

# Investigación Ambiental

Ciencia y política pública

Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT • Volumen 4 • Número 2  
Julio-diciembre de 2012 • Publicación semestral arbitrada • ISSN 2007-4492

Perspectivas y retos en el estudio del manejo de ecosistemas en paisajes rurales:  
una síntesis

El efecto del cambio poblacional en el uso del suelo en paisajes rurales de México:  
un análisis a nivel estatal

Restauración de campos agrícolas sin competir por el uso de la tierra para  
aumentar su biodiversidad y servicios ecosistémicos

Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración  
y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales

Efectos del cambio de uso del suelo en la biomasa y diversidad de plantas leñosas  
en un paisaje de bosque tropical seco en Yucatán

Transformaciones de una selva seca por actividades humanas en el paisaje rural de  
Baja California Sur, México

Dinámica de un paisaje complejo en la costa de Veracruz

# Efectos del cambio de uso del suelo en la biomasa y diversidad de plantas leñosas en un paisaje de bosque tropical seco en Yucatán

Juan Manuel Dupuy Rada,\* José Luis Hernández Stefanoni, Rodrigo Hernández Juárez, Fernando Tun Dzul y Filogonio May Pat

## Resumen

En este trabajo se evaluaron los impactos de cambios de uso del suelo simulados bajo tres escenarios (basados en la aptitud del suelo para diferentes usos) sobre la biomasa aérea y la diversidad de especies leñosas en un paisaje de bosque tropical seco. Además, se relacionó la biomasa y la diversidad con la edad sucesional y la estructura del paisaje. Ambas variables aumentaron con la edad sucesional (variable que tuvo la mayor influencia) y variaron con la topografía y la estructura del paisaje. Los cambios de uso del suelo afectarían más a la biomasa que a la diversidad. La aptitud para usos agrícolas y los cambios de uso del suelo fueron mayores en zonas planas y menores en cerros.

## Palabras clave

Aptitud del suelo, biodiversidad, biomasa aérea, configuración del paisaje, escenarios de cambio de uso del suelo, posición topográfica, sucesión.

## Summary

In this study we evaluated the impacts of three simulated land-use change scenarios (based on land suitability for different uses) on above-ground biomass and woody plant species diversity in a tropical dry forest landscape. We also related biomass and diversity to successional age and landscape structure. Both variables increased with stand age (variable with the greatest influence), and varied with topography and landscape structure. Land use changes would have a greater impact on biomass than on diversity. Land suitability for agriculture and land-use changes was greatest on flat areas and lowest on hills.

## Key words

Above-ground biomass, biodiversity, landscape configuration, land suitability, land-use change scenarios, succession, topographic position.

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., Unidad de Recursos Naturales; Calle 43 No. 130, Colonia Chuburná de Hidalgo, C.P. 97200, Mérida, Yucatán, México.

\* Correspondencia: [jmdupuy@cicy.mx](mailto:jmdupuy@cicy.mx). Tel: (999) 942-8330 Ext. 367.

## INTRODUCCIÓN

La creciente demanda de recursos naturales para satisfacer el enorme crecimiento de la población humana, así como de la economía y el consumo, ha llevado a la conversión de grandes extensiones de ecosistemas naturales en campos agropecuarios a nivel mundial (MEA 2005). En México, se estima que entre el 30 y el 66% de la superficie terrestre está bajo algún uso agrícola o ganadero (Anta-Fonseca *et al.* 2008, SEMARNAT 2009). La deforestación y la fragmentación de ecosistemas naturales y su reemplazo por sistemas agropecuarios son una de las principales causas de degradación de suelos, pérdida de biodiversidad y producción de gases de efecto invernadero a nivel nacional y mundial (Balvanera *et al.* 2009, Cairns *et al.* 2000, Lambin *et al.* 2003).

Las selvas secas o bosques tropicales secos (BTS) representan el ecosistema tropical terrestre de mayor extensión a nivel mundial (Murphy y Lugo 1986), ocupando 519,597 km<sup>2</sup> en el continente americano y 197,447 km<sup>2</sup> (38% del total en el continente) en México (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). En comparación con los bosques tropicales húmedos (BHT), los BTS albergan un alto porcentaje de especies endémicas (Rzedowski 1991), han sufrido mayor deforestación (BTS: 48.5% vs. BTH: 32.2%), se encuentran menos protegidos (BTS: 7.6% vs. BTH: 16% de su área) y más amenazados (Hoekstra *et al.* 2005, Miles *et al.* 2006). A pesar de ello, los BTS han sido menos estudiados que los BTH, especialmente en cuanto a su capacidad de recuperación (resiliencia) ante actividades agropecuarias (Quesada *et al.* 2009).

Los cambios temporales en estructura y composición que experimentan las comunidades vegetales a medida que se recuperan de grandes disturbios, tales como huracanes, incendios o la conversión de bosques a terrenos agropecuarios se conoce como sucesión secundaria. Dos atributos importantes de la estructura de los bosques, que cambian a través de la sucesión, son la biomasa aérea y la riqueza (número) de especies (Chazdon *et al.* 2007, Guariguata y Ostertag 2001). La biomasa aérea se refiere al peso seco de todas las plantas, exceptuando sus raíces, y es de gran interés debido a que en ella se almacena una gran cantidad de carbono (Clark *et al.* 2001). Por otro lado, la riqueza de especies es un indicador simple y ampliamente utilizado de la biodiversidad, el cual puede tener efectos notables en el funcionamiento y la capacidad de los ecosistemas para proveer servicios

ecosistémicos (Balvanera *et al.* 2009, Rey Benayas *et al.* 2009).

Tanto la biomasa como la riqueza de especies (denominada de aquí en adelante diversidad) varían también con la fragmentación de los bosques. La fragmentación puede ser descrita en función del tamaño, la forma y el contraste entre los elementos del paisaje (fragmentos), así como por otros índices de la geometría y estructura del paisaje (McGarigal *et al.* 2002). El arreglo espacial y la configuración de los diferentes elementos en el paisaje afectan a procesos ecológicos (tales como la polinización, la dispersión de semillas y la competencia entre plantas) que determinan la biomasa y la diversidad de las comunidades de plantas (Hill & Curran, 2003). A su vez, los factores ambientales que afectan a las poblaciones de plantas suelen estar espacialmente autocorrelacionados. Por ello, la identificación y la explicación de la variación o estructura espacial de las poblaciones de plantas y de los factores ambientales que las afectan es uno de los temas de mayor interés para la ecología (Dale y Fortin, 2002); para estudiar los factores que afectan a la biomasa y a la diversidad de plantas se requiere considerar su arreglo espacial. No obstante, pocos estudios han evaluado los efectos relativos de la edad sucesional, la configuración del paisaje y la estructura (autocorrelación) espacial de los elementos muestrales sobre la diversidad y la biomasa vegetal en paisajes tropicales (Hernández-Stefanoni *et al.* 2011). Aún menos se han estudiado los efectos del cambio de uso del suelo sobre estas variables a nivel de paisaje.

La Península de Yucatán abarca una gran diversidad, tanto biológica como cultural (Colunga-GarcíaMarín y Larqué-Saavedra 2003). En esta gran región se practican estrategias de uso múltiple de los recursos naturales, las cuales incluyen varias actividades productivas, como la agricultura de roza-tumba-quema (milpa; sistema que alterna la siembra de maíz, frijol y calabaza, principalmente, con periodos de barbecho de duración variable), la agricultura intensiva y la extracción de productos forestales, entre otros (Barrera-Bassols y Toledo 2005). En gran parte, estas actividades (que han sido realizadas durante más de 2000 años) se han basado en el conocimiento tradicional acerca de la aptitud del suelo para diversos usos (Reina 1967, Rico-Gray y García-Franco 1991). Este conocimiento ha conllevado a cambios en el uso del suelo a nivel del paisaje, creando un mosaico de fragmentos de bosques de diferente edad sucesional y arreglo espacial (García-Frapoli *et al.* 2007). Por lo

tanto, es importante evaluar el uso actual del suelo, la aptitud de éste para diferentes usos y los impactos que podría tener el cambio de uso del suelo (asociado a las actividades productivas) sobre la biomasa y la diversidad de los bosques a nivel del paisaje.

El objetivo del presente estudio fue evaluar el impacto de diferentes escenarios hipotéticos de cambio de uso del suelo sobre la biomasa aérea y la diversidad de especies leñosas de BTS en un paisaje rural de Yucatán, México. Para lograr este objetivo, en primer lugar se relacionó la biomasa y la diversidad con la edad sucesional, la configuración del paisaje y la estructura (autocorrelación) espacial de los sitios de muestreo empleados en este estudio. Esto se hizo con la finalidad de explorar, por un lado, qué configuraciones del paisaje y qué edades de sucesión maximizan los valores de diversidad y de biomasa y, por otro lado, de evaluar la importancia relativa que tienen la edad sucesional, la configuración del paisaje y la estructura espacial de las muestras sobre la variación de la biomasa y la riqueza de especies en el paisaje. En segundo lugar, se evaluó la aptitud del suelo para diferentes alternativas de uso en el paisaje, se simuló cambios de uso del suelo bajo tres escenarios hipotéticos que apuntan hacia diferentes objetivos o intereses: (1) maximizar la conservación biológica, (2) maximizar la producción, (3) otorgar igual prioridad a estos dos usos del suelo, y evaluar el efecto de dichos cambios en la biomasa y la diversidad.

## MATERIALES Y MÉTODOS

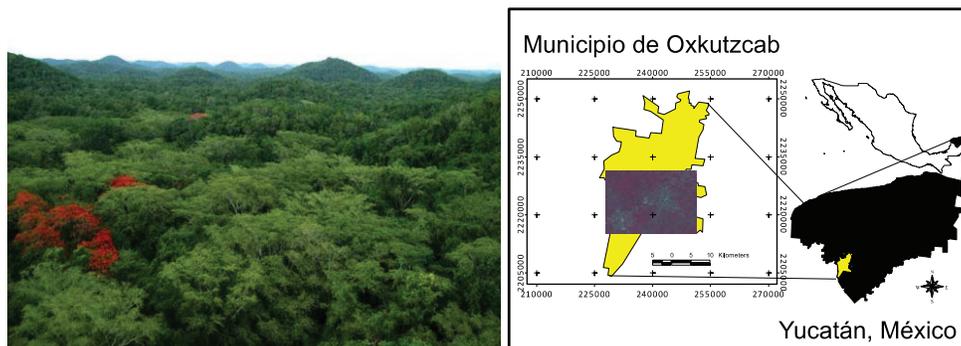
El paisaje de estudio se localiza en el SO del estado de Yucatán, al sur de la sierra de Ticul ( $20^{\circ} 01'7'' - 20^{\circ} 09'36''N$ ,  $89^{\circ} 35'59'' - 89^{\circ} 23'31''O$ ; figura 1).

El clima es cálido, sub-húmedo, con lluvias en verano (mayo a octubre) y una estación seca de noviembre a abril. La temperatura y precipitación medias anuales son de  $26^{\circ} C$  y 1000 a 1200 mm, respectivamente (Flores y Espejel 1994). La topografía consiste en lomeríos bajos con piedras calizas y planicies con suelos más profundos (Bautista-Zúñiga *et al.* 2003). La vegetación es de BTS (50 a 75% de los árboles tiran sus hojas durante la estación seca) de diferente edad de abandono tras un uso agrícola tradicional (milpa). La zona tiene una larga historia (más de 2000 años) de asentamientos mayas (Rico-Gray y García-Franco 1991) y actualmente existen tres comunidades rurales mayas: Xul, Xkobenhaltún y Yaxhachén, cada una con menos de 2000 habitantes (Hernández Juárez 2011).

A partir de una imagen de satélite se obtuvo un mapa de la cobertura del suelo en un paisaje de  $22 \times 16$  km, en el que se identificaron las siguientes coberturas del suelo: 1) BTS de 3 a 8 años de edad (CV1); 2) BTS de 9-15 años de edad (CV2); 3) BTS de más de 15 años de edad en zonas planas (CV3), 4) BTS de más de 15 años de edad en cerros (CV4); 5) zonas agropecuarias, principalmente bajo agricultura tradicional (milpa) y mecanizada y 6) carreteras y poblados.

Para obtener la información de campo se seleccionaron 23 unidades de paisaje (UP) de  $1 \text{ km}^2$  cada una, con diferentes grados de fragmentación del paisaje. En cada UP se establecieron 12 parcelas de muestreo de  $200 \text{ m}^2$  distribuidas entre las clases CV1 a CV4 (276 parcelas en total). La edad de sucesión o abandono de cada parcela se determinó a través de entrevistas con pobladores locales que han vivido y trabajado la tierra por más de 40 años. En cada parcela se identificaron

Figura 1. Localización del área de estudio y vista panorámica en la época de lluvias.



todas las plantas leñosas mayores a 5 cm de diámetro normal y se utilizó como medida de diversidad el número de especies por parcela. Además, se midió la altura de cada planta y el diámetro de cada tallo para estimar la biomasa aérea a partir de ecuaciones alométricas que relacionan el diámetro y la altura con la biomasa aérea (Cairns *et al.* 2003). Las diferencias en diversidad y biomasa entre las clases de vegetación se evaluaron con análisis de varianza de una vía y la prueba de Tukey para las comparaciones *post hoc*.

Con el mapa obtenido en la clasificación supervisada y usando el software FRAGSTATS (McGarigal *et al.* 2002), se calcularon diferentes índices de la estructura y composición del paisaje, a nivel de tipo de fragmento, para cada cobertura de vegetación (CV1-CV4) en las 23 unidades de paisaje. La selección de los índices consideró aquellos que midieran diferentes aspectos de la configuración del paisaje, que tuvieran un mejor potencial explicativo en relación con la biomasa y la diversidad y que fuesen más frecuentemente utilizados en estudios de ecología del paisaje (Mazerolle & Villard 1999). Basándonos en estos criterios, se seleccionaron seis índices para este estudio: densidad de parches (PD), densidad de bordes (ED), promedio ponderado del índice de forma (SHAPE\_AM), promedio ponderado del índice de proximidad (PROX\_AM), promedio ponderado por área de la distancia euclidiana (ENN\_AM) y contraste total de bordes (TECI). Una descripción detallada de los métodos para calcular estos índices se encuentra en (Hernández-Stefanoni *et al.* 2011).

Se generó un conjunto de vectores o variables espaciales a partir de las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo, las cuales fueron utilizadas como variables explicativas en los modelos de regresión. Para ello se utilizó el análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM por sus siglas en inglés; Borcard *et al.* 2004). Este conjunto de variables tiene una estructura en todas las escalas espaciales contenidas en el área de estudio donde se localizan los sitios de muestreo (Borcard *et al.* 2004). El conjunto de variables explicativas se obtuvo con la función PCNM del software R (Dray *et al.* 2006) y el procedimiento para obtener estas variables está descrito en Hernández-Stefanoni *et al.* (2011). Posteriormente, se dividió la variación total de la biomasa y la diversidad explicada por los diferentes componentes en: variación debida únicamente a la edad de sucesión, a la configuración del paisaje, a la estructura espacial y

a la compartida por los tres componentes (Hernández-Stefanoni *et al.* 2011).

Se consideraron cuatro diferentes usos del suelo en el paisaje: conservación, aprovechamiento forestal no maderable (AFNM; principalmente para la obtención de leña y materiales de construcción de casas tradicionales), agricultura tradicional (milpa) y agricultura intensiva (uso continuo del suelo con aplicación de tractores, fertilizantes y pesticidas). Se elaboraron mapas de aptitud del suelo para cada tipo de uso del suelo a través de un análisis multicriterio (Malczewski y Jackson, 2000), considerando tanto factores biofísicos como factores relacionados con la actividad humana. Se consideraron los siguientes factores biofísicos: pendiente, porcentaje de pedregosidad superficial del suelo, pH, contenido de materia orgánica y de fósforo del suelo, altura del bosque, número de plantas leñosas y su diámetro, diámetro de las especies utilizadas para construcción, abundancia de especies utilizadas para leña, número total de especies leñosas, número de especies raras y número de especies usadas para leña o construcción. Como factores relacionados con la actividad humana se consideraron la distancia a poblados, la distancia a carreteras y la distancia a caminos secundarios (Hernández-Juárez 2011).

Posteriormente, los mapas de aptitud para cada alternativa de uso de suelo fueron utilizados como base en la generación de diferentes escenarios hipotéticos de cambio de uso del suelo. Estos escenarios simulan tres objetivos e intereses de diferentes tomadores de decisiones: (1) maximizar la conservación biológica con cambios leves de uso del suelo (15% de la superficie total convertida de vegetación natural a agricultura), (2) maximizar la producción agrícola (35% de la superficie convertida a agricultura), (3) otorgar igual prioridad a todos los usos del suelo (25% de la superficie convertida a agricultura; Hernández Juárez 2011). Estos escenarios se diseñaron a través de un análisis multi-objetivos (Bello-Pineda *et al.* 2006), asignando diferentes porcentajes de la superficie total del paisaje a cada alternativa de uso del suelo, con base en la aptitud del suelo y la prioridad que debe tener cada uso de suelo en cada escenario. Finalmente, con la finalidad de evaluar los efectos del cambio de uso del suelo sobre la biomasa y la diversidad, en cada escenario se dedujeron las áreas que serían convertidas a terrenos agrícolas, se calculó la nueva configuración del paisaje con las métricas y se estimó la biomasa y la diversidad a partir de las parcelas que no serían convertidas a agricultura.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Biomasa y diversidad por clase de vegetación

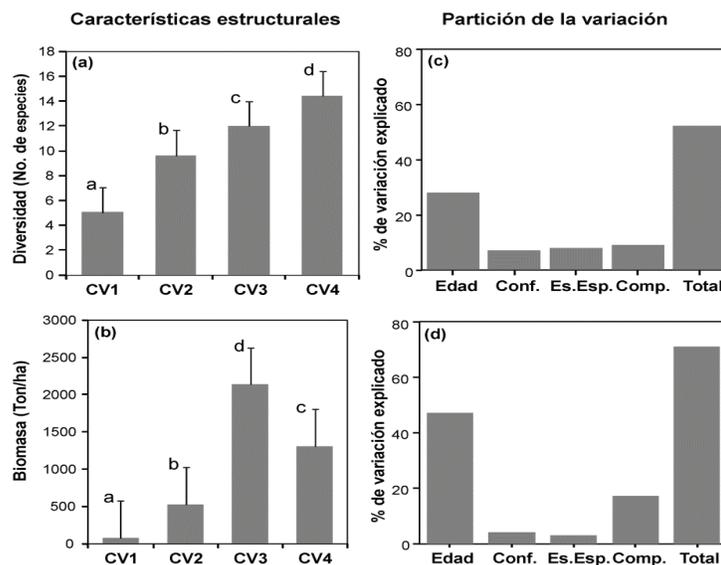
La biomasa y la diversidad de plantas leñosas aumentaron con la edad sucesional ( $F_{3,275} = 105.8$ ,  $p < 0.001$ ) y variaron con la posición topográfica ( $F_{3,275} = 90.9.9$ ,  $p < 0.001$ ). La diversidad fue mayor en los cerros (CV4) que en las planicies (CV3), mientras que la biomasa mostró el patrón inverso (figura 2a, b). Varios estudios han reportado un aumento en la biomasa y la diversidad vegetal de las selvas con la edad de sucesión, asociados principalmente al crecimiento de los árboles y a la colonización paulatina de nuevas especies, respectivamente (Chazdon *et al.* 2007, Guariguata y Ostertag 2001, Hernández-Stefanoni *et al.* 2011). La posición topográfica también influye de manera importante en la estructura y la diversidad, a través de cambios en la profundidad y la pedregosidad del suelo y la disponibilidad de agua en el mismo (Dupuy *et al.* 2012, Segura *et al.* 2003, White y Hood 2004). De esta manera, la mayor diversidad de plantas leñosas en los cerros (CV4) se relacionó con una mayor densidad de plantas, mientras que la menor biomasa se relacionó con una talla menor de los arbustos y árboles encontrados en esos sitios. La mayor diversidad y menor biomasa en los cerros, comparados con las

planicies están asociadas con la menor profundidad y disponibilidad de agua, pero mayor pedregosidad, contenido de materia orgánica y nutrientes del suelo presente en los cerros (Dupuy *et al.* 2012). Estos resultados indican que la mayor cantidad de biomasa en el área de estudio se encuentra en zonas planas con vegetación de mayor edad de sucesión, mientras que la mayor diversidad de especies leñosas se encuentra en cerros con vegetación de mayor edad de sucesión.

### Influencia de la edad de la sucesión, la configuración del paisaje y la estructura espacial

La edad sucesional, la configuración del paisaje y la estructura (autocorrelación) espacial explicaron en conjunto mayor variación de la biomasa (68%) que de la diversidad de plantas leñosas (44%). Además, la edad sucesional fue el factor que tuvo mayor influencia, especialmente en la biomasa (figura 2c, d). Estos resultados resaltan la gran importancia de la sucesión ecológica en la estructura y diversidad de los BTS, así como en los servicios ecosistémicos que éstos brindan, incluidos la biodiversidad y la captura y almacenamiento de carbono (Chazdon 2008, Read y Lawrence 2003, Rey Banayas *et al.* 2009).

Figura 2. Valores promedio de (a) diversidad de especies leñosas y (b) biomasa aérea en diferentes clases de vegetación (CV1-CV4) y partición de la variación de (c) la diversidad y (d) la biomasa en diferentes componentes: edad de sucesión (Edad), configuración del paisaje (Conf.), estructura espacial (Es. Esp.), compartida (Comp.) y total. Las clases de vegetación que no comparten letras iguales son significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ).



Por otro lado, la configuración del paisaje y la estructura espacial también influyeron, aunque en menor grado, sobre la variación de la biomasa y, especialmente, de la diversidad (figura 2c, d). La diversidad mostró una asociación positiva con la densidad de bordes (ED, longitud de bordes por unidad de área; cuadro 1). De esta manera, en un paisaje dominado por selvas, como en este caso, un aumento en la densidad de bordes producido por actividades como la milpa tradicional, puede aumentar la diversidad de plantas leñosas. Esto podría deberse a que los bordes representan ambientes más abiertos en los cuales pueden establecerse y susistir especies de lianas y de árboles pioneros como *Heliocarpus donnell-smithii*, *Mimosa bahamensis* y *Neomillspaughia emarginata*, que requieren de niveles altos de luz y que podrían verse favorecidas por dichas actividades.

Sin embargo, la diversidad también se asoció de ma-

nera inversa con la densidad de fragmentos (PD, número de fragmentos por unidad de área) y con el índice de la forma de los fragmentos (SHAPE\_AM; cuadro 1). Esto sugiere que una mayor frecuencia y extensión de cambios de uso del suelo, que conlleven a una mayor fragmentación del paisaje (con un mayor número de fragmentos de formas irregulares), disminuiría la diversidad. Tal disminución podría ocurrir debido a la pérdida local de especies raras y de especies de lento crecimiento, tales como *Cordia dodecandra*, *Exostema mexicanum* y *Parmentiera millspaughiana*, las cuales se verían negativamente afectadas por la fragmentación (Hernández-Stefanoni *et al.* 2009, Laurance 1991). Estos dos resultados aparentemente contradictorios sugieren que niveles moderados de disturbio podrían aumentar la heterogeneidad ambiental y por lo tanto la diversidad de plantas leñosas, mientras que niveles altos de disturbio, que conlleven a la fragmentación del bosque, podrían afectar negativamente la diversidad (Hernández-Stefanoni *et al.* 2011).

Por otro lado, la biomasa se asoció de manera positiva con el índice de proximidad (PROX\_AM) y de manera negativa con los índices de distancia (ENN\_AM) y de contraste entre fragmentos (TECI), aunque estas relaciones fueron comparativamente más débiles que la relación con la edad sucesional (cuadro 1). Estos resultados sugieren que un cambio en el uso del suelo que conlleve a la fragmentación del paisaje y al consiguiente aumento en el contraste y la distancia entre fragmentos podría disminuir la biomasa y, por consiguiente, la cantidad de carbono almacenado en las selvas, como se ha observado en otros estudios (Laurance *et al.* 1998, Nascimento y Laurance 2004). Esta posible disminución puede explicarse por un aumento en la mortalidad de los árboles y una proliferación de especies adaptadas a los disturbios (e.g. árboles pioneros y lianas, D'Angelo *et al.* 2004), las cuales tienen una biomasa menor que la de los árboles que dominan en las selvas de mayor edad sucesional (de lento crecimiento y alta densidad de madera).

#### Aptitud del suelo para diferentes usos y cambios en diversidad y biomasa ante diferentes escenarios de cambio de uso del suelo

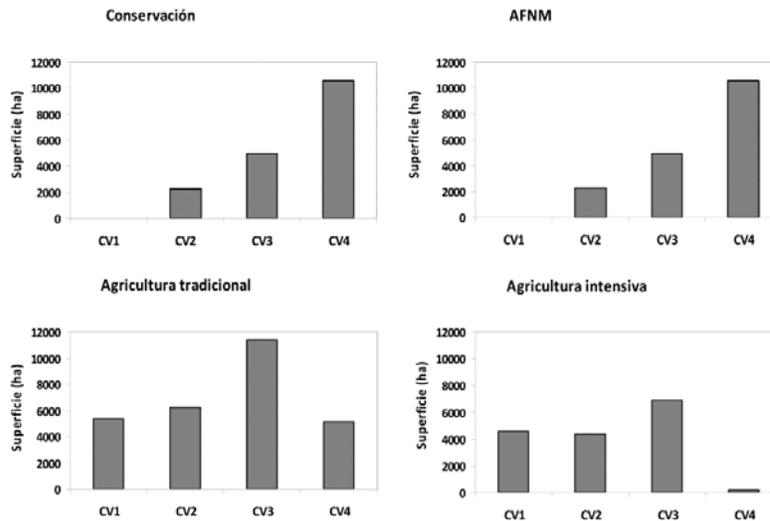
La aptitud del suelo para las diferentes alternativas de uso varió entre las clases de vegetación (figura 3). Para los usos de conservación y de aprovechamiento de productos forestales no maderables (AFNM), la mayor superficie considerada como apta o muy apta correspondió

**Cuadro 1. Coeficientes de regresión estandarizados resultantes de la relación entre la diversidad de especies y la biomasa con la edad sucesional y la estructura del paisaje.** PD: densidad de fragmentos, ED: densidad de bordes, SHAPE\_AM: promedio ponderado del índice de forma, PROX\_AM: promedio ponderado del índice de proximidad, ENN\_AM: promedio ponderado de la distancia euclidiana, TECI: índice de contraste total de bordes.

Variable dependiente	Variable explicativa	Coefficientes de regresión
Biomasa		(R <sup>2</sup> = 0.68)
	Edad	0.734***
	PD	
	ED	
	SHAPE_AM	
	PROX_AM	0.110***
	ENN_AM	-0.096**
Número de especies		(R <sup>2</sup> = 0.44)
	Edad	0.634***
	PD	-0.128*
	ED	0.248**
	SHAPE_AM	-0.349***
	PROX_AM	
	ENN_AM	
	TECI	

Variables incluidas en el modelo con \*  $p < 0.01$ , \*\*  $p < 0.05$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

Figura 3. Superficie total de diferentes clases de vegetación (CV1-CV4) considerada como apta o muy apta para diferentes usos del suelo. AFNM = aprovechamiento de productos forestales no maderables.



a la CV4 (BTS con > 15 años en cerros) y la menor a la CV1 (BTS de 3 a 8 años). Esto se debe, en parte, a que los valores más altos de varios criterios empleados en la evaluación de la aptitud del suelo para la conservación y el AFNM, tales como el número total de especies, el número de especies raras y el número de especies utilizadas para leña y construcción, correspondieron a la CV4 y los valores más bajos a la CV1.

Por otro lado, para la agricultura tradicional y la intensiva, la mayor superficie apta o muy apta correspondió a la CV3 (BTS con > 15 años en planicies) y la menor a la CV4 (figura 3). Esto puede deberse a que la pendiente y la pedregosidad del suelo (las cuales son mayores en CV4 que en CV3) afectan notablemente la susceptibilidad a la erosión y a la facilidad de mecanización agrícola (FAO 1997) y, por ende, la aptitud para la agricultura. Los diferentes escenarios hipotéticos de cambio de uso del suelo reducirían la superficie de las distintas clases de vegetación de manera diferencial. Dado que la CV3 presentó la mayor aptitud para agricultura, mientras que la CV4 presentó la menor aptitud para ese uso, en todos los escenarios, la mayor conversión a usos agrícolas correspondería a la CV3 y la menor a la CV4 (figura 4).

Esta reducción diferencial de la superficie de cada clase de vegetación, junto con los cambios en la configuración del paisaje que ocurrirían en cada escenario, a su vez afectaría de manera diferente a la diversidad que a la biomasa. En todos los escenarios, las reducciones en

biomasa serían 6 a 7 veces mayores que en diversidad; además, las mayores reducciones en biomasa corresponderían a la clase de vegetación CV3, mientras que las mayores reducciones en diversidad corresponderían a la clase CV2, es decir, bosques secundarios de 9 a 15 años (figuras 5 y 6).

Estas diferencias pueden atribuirse, en parte, al contraste que existe entre las clases de vegetación en cuanto a la superficie transformada a agricultura (figura 4), así como en cuanto a la diversidad y a la biomasa (figura 2). Dado que la clase con mayor biomasa (CV3) sería justamente la más transformada a agricultura, es lógico que los escenarios conlleven a una gran reducción en biomasa. En contraste, como la diversidad fue mayor en la clase en la que habría menor transformación a agricultura (CV4), es de esperarse que la diversidad tenga una menor reducción en los diferentes escenarios. Por otro lado, aunque la superficie transformada a agricultura sería mayor para la clase CV1 que para la CV2 (figura 4), la diversidad y la biomasa mostraron el patrón inverso (figura 2), lo cual ayuda a explicar por qué se perdería más diversidad y biomasa en la clase CV2 que en la CV1 (figuras 5 y 6). Además, niveles bajos de fragmentación que aumenten la densidad de bordes podrían incrementar la diversidad, mientras que cualquier nivel de fragmentación que aumente el contraste y la distancia entre fragmentos reduciría la biomasa (cuadro 1), lo cual también ayuda a explicar el mayor impacto de los

Figura 4: Superficie total de diferentes clases de vegetación (CV1-CV4) en la condición actual y superficie que sería preservada o transformada a usos agrícolas bajo diferentes escenarios de uso del suelo. En los escenarios de conservación, intermedio y producción los números en paréntesis indican el porcentaje de cobertura vegetal perdida debido a su conversión a agricultura.

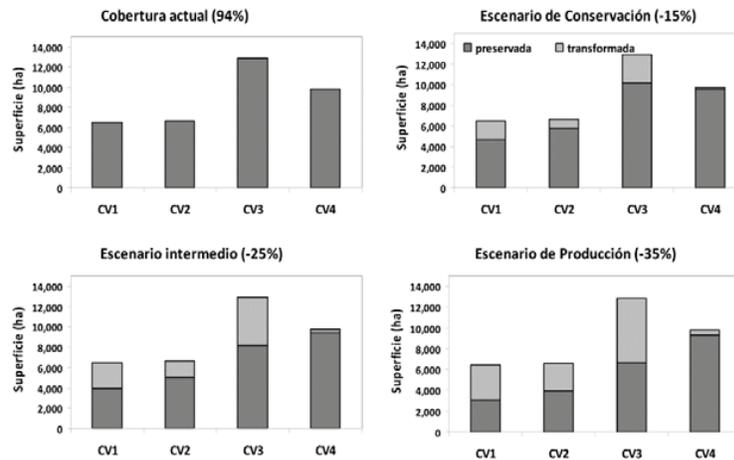
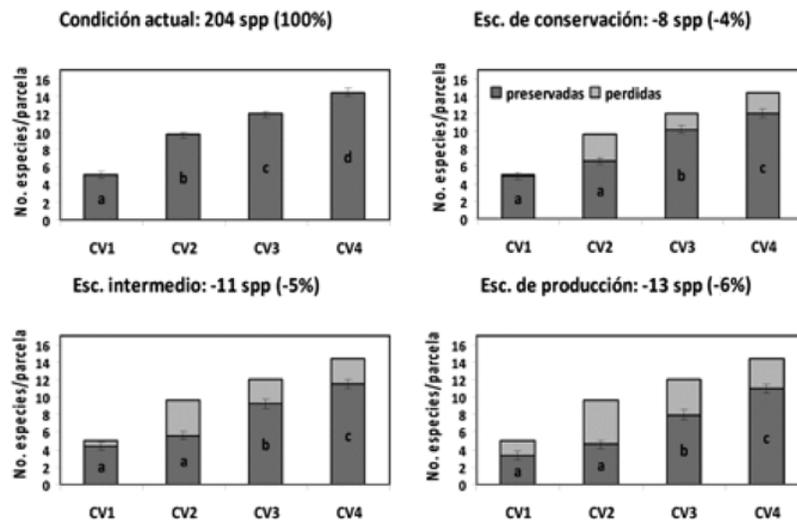


Figura 5: Diversidad promedio de especies leñosas en diferentes clases de vegetación (CV1-CV4) en la condición actual y número promedio de especies por parcela de 200 m<sup>2</sup> que se preservarían o se perderían bajo diferentes escenarios de uso del suelo. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre las clases de vegetación. En paréntesis se indica el porcentaje de especies que se perderían en cada escenario respecto al total de especies (204) registradas en todas las clases de cobertura.



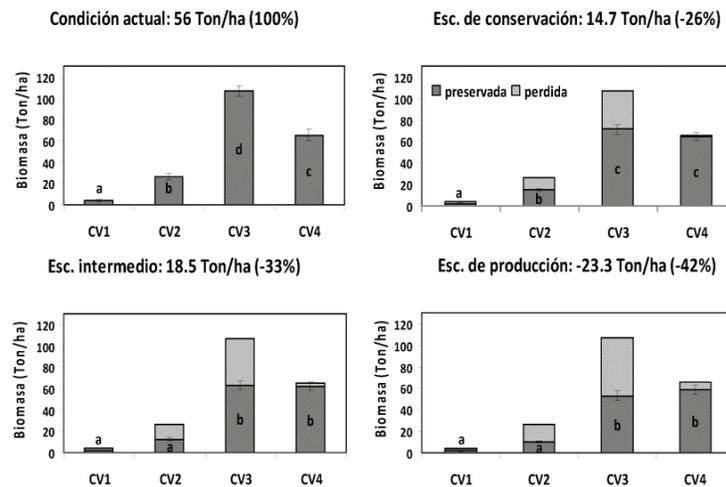
escenarios de cambio de uso del suelo sobre la biomasa comparado con la diversidad.

### CONCLUSIONES

La diversidad y la biomasa forestal a nivel de parcela dentro del área de estudio aumentaron con la edad de sucesión, pero mostraron patrones inversos con respecto a la posición topográfica; la mayor biomasa se encuentra

en zonas planas con vegetación de mayor edad sucesional, mientras que la mayor diversidad se encuentra en cerros de mayor edad sucesional. Además, la diversidad y especialmente la biomasa están determinadas por la edad de la sucesión, aunque la configuración del paisaje también influyó y nuestros resultados sugieren que cualquier nivel de fragmentación del bosque disminuiría la biomasa, mientras que niveles bajos de fragmentación podrían aumentar la diversidad. Por otro lado, la aptitud

Figura 6. Biomasa aérea promedio en diferentes clases de vegetación (CV1-CV4) en la condición actual, y bajo diferentes escenarios (Esc.) de uso. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre las clases de vegetación. En paréntesis se indica el porcentaje de la biomasa total (56 Ton/ha) que se perdería bajo cada escenario de uso.



de uso del suelo en las clases de vegetación varió según la alternativa de uso, siendo mayor para la agricultura tradicional e intensiva en las planicies y menor en los cerros (con vegetación > 15 años de edad), por lo cual se esperaba que la mayor superficie transformada a agricultura correspondiera a las planicies y la menor a los cerros. Por lo tanto, cualquier escenario de cambio de uso del suelo a terrenos agrícolas (principalmente en planicies con vegetación > 15 años de edad sucesional) y la consecuente fragmentación del paisaje conllevarían a una reducción mucho mayor en la biomasa que en la diversidad.

Concluimos que los cambios de uso del suelo en el paisaje de estudio tendrían un impacto mucho mayor en la capacidad que tienen las selvas de capturar y almacenar carbono, que en su diversidad de plantas leñosas. Este estudio resalta la importancia de evaluar la influencia relativa de la sucesión y la configuración del paisaje sobre la diversidad y la biomasa de las selvas. Nuestro estudio también muestra que para poder predecir los posibles impactos del cambio de uso del suelo sobre la capacidad de las selvas para mantener la biodiversidad y proveer servicios ecosistémicos es de suma importancia considerar la aptitud del suelo para diferentes usos.

### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los ejidos de Xkobenhaltún, Xul y Yaxhachén por permitirnos trabajar en sus terrenos y por su ayuda en la determinación de la edad sucesional, y a

James Callaghan por el apoyo logístico. Los comentarios de dos revisores anónimos ayudaron a mejorar la claridad y calidad del manuscrito. Este estudio estuvo financiado por el Fondo Mixto CONACYT-Gobierno del Estado de Yucatán (FOMIX), proyecto YUC-2008-CO6-108863, y fue presentado en el Simposio: "Manejo sostenible de ecosistemas en paisajes rurales" del III Congreso Mexicano de Ecología (Boca del Río, Veracruz, abril de 2011) con el apoyo económico de la Red Temática CONACYT de Investigación Ecosistemas (ECORED).

### LITERATURA CITADA

- Anta-Fonseca, S., J. Carabias et al. 2008. Consecuencias de las políticas públicas en el uso de los ecosistemas y la biodiversidad. En: *Capital Natural de México*, vol. III: *Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad*. CONABIO, México. Pp. 87-153.
- Balvanera, P., H. Cotler et al. 2008. Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos. En: *Capital Natural de México*, vol. II: *Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, México. Pp. 185-245.
- Barrera-Bassols, N., Toledo, V.M., 2005. Ethnoecology of the Yucatec Maya: symbolism, knowledge and management of natural resources. *Journal of Latin American Geography* 4: 9-41.
- Bautista-Zúñiga, F., E. Batllori-Sampedro, M. A. Ortiz-Pérez, G. Palacio-Aponte y M. Castillo-González. 2003. En: P. Colunga y A. Larque (eds.). *Geofomas, agua y suelo en la Península*

- de Yucatán. Naturaleza y sociedad en el área maya: Pasado, Presente y Futuro. Academia Mexicana de Ciencias y Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. Pp. 21-35.
- Bello-Pineda, J., H. R. Ponce y C. M. A. Liceaga 2006. Incorporating GIS and MCE suitability assessment modeling of coral reef resources. *Environmental Monitoring and Assessment*, 114: 225-256.
- Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C. & Tuomisto H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826-1832.
- Cairns, M. A., P. K. Haggerty, R. Alvarez, B. H. J. de Jong e I. Olmsted. 2000. Tropical Mexico's recent land-use change: a region's contribution to the global carbon cycle. *Ecological Applications* 10: 1426-1441.
- Cairns, M. A., I. Olmsted, J. Granados y J. Argáez. 2003. Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on Mexico's Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management* 186: 125-132.
- Chazdon, R. L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services in degraded lands. *Science* 320: 1458-1460.
- Chazdon, R. L., S.G. Letcher, M. V. Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 362: 273-289.
- Clark, D. A., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. Q. Chambers, J. R. Thomlinson, J. Ni, and E. A. Holland. 2001. Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* 11: 371-384.
- Colunga-GarcíaMarín, P. y A. Larqué-Saavedra. 2003. Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: Pasado, Presente y Futuro. Academia Mexicana de Ciencias y Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 255 p.
- Dale, M. R. T. y M. J. Fortin. 2002. Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Ecoscience* 9: 162-167.
- D'Angelo, S. A., A. C. S. Andrade, S. G. Laurance, W. F. Laurance, y R. C. G. Mesquita. 2004. Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 20: 243-246.
- Dray, S., P. Legendre y P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483-493.
- Dupuy, J. M., J. L. Hernández-Stefanoni, R. A. Hernández-Juárez, E. Tetetla-Rangel, J. O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F. Tun-Dzul, y F. May Pat. 2012. Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 44: 151-162.
- Flores, J. e I. Espejel. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense, Fascículo 3. México.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 1997. Zonificación agro-ecológica: guía. FAO Soils Bulletin 73. <http://www.fao.org/docrep/W2962500.htm>.
- García-Frapolli, E., B. Ayala-Orozco, M. Bonilla-Moheno, C. Espadas-Manrique y G. Ramos-Fernández. 2007. Biodiversity conservation, traditional agricultura and ecotourism: Land cover/land-use change projections for a natural protected area in the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Landscape and Urban Planning* 83: 137-153.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Hernández-Juárez, R. A. 2011. Planeación del uso del suelo en un paisaje de bosque tropical seco en es suereste de Yucatán. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., México.
- Hernández-Stefanoni, J. L., J. M. Dupuy, y M. A. Castillo-Santiago. 2009. Assessing species density and abundance of tropical trees from remotely sensed data and geostatistics. *Applied Vegetation Science* 12: 398-414.
- Hernández-Stefanoni, J. L., J. M. Dupuy, F. Tun-Dzul y F. May-Pat. 2011. Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology* 26: 355-370.
- Hill, J. L. y P. J. Curran. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30: 1391-1403.
- Hoekstra, J.M., T. M. Boucher, T. H. Ricketts y C. Roberts. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8: 23-29.
- Lambin, E.F., H.J. Geist y E. Lepers. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 205-241.
- Laurance W.F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.
- Laurance, W.F., S.G. Laurance y P. Delamonica. 1998. Tropical forest fragmentation and greenhouse gas emissions. *Forest Ecology and Management* 110: 173-180.
- Malczewski, J. y M. Jackson. 2000. Multicriteria spatial allocation of educational resources: an overview. *Socio-Economic Planning Sciences* 34: 219-235.

- Mazerolle, M. J. y M. A. Villard. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictor of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* 6: 117-124.
- McGarigal, K., S. A. Cushman, M. C. Neel y E. Ene. 2002. FRAGS-TATS: spatial pattern analysis for categorical maps. University of Massachusetts.
- MEA (Millenium Ecosystem Assessment). 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington D. C.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Nascimento, H. E. M. y W. F. Laurence. 2004. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. *Ecological Applications* 14: S127-S138.
- Portillo-Quintero, C. A. y G. A. Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-155.
- Quesada, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espirito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L. P. C. Morellato, J. S. Powers, F. D. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sanchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.
- Read, L. y Lawrence, D. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatán. *Ecological Applications* 13: 85-97.
- Reina, R. E. 1967. Milpas y milperos: implicaciones for prehistoric times. *American Anthropologist, New Series* 69: 1-20.
- Rey Benayas, J. M., A. C. Newton, A. Díaz y J. M. Bullock. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325: 1121-1124.
- Rico-Gray, V. y J. G. García-Franco. 1991. The Maya and the vegetation of the Yucatan peninsula. *Journal of Ethnobiology* 11: 135-142.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169: 259-271.
- SEMARNAT. 2009. Informe 2008 de la situación del medio ambiente en México. Secretaría de medio ambiente y recursos naturales, México, D.F.
- White, D. y C. Hood. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science* 15: 151-160.