutrientes, lo que condiciona su desarrollo.

Objetivo: Analizar la composición, diversidad y estructura de la vegetación arbórea que se desarrolla en afloramientos de calcio (yesales) y sus condiciones edáficas comparándolas con las presentes en vegetación secundaria (VS).

Métodos: Se emplearon 17 parcelas de 1 000 m², 14 en yesales y 3 en VS. Se obtuvo una muestra compuesta de suelo por parcela y estimamos pH, conductividad eléctrica



(CE-salinidad), % de carbonatos de calcio (CaCO_3), materia orgánica (MO), fósforo (P) y nitrógeno (N). La diferencia en la composición de especies se evaluó mediante un análisis de similitud (ANOSIM). Empleamos métodos de rarefacción y extrapolación, estimando la diversidad mediante los números de Hill ($q = 0$, $q = 1$ y $q = 2$). Se utilizó un análisis de regresión lineal para evaluar la influencia de las características edáficas en la diversidad, el diámetro y la altura promedios.

Resultados: Los suelos en yesales presentaron concentraciones bajas de MO, P y N, valores altos de CE-salinidad y altos porcentajes de CaCO_3 . Se registraron 6 443 individuos de 54 especies en yesales y 594 individuos de 62 especies en la VS, siendo la composición significativamente diferente. La diversidad, los valores promedio de altura y diámetro fueron menores en yesales respecto de VS, estas diferencias estuvieron relacionadas con las condiciones edáficas.

Conclusiones: La vegetación arbórea en yesales tiene una composición semejante a la de selvas subperennifolias de Calakmul. Las tallas pequeñas de los árboles están relacionadas con el alto porcentaje de CaCO_3 y los altos valores de CE que condicionan la disponibilidad de MO, N y P. Este estudio apoya la idea de que precarias condiciones edáficas tienen una influencia negativa en la diversidad y la estructura horizontal y vertical de la vegetación arbórea.

Palabras clave: curvas de rarefacción y extrapolación; suelos kársticos; composición de especies; riqueza de especies; similitud.

REFERENCIAS

- Aguilar-Duarte, Y., Maya-Martínez, A., Esparza-Olguín, L., Hernández-García, G., Canales-Cruz, R. & Chiquini-Heredia, W. (2019). Actualización cartográfica forestal en una zona kárstica del sureste mexicano. En O. Fraustro Martínez (Ed.), *Conocimientos y saberes sobre el karst de México* (pp. 95–115). Acts With Science.
- Aryal, D., de Jong, B., Ochoa-Gaona, S., Mendoza-Vega, J., & Esparza-Olguín, L. (2015). Successional and seasonal variation in litterfall and associated nutrient transfer in semi-evergreen tropical forest of SE Mexico. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 103(1), 45–60. <https://doi.org/10.1007/s10705-015-9719-0>
- Báez-Vargas, A. M., Esparza-Olguín, L., Martínez-Romero, E., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N., & González-Valdivia, N. A. (2017). Efecto del manejo sobre la diversidad de árboles en vegetación secundaria en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, 65(1), 41–53. <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i1.20806>
- Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas*, 21(1-2), 136–147.
- Barlow, J., França, F., Gadner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E. P., Ferreira, J., Guénard, B., Gontijo Leal, C., Isaac, V., Lees, A. C., Parr, C., Wilson, S., Young, P. J., & Graham, N. A. J. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559, 517–526. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0301-1>
- Bautista, F., & Palacio-Aponte, G. (2011). Parte III. Regionalización edáfica del territorio de México. Capítulo 24. Península de Yucatán. En P. Krasilnikov, F. J. Jiménez, T. Reyna, & N. E. García (Eds.), *Geografía de suelos de México* (pp. 355–406). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bautista, F., Palacio-Aponte, G., Quintana, P., & Zinck, J. A. (2011). Spatial distribution and development of soils in tropical karst areas from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Geomorphology*, 135(3-4), 308–321. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.02.014>
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 326–349. <https://doi.org/10.2307/1942268>
- Carnevali, G., Tapia-Muñoz, J. L., Duno de Stefano, R., & Ramírez, I. M. (2010). *Flora ilustrada de la Península de Yucatán: Listado Florístico*. Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Clark, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Chang, J., Zhu, J., Xu, L., Su, H., Gao, Y., Cai, X., Peng, T., Wen, X., Zhang, J., & He, N. (2018). Rational land-use types in the karst regions of China: Insights from soil organic matter composition and stability. *Catena*, 160, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.09.029>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chiquini-Heredia, W., Esparza-Olguín, L., Peña-Ramírez, Y., Maya-Martínez, A., & Martínez-Romero, E. (2017). Estructura y diversidad en selva inundable al centro y sur de Calakmul. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 4(12), 511–524. <https://doi.org/10.19136/era.a4n12.859>
- Díaz-Gallegos, J. R., Castillo-Acosta, O., & García-Gil, G. (2002). Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *Universidad y Ciencia*, 18(35), 11–28.

- Du, Y., Pan, G., Li, L., Hu, Z., & Wang, X. (2011). Leaf N/P ratio and nutrient reuse between dominant species and stands: predicting phosphorus deficiencies in Karst ecosystems, southwestern China. *Environmental Earth Sciences*, 64, 299–309. <https://doi.org/10.1007/s12665-010-0847-1>
- Ellis, E. A., Hernández-Gómez, I. U., & Romero-Montero, J. A. (2017). Los procesos y causas del cambio en la cobertura forestal de la Península de Yucatán, México. *Ecosistemas*, 26(1), 101–111. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2017.26-1.16>
- Esparza-Olguín, L., & Martínez-Romero, E. (2018). Diversidad y carbono almacenado en el área forestal permanente de Álvaro Obregón, Calakmul, Campeche. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9(45), 152–186. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i45.141>
- Esparza-Olguín, L., Vargas-Contreras, J. A., Martínez-Romero, E., & Escalona-Segura, G. (2019). Diversidad y biomasa de la selva circundante al Volcán de los Murciélagos, en Campeche, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 6(16), 79–90. <https://doi.org/10.19136/era.a6n16.1986>
- Estrada-Medina, H., Jiménez-Osorio, J. J., Álvarez-Rivera, O., & Barrientos-Medina, R. C. (2019). El karst de Yucatán: origen, morfología y biología. *Acta Universitaria Multidisciplinary Scientific Journal*, 29, 1–18.
- Fenton, O., Mellander, P. E., Daly, K., Wall, D. P., Jahangir, M. M. R., Jordan, P., & Richards, K. G. (2017). Integrated assessment of agricultural nutrient pressures and legacies in karst landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 239, 246–256. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.014>
- García, J., Mizrahi, A., & Bautista, F. (2005). Manejo campesino de las selvas bajas y selección de especies arbóreas para barbechos mejorados en Hocabá, Yucatán. En F. Bautista & G. Palacio (Eds.), *Caracterización y Manejo de los Suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales* (pp. 195–208). Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán, Instituto Nacional de Ecología, México.
- García-Gil, G., Palacio Prieto, J. L., & Ortiz Pérez, M. A. (2002). Reconocimiento geomorfológico e hidrográfico de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas*, 48, 7–23.
- García-Licona, J. B., Esparza-Olguín, L., & Martínez-Romero, E. (2014). Estructura y composición de la vegetación leñosa de selvas en diferentes estadios sucesionales en el ejido El Carmen II, Calakmul, México. *Polibotánica*, 38, 1–26.
- Geekiyange, N., Manage Goodale, U., Cao, K., & Kitajima, K. (2019). Plant ecology of tropical and subtropical karst ecosystems. *Biotropica*, 51, 626–640. <https://doi.org/10.1111/btp.12696>
- Guo, Y., Wang, B., Mallik, A. U., Huang, F., Xiang, W., Ding, T., Wen, S., Lu, S., Li, D., He, Y., & Li, X. (2017). Topographic species-habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest, China. *Journal of Plant Ecology*, 10(3), 450–460. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw057>
- Hammer, Ø, Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (s.f.). *PAST 4.06b: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis*. <http://nhm2.uio.no/norlex/past/download.html>
- Hu, L., Su, Y., He, X., Wu, J., Zheng, H., Li, Y., & Wang, A. (2012). Response of soil organic carbon mineralization in typical Karst soils following the addition of ¹⁴C-labeled rice straw and CaCO₃. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 92(5), 1112–1118. <https://doi.org/10.1002/jsfa.4647>
- Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J. L., & Durán-García, R. (1995). Riqueza de especies y endemismos del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 57, 49–77. <http://dx.doi.org/10.17129/botsoci.1476>
- Jardel-Peláez, E. J. (2015). *Guía para la caracterización y clasificación de hábitats forestales*. Comisión Nacional Forestal, Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/49/6661Gu%C3%ADa%20web%20para%20la%20caracterizaci%C3%B3n%20y%20clasificaci%C3%B3n%20final.pdf>
- Jiang, Y. J., Yuan, D. X., Zhang, S., Kuang, M. S., Wang, J. L., Xie, S. Y., & Li, L. L. (2006). Impact of land-use change on soil properties in a typical karst agricultural region of Southwest China: a case study of Xiaojiang watershed, Yunnan. *Environmental Geology*, 50, 911–918. <https://doi.org/10.1007/s00254-006-0262-9>
- Lawrence, D., Vester, H. F., Pérez-Salicipru, D., Eastman, J. R., Turner, B. L., Turner, B., & Geoghegan, J. (2004). Integrated Analysis of Ecosystem Interactions with Land-Use-Change: the Southern Yucatán Peninsular Region. En R. DeFries, G. Asner, & R. Houghton (Eds.), *Ecosystem interactions with land use change* (pp. 310-336). American Geophysical Union.
- Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Qiao, X., Zhao, H., Wang, S., Zhang, L., & Cai, X. (2018). Effects of nitrogen, phosphorus and potassium addition on the productivity of karst grassland: Plant functional group and community perspectives. *Ecological Engineering*, 117, 84–95. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.04.008>
- Lu, X., Toda, H., Ding, F., Fang, S., Yang, W., & Xu, H. (2014). Effect of vegetation types on chemical and biological properties of soils of karst ecosystems. *European Journal of Soil Biology*, 61, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2013.12.007>
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing.



- 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. <https://doi.org/10.17129/botsci.1660>
- Martínez, E., Sousa, M., & Ramos-Álvarez, C. H. (2001). *Listados florísticos de México. XXVII. Región de Calakmul, Campeche*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ochoa-Gaona, S., Ruíz-González, H., Álvarez-Montejo, D., Chan-Coba, G., & de Jong, B. H. J. (2018). *Árboles de Calakmul*. El Colegio de la Frontera Sur.
- Pan, F., Liang, Y., Zhang, W., Zhao, J., & Wang, K. (2016). Enhance Nitrogen availability in karst ecosystems by oxalic acid release in the rhizosphere. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00687>
- Pan, F., Liang, Y., Wang, K., & Zhang, W. (2018). Responses of fine root functional traits to soil nutrient limitations in a Karst ecosystem of southwest China. *Forest*, 9(12), 743–759. <https://doi.org/10.3390/f9120743>
- Pérez-García, E. A., Sevilha, A. C., Meave, J. A., & Scariot, A. (2009). Floristic differentiation in limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a beta approach. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 84, 45–58. <https://doi.org/10.17129/botsci.2294>
- Pérez-Sarabia, J. E., Duno de Stefano, R., Carnevali Fernández-Concha, G., Ramírez-Morillo, I., Méndez-Jiménez, N., Zamora-Crescencio, P., Gutiérrez-Báez, C., & Cetzal-Ix, W. (2017). El conocimiento florístico de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica*, 44, 39–49.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2002). *Norma Oficial Mexicana NOM-021-REC-NAT-2000, que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis*. Diario Oficial de la Federación, México.
- Umer, M. I., Rajab, S. M., & Ismail, H. K. (2020). Effect of CaCO₃ form on soil inherent quality properties of calcareous soils. *Materials Science Forum*, 1002, 459–467. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/MSF.1002.459>
- Vester, H. F., Lawrence, D., Eastman, J. R., Turner, B. L., Calmé, S., Dickson, R., Pozo, C., & Sangermano, F. (2007). Land change in the southern Yucatán and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications*, 17(4), 989–1003. <https://doi.org/10.1890/05-1106>
- Wang, K., Zhang, C., Chen, H., Yue, Y., Zhang, W., Zhang, M., & Fu, Z. (2019). Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services. *Landscape Ecology*, 34(12), 2743–2763. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00912-w>
- Wendt, T. (1993). Composition, floristics affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. En T. P. R. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, & J. Fa (Eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution* (pp. 595–680). Nueva York: Oxford University Press.
- World Flora Online. (2021). *World Flora Online*. <http://www.worldfloraonline.org>
- Zamora-Crescencio, P., Domínguez-Carrasco, M. R., Villegas, P., Gutiérrez-Báez, C., Manzanero-Acevedo, L. A., Ortega-Hass, J. J., & Puch-Chávez, R. (2012). Composición florística y estructura de la vegetación secundaria en el norte del estado de Campeche, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89, 27–35. <https://doi.org/10.17129/botsci.368>
- Zhang, P., Li, L., Pan, G., & Ren, J. (2006). Soil quality changes in land degradation as indicated by soil chemical, biochemical and microbiological properties in a karst area of southwest Guizhou, China. *Environmental Geology*, 51, 609–619. <https://doi.org/10.1007/s00254-006-0356-4>
- Zhang, X., Bai, X., & He, X. (2011). Soil creeping in the weathering crust of carbonate rocks and underground soil losses in the karst mountain areas of southwest China. *Carbonates Evaporites*, 26, 149–153. <https://doi.org/10.1007/s13146-011-0043-8>
- Zhu, H., He, X., Wang, K., Su, Y., & Wu, J. (2012). Interactions of vegetation succession, soil bio-chemical properties and microbial communities in a karst ecosystem. *European Journal of Soil Biology*, 51, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2012.03.003>