



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**ESTRUCTURA DEL PAISAJE Y EDAD DEL BOSQUE Y
SU RELACIÓN CON LA BIOMASA AEREA Y RIQUEZA
DE ESPECIES A DIFERENTES ESCALAS
ESPACIALES EN BOSQUES TROPICALES SECOS**

Tesis que presenta

GABRIELA REYES PALOMEQUE

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: **OPCION RECURSOS NATURALES**)

Mérida, Yucatán, México

2023

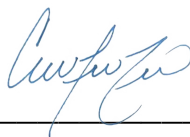
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Gabriela Reyes Palomeque** titulado “**Estructura del paisaje y edad del bosque y su relación con la biomasa aérea y riqueza de especies a diferentes escalas espaciales en bosques tropicales secos**”, fue realizado en la **Unidad de Recursos Naturales**, en el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Percepción Remota del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección del **Dr. José Luis Hernández Stefanoni**, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente



Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 10 de noviembre de 2022

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'guy*' with a horizontal line extending from the end of the signature.

Gabriela Reyes Palomeque

Este trabajo se llevó a cabo en la **Unidad de Recursos Naturales** del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y forma parte del proyecto titulado ***“Estructura del paisaje y edad del bosque y su relación con la biomasa aérea y riqueza de especies a diferentes escalas espaciales en bosques tropicales secos”*** bajo la dirección del Dr. José Luis Hernández-Stefanoni.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a CONACYT por la beca de doctorado otorgada con el número de registro 738202.

Al Dr. José Luis Hernández-Stefanoni, por ser el mejor ejemplo de lo que quisiera ser y hacer dentro del ámbito científico. Por las colaboraciones científicas, proyectos, cursos y talleres en los que me ha permitido participar, en los cuales, he podido desarrollar todo lo aprendido a lo largo de estos años. Por el tiempo, su amistad, por sus consejos invaluable y por alentarme a siempre seguir adelante y nunca desmayar. Le tengo un grandísimo respeto y cariño, a usted y a su familia.

A los doctores Juan Manuel Dupuy, José Luis Andrade y Carlos Portillo-Quintero, por sus valiosas observaciones y consejos. Ustedes son tanto personal como académicamente, un gran ejemplo para mí y ha sido un gusto inmenso colaborar con ustedes. Gracias por complementar lo que hago con su conocimiento, sobre todo por su paciencia en enseñarme y recordarme amablemente acerca de mis dudas, lo cual ayudó a mejorar este trabajo de investigación. Han sido el mejor equipo en el que he participado hasta el día de hoy.

A los revisores del presente trabajo; Dr. Rodrigo Duno, Dra. Casandra Reyes y Dra. Stephanie George, a los que, independientemente de ser personas que admiro y respeto, quiero expresarles mi agradecimiento infinito por su tiempo y esfuerzo con sus observaciones, consejos y aportaciones para mejorar este documento.

Al CICY, en particular a la Unidad de Recursos Naturales en la cual he crecido y ha sido mi segundo hogar. A Karla Reynoso por ser tan amable y respetuosa con todos. Al técnico Fernando Tun, por su apoyo en el laboratorio de SIG y PR y en campo.

A la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic y al Ejido José María Morelos, de los cuales, se ha obtenido información de campo importante para generar conocimiento de la Pensínsula de Yucatán.

A mis compañeros y amigos Irina, Katya, Claudia, George, Dino, Helena, Diana, Mau, Carla, Fer, Yayo, por hacer mi estancia en el CICY más amena, previo, durante y después de la pandemia del COVID. Me siento orgullosa de haberlos conocido y de lo que han logrado.

A mis padres, quienes son mi fuerza y motivación. Gracias por regalarnos los primeros libros de ciencia al darse cuenta que tenían dos hiperactivos prematuros queriendo entender las cosas. Nunca olvidaré el mundo que conocí al leer cada uno de ellos. Ojalá un día yo pueda hacer lo mismo.

A mi hermano. Gracias por tu vida, por haberme permitido ser tu hermana, tu amiga. El aprender a vivir sin tí será lo más difícil del resto de mi vida. Gena, fuiste el mejor hermano, el mejor amigo y el mejor padre que conocí. Te escribo con mucho amor y respeto. Y con profundo dolor. Un dolor que sólo el tiempo y la paciencia menguarán.

LISTA DE LOS PRODUCTOS GENERADOS

Artículo 1: Reyes-Palomeque, G., Dupuy, J.M., Portillo-Quintero, C.A., Andrade, J. L., Tun-Dzul, F.J., y Hernández-Stefanoni, J.L. (2021). Mapping forest age and characterizing vegetation structure and species composition in tropical dry forests. *Ecological Indicators*, 120, 106955.

Artículo 2: Reyes-Palomeque, G., Dupuy, J.M., Portillo-Quintero, C.A., Andrade, J. L., Tun-Dzul, F.J., y Hernández-Stefanoni, J.L. (2022). Scale dependency of the effects of landscape structure and stand age on species richness and aboveground biomass of Tropical Dry Forests. *Actualmente este artículo se encuentra sometido en la Revista iForest - Biogeosciences and Forestry ID: #ms22/4239*

DEDICATORIAS

A Genaro Reyes Palomeque;

*Esta minúscula contribución a la ciencia y a la vida
te la dedico con un amor inconmensurable,
inmarcesible...*

Descansa en paz.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
<u>CAPITULO I.</u>.....	3
ANTECEDENTES.....	3
1.1 Bosques tropicales secos.....	3
1.1.1 Bosques tropicales secos de la península de Yucatán	4
1.2 Bosques secundarios y sucesión secundaria.....	5
1.2.1 Patrones generales de la sucesión secundaria.....	6
1.3 Biomasa aérea.....	10
1.4 Riqueza y composición de especies.....	11
1.5 Ecología del paisaje: el paisaje y sus elementos	14
1.5.1 Estructura del paisaje; índices de configuración y composición.....	16
1.5.2 Escala espacial y efecto de la escala.....	17
1.6 Pérdida del hábitat y fragmentación del paisaje; generalidades.....	20
1.7 Heterogeneidad ambiental.....	22
1.7.1 Heterogeneidad ambiental, diversidad y biomasa aérea.....	23
1.7.2 Heterogeneidad ambiental y percepción remota.....	25
1.8 Percepción remota e imágenes ópticas SPOT	26
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	28
PREGUNTAS DE INVESTIGACION.....	31
HIPOTESIS.....	32
OBJETIVOS.....	34
Objetivo general.....	34
Objetivos específicos.....	34
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	34
ESQUEMA CONCEPTUAL GENERAL DE LA TESIS.....	36
<u>CAPITULO II.</u>	37
MAPPING FOREST AGE AS AN INDICATOR OF VEGETATION STRUCTURE AND SPECIES COMPOSITION IN TROPICAL DRY FORESTS	
ABSTRACT.....	37
2.1. INTRODUCTION.....	38
2.2. DATA AND METHODS.....	40
2.2.1. Study Area.....	40
2.2.2. Field Data Collection and Vegetation Attributes Calculation.....	42

2.2.3. Remotely sensed data and image processing.....	43
2.2.4. Data analyses.....	47
2.3. RESULTS.....	48
2.4 DISCUSSION.....	50
2.4.1. Tropical Dry Forest Age Maps.....	50
2.4.2. Vegetation structure and Species Composition in forest classes.....	55
2.5. CONCLUSIONS.....	58
2.6 Author contributions	58
2.7 Declaration of Competing Interest.....	58
2.8. Acknowledgments.....	58
2.9. Appendix A. Supplementary data.....	59
2.10. References	60
<u>CAPITULO III.....</u>	67
SCALE DEPENDENCY OF THE EFFECTS OF LANDSCAPE STRUCTURE AND STAND AGE ON SPECIES RICHNESS AND ABOVEGROUND BIOMASS OF TROPICAL DRY FORESTS	
ABSTRACT.....	67
3.1. INTRODUCTION.....	67
3.2. METHODS.....	71
3.2.1. Study Area.....	71
3.2.2 Field data Collection and Calculation of Vegetation Attributes.....	72
3.2.3 Calculation of Landscape Structure Metrics.....	73
3.2.4 Data Analysis.....	76
3.3. RESULTS.....	76
3.3.1 Estimation of AGB and Species Richness.....	76
3.3.2 Effects of Scale and Importance of Landscape Structure and Stand Age on AGB and Species Richness.....	79
3.4 DISCUSSION.....	81
3.5. CONCLUSIONS.....	85
3.6 Acknowledgments	85
3.7 Author contributions	86
3.8 Funding	86
3.9 Statement of conflict of interest.....	86
3.10 Supplementary data.....	86
3.11 REFERENCES.....	89

<u>CAPITULO IV</u>	96
DISCUSION, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS	96
4.1 DISCUSION	96
4.1.1. Obtención de los mapas de distribución espacial de la edad del bosque.....	96
4.1.2 Diferenciación de la edad de sucesión en cada paisaje considerando diversos atributos de la vegetación.....	98
4.1.3 Efecto del tamaño de grano y extensión del paisaje sobre los atributos de biomasa aérea y riqueza de especies en un paisaje de bosque seco.....	100
4.1.3 Influencia de la edad del rodal y las métricas de estructura del paisaje en los atributos de biomasa aérea y riqueza de especies.....	103
4.2 CONCLUSIONES GENERALES	103
4.3 PERSPECTIVAS	106
BIBLIOGRAFIA	107

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1.1. Elementos del paisaje (Tomado de Armenteras y Vargas, 2016).....	15
Figure 2.1. Location of the study sites in the Yucatan Peninsula.....	42
Figure 2.2. Location of sampling plots in the Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b) landscapes classified by forest age class.....	45
Figure 2.3. Forest age map of the tropical dry forests in the Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b) landscapes obtained after a classification with random forest of SPOT 5 imagery and post-processing.....	46
Figure 2.4. Random forest predictor importance ranking (mean decrease in accuracy) using SPOT 5 imagery predictor variables in Kaxil Kiuic (a) and José María Morelos (b). b1 = green band; b2 = red band; b3 = shortwave infrared band and b4 = near-infrared band of Spot 5 Imagery; mean; median; std = standard deviation.....	51
Figure 2.5. Random forest predictor importance ranking mean decrease in accuracy) using vegetation attributes as predictor variables in Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b). BA = basal area; DBH = diameter at breast height; 10 HIGHEST = Mean height of the 10 tallest trees; AGB=aboveground biomass; NMDS=Non-metric Multidimensional Scaling.....	51
Figure 2.6. Mean values and 95% confidence intervals of vegetation structure variables in each forest age class in Kaxil Kiuc (a) and José Maria Morelos (b). DBH = diameter at breast height, Height = mean tree height, 10 Highest Trees = Mean height of the 10 tallest trees.....	52
Figure 2.7. Mean values and 95% confidence intervals of species richness and composition in each forest age class in Kaxil Kiuc (a) and José Maria Morelos (b).....	52
Figure 2.S1. Preliminar age maps of the tropical dry forest in Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b) landscapes.....	59
Figure 2.S2 NMDS exploratory analysis of the vegetation composition in the Kaxil Kiuic (a) and José María Morelos (b) landscapes.....	59
Figure 3.1. Location of the landscape studied in the Yucatan Peninsula (a) and map of land cover types including four age categories of semi-deciduous tropical dry forest (b).....	72
Figure 3.2. Categorical land cover maps resampled to obtain an optimal pixel size to analyze the extent and the respective grain size. Solid red lines indicate grain size; dotted black lines indicate pixel size.....	74
Figure 3.3 Grain size and extents considered in this study. Solid red lines indicate grain size; solid blue lines mark the different spatial extensions.....	75

Figure 3.4. Mean AGB, species richness, and number of trees in each stand age category and the low flooded forest (LFF). Boxes in the upper and lower three graphs represent AGB and species richness, respectively; solid lines and points indicate the number of individuals.....78

Figure 3.5. Plotted values of R^2 vs. extent for the best regression models between the response (AGB and species richness) and explanatory (landscape metrics and successional age) variables for different plant-size categories. These models were selected considering the coefficient of variation (R^2).....80

LISTADO DE TABLAS

Table 2.1. Validation of the age map for tropical dry forests of the Kaxil Kiuic and José María Morelos landscapes after using Random Forest classification and postprocessing.....	47
Table 2.2. Percent coverage of forest age classes in the Kaxil Kiuic (KK) and José Maria Morelos (JMM) landscapes.....	50
Table 2.3. List of the most abundant species in each forest age class in the Kaxil Kiuic and José María Morelos landscapes.	53
Table 2.4. PERMANOVA analyses of differences in species composition among forest age classes in the two landscapes studied.	53
Table 2.5. Simpson’s species dominance index in each forest age class in the two landscapes studied.....	53
Table 2.S1. Allometric equations used for the calculation of aboveground biomas.....	56
Table 2.S2. Confusion matrix for the validation of the map generated by Random Forest prior to the post-processing of the Kaxil Kiuic and José María Landscapes.....	56
Table 3.1 Mean values and standard error of AGB biomass density and species richness for each group of trees (small, large, and all trees) and grain size.....	77
Table 3.2 Best multiple linear regression models between response variables (AGB and species richness) and explanatory variables (landscape metrics and successional age) for different plant-size categories at different grain sizes and extents. These models were selected considering the coefficient of variation (R^2).....	79
Table 2.S1. Allometric equations used for calculating AGB in this study.....	86
Table 2.S2. Landscape structure metrics used in this study.....	87
Table 2.S3. Determination coefficients of all regression model for AGB and species richness of small, large and all trees at different grain and extent in a tropical dry forest landscape in Yucatan Peninsula.....	88

LISTADO DE ABREVIATURAS

BTS - Bosques Tropicales Secos

VIR- Valor de importancia relativo de las especies

DBH- Breast Height Diameter

KK - Kaxil Kiuic

JMM - José María Morelos

NMDS- Nonmetric Multidimensional Scaling

PERMANOVA - Permutational multivariate analysis of variance

RESUMEN

El bosque tropical seco es uno de los bosques más deforestados del mundo debido a sus características favorables para el desarrollo de diversas actividades humanas. La deforestación es un proceso que en principio da lugar a la pérdida y disminución de la cobertura de los bosques primarios y secundarios. La deforestación conlleva a la fragmentación del paisaje, la cual, afecta la estructura espacial de los fragmentos remanentes de bosque. Cuando las áreas de bosque, previamente aprovechadas por actividades humanas (tales como la agricultura y la ganadería), son abandonadas, ocurre un proceso de regeneración natural de la vegetación conocido como sucesión secundaria. De esta manera, en el paisaje donde antes existían los bosques tropicales secos se observan mosaicos de vegetación secundaria con diferentes edades de abandono, bosques primarios y otros tipos de usos de suelo. Los bosques secundarios son importantes frente al cambio climático dada su capacidad para acumular carbono al mismo tiempo que recuperan la estructura y diversidad de los bosques maduros. Por lo que conocer la distribución espacial de bosques secundarios y maduros es importante para proponer estrategias de conservación, restauración y de manejo forestal sustentable. En este trabajo, se generaron mapas categóricos de la distribución espacial de la edad de la vegetación secundaria de dos bosques tropicales secos de la península de Yucatán y, se evaluó la relación de la edad con los atributos de la vegetación en diferentes paisajes. Se obtuvieron mapas precisos de la distribución espacial de la edad de los dos bosques tropicales secos y se encontró que la edad de la vegetación secundaria puede ser relacionada con los atributos de la estructura, diversidad y composición de especies de la vegetación. Posteriormente, se consideró uno de los mapas categóricos para evaluar las relaciones entre las métricas de la estructura del paisaje con la biomasa aérea y riqueza de especies de árboles de diferentes categorías de tamaño, esto considerando diferentes tamaños de grano y extensiones. Se observó que los atributos de la biomasa aérea y la riqueza de especies están fuertemente relacionados con la estructura del paisaje en tamaños de grano grandes y que la biomasa aérea es mayormente explicada por la edad de sucesión o de abandono, mientras que la riqueza de especies es mayormente explicada por la estructura del paisaje. Se encontró que la biomasa aérea de árboles grandes se asocia más estrechamente con la edad de sucesión a extensiones grandes y la riqueza de especies de árboles grandes con la estructura del paisaje a extensiones intermedias. Estos resultados pueden ayudar a identificar áreas adecuadas para el mantenimiento de la biodiversidad, el almacenamiento de carbono y la provisión de servicios ecosistémicos.

ABSTRACT

Tropical dry forest is one of the most deforested forests in the world due to its favorable characteristics for the development of various human activities. Deforestation is a process that in principle leads to the loss and reduction of the coverage of primary and secondary forests. Deforestation leads to landscape fragmentation, which affects the spatial structure of the remaining forest fragments. When forest areas, previously used by human activities (such as agriculture and livestock), are abandoned, a process of natural regeneration of the vegetation occurs, known as secondary succession. In this way, in the landscape where tropical dry forests used to exist, mosaics of secondary vegetation with different ages of abandonment, primary forests and other types of land use are observed. Secondary forests are important in the face of climate change given their ability to accumulate carbon while recovering the structure and diversity of mature forests. Therefore, knowing the spatial distribution of secondary and mature forests is important to propose strategies for conservation, restoration and sustainable forest management. In this work, categorical maps of the spatial distribution of the age of secondary vegetation of two kind of tropical dry forests of the Yucatan Peninsula were generated, and the relationship of age with vegetation attributes in different landscapes was evaluated. Precise maps of the spatial age distribution of the two tropical dry forests were obtained and it was found that the age of secondary vegetation can be related to attributes of vegetation structure, diversity and species composition. Subsequently, one of the categorical maps was considered to evaluate the relationships between the metrics of the landscape structure with aerial biomass and richness of tree species of different size categories, considering different grain sizes and extensions. It was observed that the attributes of aboveground biomass and species richness are strongly related to the landscape structure at large grain sizes and that aboveground biomass is mostly explained by the age of succession or abandonment, while species richness is mostly explained by the structure of the landscape. Aboveground biomass of large trees was found to be most closely associated with successional age at large extents and species richness of large trees with landscape structure at intermediate extents. These results can help identify suitable areas for the maintenance of biodiversity, carbon storage and the provision of ecosystem services.

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, los bosques tropicales secos (BTS) son considerados como uno de los ecosistemas más amenazados y perturbados mayormente por los cambios de uso de suelo. Los cambios de uso de suelo dan lugar a zonas de agricultura, de pastizales y asentamientos humanos a través de la deforestación y, en menor medida por causas naturales (Corona et al., 2021; Portillo-Quintero et al., 2015; Trucíos et al., 2013; Dirzo et al., 2011). Esto ha sido porque los BTS han sido los ecosistemas tropicales más atractivos para el uso y desarrollo humano durante cientos de años debido a sus características estructurales y parámetros climáticos (Guerra et al., 2019; Murphy y Lugo, 1985). Los BTS generalmente se sitúan en zonas planas, con suelos relativamente fértiles y una marcada estacionalidad que le permite a las actividades agrícolas basarse en cultivos de corta duración (Portillo-Quintero et al., 2015; Jim et al., 2014).

El aprovechamiento constante de los BTS ha ocasionado la reducción del 60 % de su cobertura repercutiendo significativamente en la pérdida de la biodiversidad y de sus servicios ecosistémicos (Dirzo et al., 2011; Portillo-Quintero et al., 2015; Guerra et al., 2019). Esta reducción se debe a que, en muchas partes del mundo, las políticas regionales y nacionales relacionadas al uso y conversión de la tierra le han dado mayor peso al uso agrícola y de desarrollo urbano que a la conservación de los BTS (Murphy y Lugo, 1986). Los procesos de deforestación que dan lugar a la pérdida y disminución de la cobertura de bosques primarios consecuentemente conllevan a la fragmentación del paisaje (Guzman y Flores, 2019; Silva et al., 2018). La fragmentación implica una ruptura o división de un área de vegetación continua en fragmentos cada vez más pequeños, aislados entre sí e inmersos en una matriz que difiere de la original alterando así la composición y la configuración espacial del paisaje (Cushman y McGarigal, 2002; Valdez, 2011; Fahrig et al., 2019).

No obstante, el abandono de las tierras que han sido aprovechadas por actividades agrícolas o potreros permite que se lleve a cabo la recuperación de la vegetación mediante un proceso conocido como sucesión secundaria (Chazdon, 2008). De esta forma, se crean mosaicos de vegetación secundaria con diferentes edades de sucesión que predominan en muchas partes del mundo y, cuyo patrón está conformado por fragmentos de vegetación con una estructura, diversidad y composición de especies que difieren entre ellos de acuerdo al tiempo de su abandono. Al modificarse la estructura del paisaje a causa de la fragmentación, ciertos procesos como la capacidad de las especies para dispersarse puede verse limitada afectando su establecimiento, crecimiento y supervivencia.

Hoy en día, la estructura del paisaje tiene cada vez más, un mayor componente antrópico, así como coberturas de vegetación secundaria con diferentes edades de sucesión y remanentes de bosque primario. Por lo que, el mapeo de la distribución espacial de la vegetación primaria y secundaria es importante para la conservación de la biodiversidad, el aprovechamiento sustentable y la protección de los BTS y sus servicios ecosistémicos (Sunderland et al., 2015). Consecuentemente, el estudio de la escala juega un papel importante debido a que la biodiversidad responde a los cambios en la estructura del paisaje y estas respuestas pueden ser más evidentes a ciertas extensiones dentro del mismo, lo cual se conoce como efecto de la escala (Jackson y Farigh, 2015; Cudney et al., 2021). Sin embargo, tanto el grano (unidad mínima de observación) como la extensión (superficie que engloba todas las unidades de observación) tienen un efecto espacial que es importante evaluar dado el interés por la conservación y el aprovechamiento sostenible de los bosques. A nivel global, la mayoría de los estudios que evalúan los componentes de la escala, lo hacen variando uno de los dos componentes, o manteniéndolos constante, mientras que aquellos que lo hacen considerando la variación de ambos componentes al mismo tiempo, son escasos. Por lo tanto, identificar tanto el grano como la extensión permite entender cómo los procesos ecológicos (interacciones bióticas, dispersión, establecimiento, etc.) controlan los atributos biológicos (abundancia, riqueza de especies, biomasa aérea, etc.) de un sitio determinado (Martin, 2018; Cudney et al., 2021).

En este trabajo el objetivo principal es mapear y caracterizar la edad de sucesión de dos paisajes de BTS y evaluar las relaciones de la estructura del paisaje y la edad del bosque con la biomasa aérea y la riqueza de especies a diferentes escalas espaciales considerando únicamente un paisaje de BTS de la península de Yucatán. Esto con la finalidad de encontrar la escala (grano y extensión) que tenga un mayor efecto en las variables de interés. Para ello, primero es necesario tener una caracterización de la vegetación del BTS. En el Capítulo 2, se generó un mapa de la vegetación de dos paisajes de BTS, considerando categorías de edad de sucesión de la vegetación para identificar la configuración y composición de los elementos con diferentes edades en cada uno de ellos. Además, se incluyó un análisis de la estructura y composición de la vegetación en cada una de las categorías sucesionales. En el Capítulo 3, se evaluó el efecto del tamaño del grano y la extensión para identificar la escala espacial con el mayor efecto sobre la biomasa aérea y la riqueza de especies considerando uno de los mapas categóricos de edad del bosque generados en el capítulo 2. En el capítulo 4, se realizó una discusión acerca de los resultados obtenidos en cada uno de los capítulos anteriores.

CAPITULO I. ANTECEDENTES

1.1 Bosques tropicales secos (BTS)

Los BTS son los más extensos del planeta y representan el 42 % de los bosques tropicales (Miles *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1986). La mayor superficie de BTS se encuentra en el continente americano y comprenden desde México hasta el Norte de Argentina (Miles *et al.*, 2006). México cuenta con la mayor extensión de BTS del continente americano y cubre el 38% del país (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeita, 2010). Este tipo de bosque es uno de los más característicos y representativos de México y la mayor superficie se encuentra en la península de Yucatán (Meave *et al.*, 2012). Los BTS se desarrollan en lugares con un rango de precipitación anual de 200 a 2 000 mm y mantienen una temperatura promedio anual igual o mayor a los 20°C (Murphy y Lugo, 1986). Presentan una marcada estacionalidad, en donde las épocas de secas pueden variar de 4 a 9 meses con poca o nula precipitación, pero que no que no excede los 100 mm mensuales. Durante la época de secas alrededor del 25 al 75% de las especies de árboles pierden sus hojas, mientras que, en la época de lluvias los BTS tienen una apariencia similar a la de selvas siempreverdes (Kalacska *et al.*, 2004; Lebrija-Trejos, 2010; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeita, 2010; Griscom *et al.*, 2011; Griscom y Ashton, 2011; Espinosa *et al.*, 2012). Debido al rango de parámetros climáticos donde se desarrollan, existen una gran diversidad de BTS, cuyas comunidades vegetales y distribuciones varían unos de otros (Van Bloem *et al.*, 2004; Trejo, 2015). Dentro de esta diversidad se encuentran los bosques que debido a su altura pueden ser bajos (con alturas menores a 15 m) y medianos (con alturas entre los 15 y 30 m). Por otro lado, debido al porcentaje de especies deciduas estos bosques pueden dividirse en caducifolios (75 % o más de árboles deciduos), subcaducifolios (con un 50 y 75 % de árboles caducifolios) y subperennifolios (con el 25 % o menos de árboles caducifolios) (Tomado de George, 2022).

La estructura de los árboles de los BTS se caracteriza por tener individuos de menor altura, área basal, biomasa aérea y por uno o dos estratos de vegetación (Dietze y Clark, 2008; Van Bloem *et al.*, 2004). En cuanto a su diversidad, los BTS mantienen una menor riqueza florística en comparación con los bosques húmedos, sin embargo, los BTS se caracterizan por presentar altos niveles de especies de plantas endémicas (Murphy y Lugo, 1986; Linares *et al.*, 2011, Banda *et al.*, 2016). Los BTS ofrecen una gran cantidad de servicios ecosistémicos al igual que otros tipos de bosques (Maas *et al.*, 2005). Por ejemplo; servicios de regulación (de clima, mantenimiento de la fertilidad de suelos, control de inundaciones), de provisión (alimento, plantas medicinales, agua dulce, materias primas para la construcción y leñas), refugio para la

biodiversidad, culturales y espirituales (estos últimos, surgen de la percepción individual o colectiva de las personas) (Maass et al., 2005; Balvanera et al., 2011).

1.1.1 Bosques tropicales secos de la península de Yucatán

Durante los siglos XIX y XX, grandes superficies de BTS de la península de Yucatán fueron deforestados para dar lugar a cultivos de henequén, siendo el estado de Yucatán uno de los principales productores de esa época (Eastmond y de Fuentes, 2006). En las últimas décadas y en toda la región de la península se han incrementado actividades agrícolas como monocultivos y pastizales (Eastmond y de Fuentes, 2006) y actividades pecuarias como la ganadería extensiva (la más característica) e intensiva. Además de la conversión constante de los bosques a zonas de asentamientos humanos (mancha urbana) y el establecimiento de industrias (Torres y Momsen, 2005; Ellis et al., 2015).

Sin embargo, uno de los aprovechamientos agrícolas más representativos que se ha llevado a cabo en los BTS de la península de Yucatán es la práctica de agricultura de roza-tumba y quema. La cual, es una técnica de agricultura tradicional efectuada por los campesinos mayas desde hace miles de años hasta el día de hoy (Turner et al., 2001; Lam et al., 2005; Hartter et al., 2008). La agricultura de roza-tumba y quema ha sido un modo de subsistencia para más de 200 millones de personas alrededor del mundo (Lara-Ponce et al., 2012). Este tipo de agricultura tiene como cultivo principal el maíz (*Zea mays* L., Poaceae), aunque es común encontrar cultivos combinados con frijol, calabaza y otras especies (Lara-Ponce et al. 2012; Ceccon et al., 2002; Terán y Heilskov, 1994) y está basado en la utilización del fuego y herramientas simples para el cultivo.

En general, la roza-tumba y quema se lleva a cabo en superficies de unos cuantos metros cuadrados a poco más de dos hectáreas (Lara-Ponce et al., 2012; Mariaca, 2015). Este proceso consiste en aprovechar una porción del bosque durante la época seca, cortando primero hierbas y arbustos (roza). Después se cortan los árboles dejando tocones de un metro de altura (tumba) (Lara-Ponce et al., 2012) y las ramas se queman antes de las primeras lluvias para aumentar la fertilidad del suelo (quema) (Bautista y Palacio, 2012). Durante este proceso pueden quedar algunos árboles que proveen de sombra a los cultivos, y que junto con los tocones favorecen la regeneración de la vegetación después de que han sido aprovechados. Estas áreas son aprovechadas entre dos a cuatro años y debido a la disminución de la fertilidad del suelo y con la finalidad de que la vegetación se regenere, el suelo se deja descansar (período conocido como

barbecho) (Bautista y Palacio, 2012). El período de barbecho o abandono, suele ser de un tiempo mínimo de 20 años, sin embargo, desde hace algunas décadas se ha ido acortando (Salgado, 2010).

A raíz de la gran cantidad de actividades que se han llevado a cabo en diferentes superficies y períodos de tiempo (agricultura milenaria y actividades agropecuarias actuales), se ha producido una fuerte disminución tanto de la biodiversidad como de la extensión de la cobertura del bosque primario de BTS en la región (Daniels et al., 2008; Aide et al., 2013). Sin embargo, debido al abandono de las áreas previamente aprovechadas por cultivos o ganadería ha sido posible observar un gran aumento en la biodiversidad y de la cobertura de la vegetación a través de la recuperación de la vegetación secundaria (Eastmond y de Fuentes, 2006). Esto ha ocasionado que la cobertura forestal de la península de Yucatán se encuentre representada por un mosaico de fragmentos de cultivos mezclados con otros fragmentos de bosques secundarios con diferentes años de abandono en donde cada uno tiene su propia dinámica sucesional (Dupuy et al., 2012; Ceccon et al., 2002; Chazdon et al., 2014; Beltrán et al., 2018).

1.2 Bosques secundarios y sucesión secundaria

Cerca del 57% de la superficie de los bosques tropicales (FAO, 2010) son bosques secundarios. Estos bosques se desarrollan de manera natural después de que la vegetación original ha sufrido afectaciones por algún tipo de disturbio ya sea natural (incendios, huracanes) o antrópico (agricultura, ganadería, tala inmoderada) (Maza-Villalobos, 2012; Chazdon et al., 2014). Junto con los bosques tropicales primarios los bosques secundarios también tienen un papel fundamental en la mitigación del cambio climático dada su capacidad para capturar y almacenar grandes cantidades de dióxido de carbono (CO_2) durante su crecimiento y desarrollo (Chazdon, 2008; Edwards et al., 2016; Poorter et al., 2016; Requena et al., 2019; López et al., 2019). Se ha reportado que los bosques secundarios con una edad de 20 años pueden absorber 11 veces más la cantidad de carbono que los bosques primarios llegando a capturar alrededor de 122 mega gramos por hectárea (Mg ha^{-1}) lo que equivale a una tasa de absorción neta de $3.05 \text{ MgCh}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Poorter et al., 2016). El proceso a través del cual, los bosques secundarios tienen la capacidad de regenerarse después de un disturbio o abandono es conocido como sucesión secundaria (Chazdon et al., 2014).

La sucesión ecológica es un proceso de cambio temporal de las comunidades ecológicas que se lleva a cabo en sitios recientemente formados o que han estado sujetos a diversos tipos de

perturbaciones que eliminan la vegetación existente y que pueden ser colonizados (Chazdon *et al.*, 2014). En nuevos sustratos o en sustratos estériles después de un disturbio (como las erupciones volcánicas que dan lugar a los suelos cubiertos de lava), se lleva a cabo un proceso de sucesión primaria (Maza-Villalobos, 2012). Mientras que si después de los disturbios (incendios o algún cambio de uso de suelo) aún quedan remanentes como raíces, tallos o semillas (germoplasma vivo) que pueden recuperar la misma estructura y composición de la vegetación previa al disturbio o similar se le conoce como sucesión secundaria (Avella *et al.*, 2019; Chazdon *et al.*, 2007; Maza-Villalobos, 2011).

Una de las metodologías más utilizadas para el estudio de la sucesión en bosques secundarios, es la cronosecuencia. La cronosecuencia evalúa la dinámica de la regeneración de la vegetación mediante la sustitución del tiempo por el espacio (Maza-Villalobos, 2011; Chazdon *et al.*, 2014). Esta metodología consiste en estudiar sitios que difieren en edad, pero con tipo de suelo y condiciones ambientales similares dentro de una misma zona climática (Chazdon *et al.*, 2014) y está basado en el supuesto de que los sitios abandonados estuvieron sujetos a los mismos cambios y procesos durante su formación y han seguido una misma ruta y tendencia durante la sucesión (Pickett *et al.*, 2005). En campo, la edad de abandono puede ser proporcionada por pobladores o trabajadores de una zona, y puede ser agrupada en diferentes categorías de edad sucesional; e.g. temprana, intermedia y tardía. De ahí que, cuando los sitios son organizados de manera cronológica, es posible evaluar los cambios en atributos como el área basal, la densidad de tallos, la biomasa aérea o la riqueza de especies en función del tiempo o edad de abandono y comparar los cambios inferidos con los de otros estudios de la sucesión (Chazdon *et al.*, 2014; Martínez- Ramos *et al.*, 2016; Stan y Sánchez-Azofeifa, 2019).

1.2.1 Patrones generales de la sucesión secundaria

Dentro del proceso de sucesión en bosques tropicales participan cuatro grupos de especies; 1) de sucesión temprana, 2) de sucesión tardía, 3) generalistas y 4) aquellas que son muy raras por lo que no es posible clasificarlas (Chazdon *et al.*, 2011). En bosques húmedos se ha encontrado que las especies de sucesión temprana son intolerantes a la sombra y crecen rápidamente en sitios con mucha luz. Estas especies son de crecimiento rápido y producen muchas semillas (pequeñas) que pueden ser dispersadas a grandes distancias por el viento o animales pequeños. Dentro de estas se reconocen dos grupos (pioneras de corta vida o colonizadoras y pioneras de larga vida). Las especies de sucesión tardía son tolerantes a la sombra y se desarrollan cuando las condiciones bajo el dosel son óptimas para ellas. Estas especies crecen lentamente y

producen pocas semillas (medianas o grandes) que son dispersadas por animales grandes. Las especies generalistas están adaptadas a un rango amplio de condiciones ambientales y sus semillas son dispersadas por el viento o animales a distancias muy grandes, por lo que pueden dominar a lo largo de la sucesión (Bloomfield, 2012).

Estos grupos de especies participan dentro de un modelo de sucesión que reconoce cuatro etapas o fases principales (Finegan, 1996; Chazdon, 2008). El proceso de sucesión se suele medir y evaluar en lapsos de tiempo de décadas y la caracterización de las fases de sucesión de los bosques tropicales está basada principalmente en estudios realizados en bosques húmedos (Chazdon, 2008). La primera fase o de iniciación (0 a 10 años después del disturbio) consiste en el reclutamiento, colonización y germinación de especies herbáceas (pastos y helechos), lianas, trepadoras y algunas especies de árboles de sucesión temprana de rápido crecimiento (especies pioneras de corta vida). Estas especies se establecen mediante la lluvia de semillas proveniente de la matriz circundante, el banco de semillas y de los rebrotes (Finegan, 1996; Benitez et al., 2001:2006; Chazdon, 2008) y presentan un rápido incremento de la densidad de especies de corta vida para posteriormente incrementar en altura y área basal, favoreciendo el cierre del dosel. Posterior al cierre del dosel, comienza la exclusión de tallos (10 a 25 años después del disturbio) producida por las nuevas condiciones ambientales y disponibilidad de recursos (Rozendaal y Chazdon, 2015). La sombra del dosel produce un incremento de la humedad y una mayor competencia por la luz y el espacio dando lugar a eventos de aclareo producidos por esta competencia. Lo que produce una disminución en la densidad de plantas de corta vida e incrementando la mortalidad de semillas, lianas, arbustos y especies pioneras intolerantes a la sombra (Capers et al., 2005; Chazdon, 2008).

La tercera etapa consiste en la transición o de reiniciación del sotobosque (25 a 200 años después del disturbio), en donde existen cambios graduales en la estructura y composición de la comunidad. El aclareo producido por la fase anterior, crea espacios o huecos que serán ocupados por las especies de sucesión tardía establecidas desde etapas iniciales de la sucesión y que terminarán dominando al final de la sucesión (Chazdon, 2008) junto con algunas especies generalistas. En esta etapa se incrementa el reclutamiento de nuevas especies a la comunidad, lo que incrementa la riqueza y densidad de especies (Chazdon, 2008; Rozendal et al., 2019). Esta fase puede tener una duración prolongada ya que se requiere de un largo período de tiempo (décadas o siglos) para que las especies pioneras de larga vida puedan ser sustituidas o reemplazadas por especies de árboles de sucesión tardía (Chazdon, 2008). Finalmente, la cuarta

fase de la sucesión corresponde a los bosques maduros, los cuales se caracterizan por haber formado una estructura horizontal y vertical compleja, con la presencia de árboles grandes vivos y viejos, residuos leñosos como árboles muertos, así como una vegetación de dosel y sotobosque diversa (Chazdon, 2008).

Es posible que en los BTS el proceso de sucesión sea más simple dadas las características estructurales de su vegetación e involucre menos etapas (Ewel, 1980; Lebrija-Trejos et al., 2008, 2010). No obstante, la duración de estas etapas no sólo depende del potencial de colonización de las especies y desarrollo del bosque, sino que puede variar de acuerdo a las regiones tropicales, clima y características de los suelos (Chazdon, 2008; 2014). Aunado a esto, otros aspectos como la naturaleza del disturbio (antrópico o natural), la historia de uso de suelo, las condiciones ambientales al momento del abandono y la matriz circundante también pueden ser determinantes en la capacidad de recuperación (resiliencia) del bosque (Ceccon et al., 2006; Chazdon et al., 2008; Chazdon et al., 2014). Por ejemplo, el cambio de uso de suelo modifica las condiciones ambientales naturales y altera las fuentes de regeneración del bosque como el banco de semillas, la lluvia de semillas, así como los bancos de plántulas o de juveniles que sobrevivieron al disturbio y los rebrotes de árboles que fueron dañados (Martínez y García, 2007; Maza-Villalobos, 2011; Lebrija-Trejos et al., 2011; Chazdon et al., 2014). Por lo tanto, las alteraciones a estas fuentes pueden afectar significativamente procesos naturales como el reclutamiento, dispersión, colonización, establecimiento o crecimiento de las plantas (Maza-Villalobos, 2012; Chazdon et al., 2014).

Varios estudios han caracterizado la recuperación de la estructura y diversidad de los BTS (Quesada et al., 2009; Lebrija-Trejos et al., 2010; Chazdon, 2008; Becknell et al., 2012; Chazdon et al., 2014; Derroire et al., 2016; Poorter et al., 2016; López et al., 2019; Saenz et al., 2020). En general, se ha observado que la estructura de la vegetación y la diversidad de los BTS se recuperan durante las primeras décadas de sucesión. Sin embargo, la recuperación de la composición podría tomar cientos de años o quizá nunca suceda (Chazdon 2008). A diferencia de los bosques tropicales húmedos en donde el recurso más limitante es la luz, en los BTS caracterizados por una marcada estacionalidad, lo es el agua (Ewel, 1980; Murphy y Lugo, 1985; Lohbeck et al., 2013). La alta estacionalidad de los BTS determina el proceso de regeneración del bosque e influye en la velocidad con la que los atributos de la vegetación se recuperarán a lo largo de la sucesión (Martínez-Ramos et al., 2018). Por lo cual, la fenología (floración, fructificación, etc.) y los procesos demográficos (crecimiento, mortalidad, reclutamiento, etc.)

suelen maximizarse durante las épocas de lluvias cuando la vegetación tiene una mayor disponibilidad de este recurso y limitarse en la época de sequías (Ewel, 1980). Sin embargo, esto puede variar debido a que las características ambientales de los diferentes tipos de BTS; secos, intermedios y húmedos, pueden cambiar y por lo tanto estos bosques pueden presentar diferentes patrones de sucesión (Saenz et al., 2020).

En los BTS la sequía severa actúa como un fuerte filtro ambiental en donde predominan condiciones ambientales de alta radiación y menor disponibilidad de agua, por lo que las especies tienden a tener hojas caducas caracterizadas por tener un período de vida corto como estrategia de supervivencia frente al estrés hídrico (Poorter, 2009). Debido a estas condiciones ambientales, los factores que dirigen el proceso de sucesión y que limitan el crecimiento y desarrollo de las especies de BTS son la temperatura del aire, la humedad relativa y la cantidad de agua disponible (Lebrija-Trejos et al., 2011; Poorter, 2009). En las etapas de sucesión temprana de los BTS, en donde hay una menor disponibilidad de agua y una alta radiación generada por la escasa cobertura vegetal (Lebrija-Trejos et al., 2010), las especies pioneras se caracterizan por tener una alta eficiencia hídrica para el proceso de fotosíntesis y un rápido crecimiento (Markesteyn et al., 2011). Esto implica una estrategia de aprovechamiento de recursos de estas especies a corto plazo a expensas de su supervivencia a largo plazo (Markesteyn et al., 2011). Mientras que, en las etapas de sucesión tardía, las condiciones ambientales del sotobosque se vuelven menos estresantes a causa de las especies pioneras, facilitando el establecimiento de especies tardías (Poorter et al., 2019).

Varios estudios han demostrado que la estructura y diversidad de los BTS se recuperan durante la sucesión secundaria (Lebrija-Trejos et al., 2011; Dupuy et al., 2011; Poorter et al., 2016; López-Jimenez et al., 2019). Se ha reportado que en las etapas iniciales o tempranas de la sucesión atributos la densidad de la madera es mayor y disminuye conforme la etapa de sucesión es más avanzada (Poorter et al., 2019) debido a que las condiciones del sotobosque se vuelven más húmedas (Lebrija-Trejos et al., 2011). Atributos como la altura, la cobertura y la biomasa aérea se recuperan rápidamente en etapas iniciales de la sucesión, sin embargo, esta recuperación es más lenta en las edades más avanzadas de sucesión (Becknell et al., 2012; Poorter et al., 2016; López-Jiménez et al., 2019). Otros, como la densidad de individuos en los BTS, tiende a incrementar en los primeros años de la sucesión y disminuye gradualmente como se ha observado también en los bosques húmedos. Lo cual, está principalmente determinado por la competencia por recursos limitados, favoreciendo el establecimiento de otras especies de

sucesión tardía (Silver et al., 2000; Ruiz et al., 2005; Lebrija-Trejos et al., 2010; López et al., 2019). Los valores de riqueza se recuperan rápidamente durante las primeras etapas de sucesión, principalmente desde las tempranas a intermedias (Lebrija-Trejos et al., 2010; Derroire et al., 2016; López et al., 2019). Por otro lado, la recuperación de la composición de especies a lo largo de la sucesión puede variar debido a que se puede recuperar en períodos de tiempo cortos o muy largos (años, décadas o siglos). Además, puede resultar en una composición similar o en una totalmente diferente a la de un bosque maduro (Molina y Lugo, 2006; Derroire et al., 2016).

1.3 Biomasa aérea

Debido al papel que tienen los bosques frente al cambio climático y en el balance de carbono del planeta, es importante realizar estimaciones precisas de la biomasa contenida en estos ecosistemas ya que tienen la capacidad de almacenar grandes cantidades de carbono (Balvanera et al., 2006; Mitchard, 2018). Las estimaciones de biomasa son clave para calcular los montos de carbono que podrían ser potencialmente liberados a la atmósfera en caso de perturbaciones antrópicas o naturales (Silva y Návar, 2010). Además, permiten calcular los montos que podrían ser fijados o conservados en caso de que los bosques sean manejados para mitigar las emisiones de gases de efecto invernadero (dado que el incremento de estos gases en la atmósfera, acelera los efectos del cambio climático) (Benavides y Leon, 2007; Silva y Navar, 2010). De ahí que, las estimaciones de biomasa aérea y del carbono almacenado en los bosques, permiten conocer a profundidad el papel de los bosques dentro de estos eventos de gran magnitud (Chazdon y Montgomery, 2002) y ayudan a tomar decisiones y efectuar acciones en el manejo y aprovechamiento de los ecosistemas forestales (Houghton, 2009; Silva y Navar, 2010).

La biomasa es uno de los componentes más importantes de la vegetación, se define como la cantidad de materia orgánica viva o muerta, y se expresa en unidades de Mg/Ha^{-1} o Ton/Ha^{-1} (Brown, 1997). Las plantas como productores primarios, tienen la capacidad de absorber una gran cantidad de energía proveniente del sol en forma de luz y de asimilar el carbono contenido en la atmósfera (CO_2) a través del proceso de fotosíntesis (Azcon y Talón, 2013). El carbono asimilado es incorporado en forma de compuestos orgánicos a la vegetación y eventualmente al suelo (Benjamín y Masera, 2001; Azcon y Talón, 2013; Carvajal et al., 2014). Estos compuestos orgánicos participan en la composición y formación de estructuras vivas que conforman la biomasa de las plantas, como las raíces, troncos, ramas, follaje, flores, frutos o semillas (Benjamín y Masera, 2001; Azcon y Talón, 2013; Alegría, 2016). La biomasa vegetal se puede

clasificar en dos componentes; subterráneo y aéreo. El componente subterráneo o hipogeo, incluye raíces gruesas y finas que se encuentran por debajo del suelo y que pertenecen a diversas formas biológicas (árboles, palmas o arbustos) (Alvarez et al., 1992; Clark *et al.*, 2001). Mientras que el componente aéreo o epigeo incluye troncos, ramas, hojas y estructuras reproductivas como flores, frutos y semillas que se encuentran por encima del suelo y que pertenecen a diversas formas biológicas (árboles, palmas o arbustos) (Alvarez et al., 1992).

La biomasa aérea de un árbol se cuantifica de manera directa a través de métodos destructivos, que son más precisos debido a que proporcionan el valor real de la biomasa de un árbol en campo en peso seco. Este método es destructivo, implica derribar los árboles y pesar diferentes partes; troncos, ramas, hojas, etc. Además, requiere de importantes recursos económicos y mucho tiempo. Los métodos destructivos permiten calibrar modelos matemáticos denominados ecuaciones alométricas, las cuales pueden ser específicas para cada especie o de aplicación general a un tipo de ecosistema y que también pueden ser aplicados a otros individuos de la misma especie o del mismo ecosistema considerando los datos de inventarios forestales y así estimar de manera indirecta su biomasa aérea. Las ecuaciones alométricas consideran como variable dependiente la biomasa aérea y como variables independientes el diámetro a la altura del pecho (DBH), altura o longitud del tronco y densidad de la madera (Henry *et al.*, 2010; Silva y Navar, 2010; Baker *et al.*, 2004).

En México, se han desarrollado ecuaciones alométricas para diferentes especies de árboles en distintos tipos de vegetación, incluyendo bosques de pino, encino, bosques caducifolios y templados (Méndez-González *et al.*, 2011; Acosta-Mireles *et al.*, 2002; Figueroa-Navarro *et al.*, 2010; Navar, 2009; Díaz-Franco *et al.*, 2007). En la península de Yucatán también se han desarrollado ecuaciones alométricas para ciertas especies de árboles dentro de los diferentes tipos de BTS, así como también se han aplicado ecuaciones alométricas generales y modificadas para el estudio de la biomasa aérea de la vegetación (Brown, 1997; Martínez-Yrizar *et al.*, 1992; Guyot, 2011; Hughes *et al.*, 1999; Cairns *et al.*, 2003 modificada por Urquiza Haas *et al.*, 2007; Ramírez et al., 2019; Puc-Kauil et al., 2020).

1.4 Riqueza y composición de especies

Tanto la riqueza como la composición de las especies son propiedades muy importantes de las comunidades biológicas (Valverde et al., 2005). Una comunidad biológica es un conjunto de diferentes especies que ocupan un área determinada y que interactúan entre sí directa o

indirectamente, así como con el ambiente (Smith y Smith, 2007). La riqueza de especies o diversidad alfa (Whittaker 1972) es una de las medidas más simples de la diversidad (Mittelbach y McGill, 2019). Se obtiene mediante el conteo del número de especies o el promedio de especies presentes en un área determinada, parcela, localidad o hábitat. Un hábitat es el lugar en donde las condiciones ambientales son propicias para la existencia de un organismo, población o comunidad (Magurran, 1998; Wiegand, 2017). La riqueza de especies no considera la abundancia ni la dominancia relativa de las especies (Gotelli y Colwell, 2001) y se puede cuantificar mediante los inventarios florísticos que son utilizados para el censo de una comunidad a partir de los datos de presencia de las especies (Moreno et al., 2000).

La composición de especies está determinada por las especies que conforman la comunidad en términos de su identidad taxonómica. Cuáles especies están presentes en una comunidad depende de las características ambientales del hábitat en donde se desarrollan, de las historias de vida propias de las especies como su capacidad de dispersión, de establecimiento y de las interacciones bióticas entre ellas (Smith y Smith, 2007). Las interacciones ocurren simultáneamente en tiempo y espacio y pueden ser antagónicas (competencia, depredación) o positivas (facilitación) (Smith y Smith, 2007). Tradicionalmente, se había considerado a las interacciones antagónicas (parasitismo, competencia, depredación y alelopatía) como la fuerza principal que promueve el ensamblaje de las comunidades vegetales (Lasso, 2015). Un ejemplo de interacción antagónica es la competencia por recursos limitantes, en la cual ciertas especies al tener un recurso común y escaso, pueden afectar el desempeño de otras (establecimiento, desarrollo o supervivencia) (Smith y Smith, 2007).

Sin embargo, en las últimas décadas, se ha demostrado que la riqueza y composición de especies de las comunidades vegetales está fuertemente determinada por interacciones positivas o también conocidas como mutualistas como las interacciones de facilitación, de polinización y de dispersión (Brooker et al., 2008; Cock, 2018; Albertson et al., 2021). Por ejemplo, en la interacción de facilitación, especies de plantas denominadas nodriza o facilitadoras disminuyen los efectos negativos que puedan sufrir otras especies (denominadas facilitadas) en condiciones de estrés ambiental o ambientes severos como las zonas áridas (Callaway et al., 2007; Navarro et al., 2019). Estas interacciones son ampliamente reconocidas y frecuentes durante los procesos de sucesión primaria y son sensibles a los efectos de las actividades humanas ya que estas últimas pueden alterar la distribución de los recursos requeridos por las especies (Albertson et al., 2021).

Las interacciones mutualistas de polinización tienen un papel importante en la diversificación de las plantas con flores (angiospermas) mediante las relaciones planta-animal. Los polinizadores contribuyen a la reproducción de las plantas y permiten el mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas (Kremen et al., 2007; Ollerton et al., 2011). La dispersión es esencial para el mantenimiento y conservación de la diversidad de plantas ya que permite conocer y entender sus patrones de distribución (Trakhtenbrot et al., 2005; Carlo y Morales, 2016). La dispersión básicamente consiste en el movimiento de las semillas de un lugar a otro en donde las condiciones ambientales les permitan establecerse y desarrollarse (Claure et al., 2020). Existen ciertas combinaciones de características morfológicas de las semillas como el tamaño, forma, color, olor, presencia o ausencia de tejido carnoso y la fenología de las semillas que varían entre las especies de plantas y que afectan la capacidad de moverse a pequeñas o grandes distancias (Moreno-Casasola, 2002; Huerta et al., 2012; Claure et al., 2020). Estas combinaciones de características morfológicas de las semillas son denominadas “síndromes de dispersión” y están basados en el medio o vector con el que se dispersan las semillas, por ejemplo; la anemocoría o dispersión por el viento, la zoocoría o dispersión por animales, hidrocoría o dispersión por agua y barocoría o dispersión por gravedad (Claure et al., 2020).

La composición de especies se estudia mediante inventarios de campo y puede estimarse mediante el valor de importancia relativa (VIR, expresado en %). El VIR, es el resultado de la sumatoria de la dominancia, abundancia y frecuencia relativas de una especie particular con respecto al total de individuos de una comunidad (Sonco, 2013). Es también estimada mediante métodos estadísticos multivariados, los cuales, consideran diferentes conjuntos de objetos (sitios, comunidades o especies) descritos por datos de abundancia (datos cuantitativos) o por datos de presencia o ausencia (datos cualitativos) que se obtienen de inventarios de campo (Magurran, 2003; Sonco, 2013; Palacio et al., 2020). Estos métodos, pueden ser de ordenación y de clasificación, en los primeros, los objetos son ordenados en diferentes dimensiones o gradientes espaciales y en los segundos, los objetos son agrupados de acuerdo a características o atributos similares en clases o grupos. Los métodos multivariados tienen como objetivo encontrar patrones entre los objetos mediante índices ya sea de similitud, de disimilitud o de distancia (Moreno et al., 2000; Palacio et al., 2020).

Aunque existen diversos índices, el más utilizado es el índice de similitud de Bray-Curtis debido a que asigna pesos iguales a las especies y que, además, no se ve afectado por la adición de

nuevos sitios o comunidades al análisis (Yoshioka, 2008). El método de análisis multivariado más empleado es el Análisis de Escalado Multidimensional No-métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) (Clark y Gorley, 2015). El NMDS, es un método de ordenación que reduce la información espacial de n-dimensiones (n-especies x m-sitios) a unas cuantas dimensiones (2 o 3) en donde la reducción de las dimensiones facilita la visualización e interpretación de los patrones con la mayor precisión posible (Anderson, 2014). Sin embargo, debido a que el NMDS es un análisis exploratorio de la composición, es necesario realizar pruebas de significancia estadística para validar los análisis de ordenación como el Análisis de Varianza Multivariado Permutacional (PERMANOVA, por sus siglas en inglés) el cual es uno de los más robustos y precisos (Anderson, 2014). PERMANOVA está basado en un análisis de varianza (ANOVA) que tiene como objetivo principal probar diferencias entre grupos con una gran cantidad de variables y realiza permutaciones entre ellas para evitar sesgos en la prueba estadística. Indica que la distribución y abundancia de los grupos de comunidades o datos, son diferentes si los resultados son significativos.

1.5 Ecología del paisaje: el paisaje y sus elementos.

La ecología del paisaje es una ciencia de carácter multidisciplinario vinculada en un principio a la geografía (Vila et al., 2006), nace dentro de las ciencias humanas en 1853 (Arroyo et al., 2017) gracias al naturalista y geógrafo Alexander von Humboldt. Posteriormente este concepto fue complementado y acuñado por el también geógrafo Carl Troll en 1939 y no fue hasta los años 1980 y 1990 que tuvo un mayor aporte a las ciencias biológicas (Arroyo et al., 2017). La ecología del paisaje se refiere al estudio de las relaciones causa-efecto existentes entre las comunidades de seres vivos y sus procesos ecológicos con los elementos que conforman un paisaje a diversas escalas espaciales (Wu, 2013).

El paisaje se define como una porción del territorio, heterogéneo por naturaleza, en donde interactúan entre sí diversos ecosistemas, seres vivos y usos de la tierra y se encuentra dominado por un clima y geología determinada (Forman y Godron, 1986; Matteucci, 2006). El elemento base para estudiar el paisaje es el mosaico, cuyo origen puede ser natural o antrópico y en él es posible observar el patrón general del paisaje. Usualmente el mosaico es delimitado por el investigador en función de los objetivos del trabajo, del área de estudio y de los atributos de interés. Y está conformado por un conjunto de elementos interactuando entre sí; 1) matriz, 2) fragmentos también denominados parches y, 3) corredores (Fig. 1.1) (Forman y Godron, 1986; Matteucci, 2006; Vila et al., 2006).

El elemento dominante y con mayor superficie es la matriz (Armenteras y Vargas, 2016), en ella se encuentran inmersos los fragmentos y los corredores del paisaje (Vila et al., 2006) y su extensión depende de la extensión del mosaico. La matriz tiene un papel importante en la conectividad del mosaico, ya que dependiendo del grado de fragmentación puede actuar como una barrera o corredor entre los fragmentos (Matteucci, 2006).

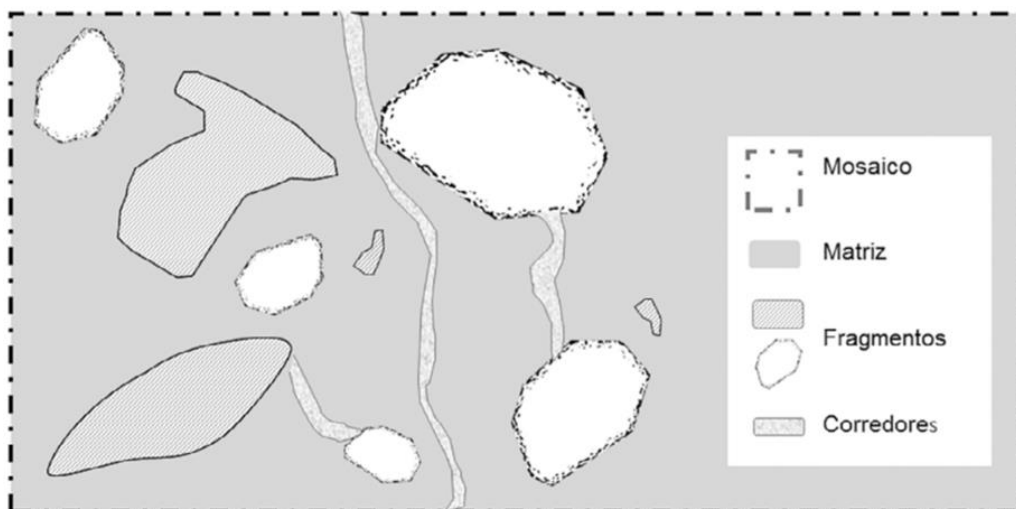


Figura 1.1. Elementos del paisaje (Tomado de Armenteras y Vargas, 2016).

Los fragmentos son áreas que pueden tener una forma regular o irregular y tamaños y condiciones ambientales diferentes (Armenteras y Vargas, 2016). Los fragmentos se caracterizan por ser internamente homogéneos y pueden ser de origen antrópico como las áreas de ganadería, agricultura o pastizales y de origen natural como aquellas áreas de remanentes de vegetación de bosques primarios y secundarios con diferentes edades de sucesión o abandono (Forman y Godron, 1986; Morláns, 2005; Vila *et al.*, 2006). Las orillas o los bordes son zonas de transición que actúan como fronteras o límites entre diferentes fragmentos y tienen diferentes efectos; físicos y biológicos. Los efectos físicos se refieren a las variaciones microclimáticas a causa del cambio en la radiación y de los fuertes vientos en los bordes. Mientras que los efectos biológicos se refieren a los beneficios que algunas especies pueden tener del cambio en las condiciones ambientales como la radiación y temperaturas de los bordes. Sin embargo, los efectos biológicos también pueden repercutir en las interacciones de las especies, como el daño por herbivoría por el incremento de la biomasa aérea en los bordes (Morláns, 2005; Granados et al., 2014).

Los **corredores** generalmente tienen una forma irregular y longitudinal caracterizada por franjas angostas y alargadas. La función principal de los corredores dentro del paisaje es la de conectar a los fragmentos con características similares, además también actúan como barreras o límites, lo cual, permite separar a los elementos dentro de la matriz. Los corredores pueden ser de origen natural como las riberas de los ríos, así como aquellas vías que permiten el flujo de animales. Sin embargo, también pueden ser de origen antrópico como las carreteras (Morláns, 2005; Armenteras y Vargas, 2016; Rivarola 2018).

1.5.1 Estructura del paisaje; índices de configuración y composición.

La estructura del paisaje se refiere al patrón espacial en el que se encuentran distribuidos todos los elementos del mismo (fragmentos, corredores, bordes) (Morláns, 2005; Armenteras y Vargas, 2016). El estudio de la estructura del paisaje permite conocer la relación y el efecto que tienen los elementos del paisaje sobre los procesos ecológicos, los cuales, determinan atributos de la estructura y diversidad de las comunidades (Forman y Godron, 1986; Matteucci, 2006; Armenteras y Vargas, 2016).

La estructura del paisaje es cuantificada mediante métricas de estructura del paisaje (Turner, 2015; Matteucci, 2006) que pretenden reducir la complejidad de los elementos del paisaje a uno o varios valores numéricos y permiten comparar diversos paisajes de interés (Turner, 2015; McGarigal *et al.*, 2002). Para calcular las métricas de estructura del paisaje, generalmente se utilizan mapas categóricos (de dos o más clases) que representan las coberturas del suelo dentro de un paisaje (Hesselbarth, 2019). Las métricas de estructura del paisaje consideran dos aspectos importantes de los elementos del paisaje; la configuración y composición.

Las métricas que cuantifican la configuración del paisaje, generan información acerca del área, perímetro, forma de los fragmentos, densidad de borde, contraste, aislamiento y proximidad entre ellos (Monedero y Gutiérrez, 2001; Botequilha y Ahern, 2002; Rutledge, 2003). Mientras que las métricas que cuantifican la composición del paisaje, indican la proporción que cada tipo de fragmento o clase ocupa dentro del paisaje y no son espacialmente explícitos como las métricas de configuración.

Existen una gran cantidad de métricas para estudiar la estructura del paisaje y la mayoría se encuentran altamente correlacionadas. Por ejemplo, algunas métricas se basan en áreas y perímetros de los fragmentos o de tipos de fragmentos, por lo que resulta redundante usar

ambas. Esta alta correlación entre métricas dificulta la selección de las mejores métricas para estudiar el paisaje (Cushman et al., 2008; Echeverría, et al., 2007; Ueemaa et al., 2009; Aguilera et al., 2012). La reducción del gran número de métricas puede llevarse a cabo a través del análisis de componentes principales (PCA) (Botequilla et al., 2006; Cushman et al., 2008). Sin embargo, otras estrategias de selección de métricas se basan en coeficientes de correlación como Pearson o Spearman, con los cuales, es posible seleccionar las métricas que se encuentren altamente correlacionadas entre sí y con las variables de interés (Hernández-Stefanoni y Dupuy, 2008; Plexida et al., 2014). Otros trabajos han logrado una buena selección de métricas del paisaje implementando funciones de selección de software como R, mediante la función de “regsubset” (Lumley, 2015).

Las métricas más utilizadas en el estudio de la estructura del paisaje de acuerdo a su potencial explicativo han sido las relacionadas a la densidad de parches (Patch Density_PD), densidad de bordes (Edge Density_ED), proximidad de parches (PROX_AM), forma de parches (SHAPE_AM), distancias (ENN_AM), contraste de parches (TECI), métricas de área central (CORE_AREA, TCA) y porcentaje de paisaje (PLAND) considerado como una medida de la cantidad de hábitat correspondiente a cada parche y es una medida de composición (Hernández-Stefanoni y Dupuy, 2008; Hernández-Stefanoni et al., 2011; Wang et al., 2014; Amici et al., 2015; Lustig et al., 2017; Herse et al., 2018; Gallardo-Cruz et al., 2018). Estas métricas generalmente han sido empleadas en bosques tropicales para el estudio de la densidad y abundancia de especies leñosas, biomasa aérea, riqueza de especies, composición de especies tanto de árboles como de lianas, arbustos e insectos.

1.5.2 Escala espacial y efecto de la escala.

La escala es uno de los conceptos más importantes en la ecología del paisaje (Schneider, 1994; Matteucci, 2006) y se refiere a la dimensión espacial o temporal en la que se desarrolla un atributo o se lleva a cabo un proceso ecológico (Gibson et al., 2000). A escalas muy pequeñas, es posible observar procesos ecológicos como el establecimiento de especies asociado a la adquisición de recursos dentro de un período de semanas o meses. Mientras que, a escalas de paisaje es posible observar procesos como la sucesión secundaria ocasionados principalmente por perturbaciones como las actividades antrópicas y que requieren de períodos de décadas o cientos de años (Carabelli, 2014). De manera que conforme la escala aumenta es posible observar procesos como las migraciones, extinción o especiaciones originadas desde

fluctuaciones climáticas hasta ciclos interglaciales y glaciales, los cuales se llevan a cabo en períodos de miles o millones de años.

La escala tiene dos componentes principales; el grano y extensión, ambos, son determinados con base al fenómeno o atributo de interés de un estudio y por el investigador (Turner et al., 1989; McGarigal et al., 2002). El grano, es el área mínima o tamaño de las unidades de observación (parcelas) o de píxel de una imagen óptica. La extensión, se refiere al total de superficie que abarca el estudio en cuestión (Armenteras y Vargas, 2016; Cueto, 2006).

Debido a que en las mediciones ecológicas es casi imposible muestrear más que una porción de un hábitat, por restricciones financieras y de tiempo, es necesario contar con varias unidades de muestreo o parcelas que permitan representar las características (ambientales, topográficas, estructurales, etc.) del paisaje. Estas unidades de muestreo pueden estar distribuidas en todo el paisaje de manera aleatoria, sistemática o agrupada y estar conformadas por diferentes tamaños de grano o parcelas. Usualmente, a mayor tamaño de grano se captura una mayor variabilidad estructural y de diversidad de la vegetación en campo, es decir, una mayor cantidad de especies de árboles con diversas áreas basales, alturas, densidad de tallos y cobertura de copas (Hernández-Stefanoni et al., 2014; Navarro et al., 2017; Sanaei et al., 2018). Mientras que, tamaños de grano pequeños no pueden capturar esta variabilidad estructural y de diversidad, de manera que tienden a subestimar o sobreestimar los atributos de interés. Por ejemplo, cuando las parcelas pequeñas se encuentran en áreas con poca abundancia y/o individuos de tamaño pequeño, el atributo de la vegetación estudiado suele ser subestimado. Al contrario, cuando las parcelas pequeñas se encuentran en áreas con árboles de gran tamaño, se suele sobreestimar el atributo (Hernández-Stefanoni et al., 2018; Ali y Wang 2021). No obstante, las parcelas de tamaño grande necesitan de mayor tiempo, esfuerzo y recursos, limitando el número de parcelas que se pueden establecer y, por lo tanto, la representatividad de la variación espacial en paisajes heterogéneos. Un tamaño de grano adecuado permitirá que la variación de un atributo de interés (por ejemplo, riqueza de especies o biomasa aérea), sea bien representada por la estructura del paisaje capturada a lo largo de un rango de diversas extensiones (García, 2008).

Por su parte, es la extensión espacial la que incorpora el patrón de configuración y composición (estructura) de las coberturas que conforman un paisaje (Cushman, 2016). Las coberturas sirven como hábitats que cubren una amplia gama de condiciones ambientales, topográficas, tipos de suelo, de vegetación y de recursos que tienen la capacidad de soportar cierto número de

especies (Hill y Curran, 2003; Moreira et al., 2017; Otto, 2018; Steur et al., 2020). Por otro lado, el arreglo espacial de estas coberturas también puede influir sobre la estructura, diversidad y composición de las comunidades de plantas al favorecer procesos ecológicos a nivel de paisaje como la dispersión de semillas o procesos de polinización o de facilitación (Laurence et al., 2000; Turner et al., 2015; McGarigal, 2002; Doreen et al., 2005).

Sin embargo, en la actualidad el paisaje ha sido transformado rápidamente principalmente por las actividades humanas y ha comenzado a estar dominado por coberturas de origen antrópico (zonas urbanas, carreteras o áreas agrícolas) que difieren de las coberturas naturales (Hansen et al., 2019). Debido a esto, diferentes extensiones reflejan grados de composición y configuración distintos, de manera que su efecto sobre atributos como la diversidad y la estructura de la vegetación no será el mismo en todas ellas. Por lo tanto, es posible que las respuestas de estos atributos a las diferentes condiciones del paisaje sean más evidentes o fuertes a una extensión determinada, lo cual es conocido como; efecto de la escala o “scale effect” (Jackson y Fahrig, 2015; Miguet et al., 2016; Martin et al., 2018).

Uno de los principales intereses de la ecología del paisaje es de comprender cómo los patrones de diversidad y estructura observados en un tamaño de grano o parcela responden y están influenciados por la estructura de diferentes extensiones espaciales que cada vez contienen un mayor componente antrópico (Amici et al., 2015; Miguet et al., 2016). Por lo que identificar la extensión a la que estas relaciones son más fuertes (efecto de la escala), permitirá gestionar de manera más adecuada el paisaje, desarrollar y establecer estrategias de conservación y uso de la tierra, así como identificar la estructura que favorezca o aumente la diversidad de especies de plantas, el almacenamiento de carbono o ambos (Jackson & Fahrig, 2015; Nicasio et al. 2021).

Diversos estudios que han evaluado el efecto de la escala sobre la relación entre la estructura del paisaje y atributos de la vegetación consideran generalmente un solo componente de la escala (grano o extensión). Algunos estudios han reportado este efecto considerando diferentes tamaños de grano en una extensión determinada (López-Martínez et al 2013; Sanaei et al 2018), mientras que otros consideran diferentes extensiones con un solo tamaño de grano (Moraga et al., 2019; San José et al. 2019; Cudney et al. 2021; Nicasio-Arzeta et al. 2021). Sin embargo, la forma más precisa de evaluar el efecto de la escala es utilizando un enfoque multiescalar para identificar la extensión y el tamaño de grano que producen la respuesta más fuerte de los atributos de interés (Jackson y Fahrig, 2015). El efecto de la escala puede evaluarse

considerando distintos criterios de selección; el coeficiente estadístico de correlación de Pearson (r), coeficiente de determinación (R^2), criterio de información de Akaike (AIC) o el criterio de información Bayesiano (BIC) (Jackson y Fahrig, 2015).

El efecto de la escala varía de acuerdo a las especies, las variables y el contexto del paisaje (Jackson y Fahrig, 2015; Miguet et al., 2016; Moraga et al., 2019). Algunos estudios han reportado que el efecto de la escala sobre la abundancia de murciélagos en zonas urbanas es más evidente a extensiones pequeñas de 0.2 km² mientras que el efecto de la escala en zonas rurales es mayor y a extensiones grandes de 1 y 5 km² (Moretto, 2018; Ethier and Fahrig, 2011). Un estudio reciente demostró que el efecto de la densidad de bordes sobre la diversidad de mamíferos arbóreos es mayor a extensiones más grandes, mientras que el efecto de la cantidad de bosque y la densidad de fragmentos sobre la diversidad de mamíferos es mayor y más evidente a extensiones de menor tamaño. Este mismo estudio, comprobó en general, que la diversidad de mamíferos de mayor tamaño responde a extensiones más amplias a diferencia de los mamíferos de talla pequeña (Cudney et al., 2021).

Generalmente el efecto de la escala ha sido analizado y revisado para organismos móviles (Miguet et al., 2016), mientras que para organismos sésiles sigue siendo escasamente estudiado. Por ejemplo, en un estudio en donde se evaluó la diversidad de plántulas y la estructura de un paisaje de un bosque tropical lluvioso, se encontró que el efecto de la escala en la diversidad alfa de plántulas típicas (especies más comunes), dominantes (especies más dominantes) y de todas (todas las especies de plántulas) es más evidente a extensiones de aproximadamente 2 km² (Nicasio-Arzeta et al., 2021). Mientras que la diversidad beta de los mismos grupos presentaron un efecto de escala en orden descendente para las especies de plántulas; es decir, mayor para la diversidad beta de todas las especies de plántulas (a 3.2 km²), intermedio para las especies de plántulas típicas (a 2.1 km²) y menor para la diversidad beta de especies dominantes (a 1 km²). Sin embargo, es necesario contar con más estudios en otros tipos de paisajes tropicales para poder hacer una mejor inferencia de los efectos de la escala sobre atributos de la vegetación.

1.6 Pérdida del hábitat y fragmentación *per se*; generalidades

A nivel mundial los procesos de deforestación y de cambios de uso de suelo son la causa principal de la pérdida del hábitat y fragmentación de los bosques tropicales (Miles et al., 2006; Fahrig, 2003). Durante más de 30 años la pérdida del hábitat y la fragmentación se consideraron

como procesos inseparables uno del otro y que influyen de manera negativa sobre la biodiversidad (Villard y Metzger, 2014; Fahrig, 2017). Esta perspectiva ha sido ampliamente debatida en los últimos años y hoy en día se considera que la fragmentación no es equivalente y no tiene los mismos efectos que la pérdida del hábitat. Por lo tanto, se sugiere que la fragmentación como tal o denominada fragmentación *per se* (independientemente de la pérdida del hábitat), debe estudiarse de manera separada e independientemente de la pérdida del hábitat (Fahrig, 2019).

Por un lado, la pérdida del hábitat se refiere a la disminución o reducción de la cantidad o superficie de un área determinada o un hábitat, mientras que la fragmentación implica literalmente una ruptura o división del mismo que produce una discontinuidad en el paisaje (Vázquez et al., 2011; Fahrig, 2019). Algunos estudios han demostrado que la pérdida del hábitat tiene los efectos más adversos sobre la biodiversidad (Steffan et al., 2002; Best et al., 2001; Gibbs, 2001). Esto es debido a que la pérdida del hábitat provoca una disminución de la cobertura vegetal y de la disponibilidad de recursos y condiciones ambientales de un sitio determinado. Lo cual, afecta de manera negativa no sólo la diversidad de las especies, su abundancia, distribución, diversidad genética, etc., si no también factores y procesos como las cadenas tróficas, ciclos biogeoquímicos, regímenes de precipitación, humedad y temperatura locales y los servicios ecosistémicos (Fahrig, 2003).

Debido a que los cambios en un paisaje a través del tiempo reflejan diferentes patrones espaciales, se sugiere que la fragmentación *per se* sea estudiada bajo el concepto de patrón, es decir, con base en su estructura espacial, más que como un proceso (Fahrig, 2019). Considerando lo anterior, se ha demostrado que la fragmentación *per se*, tiene en su mayoría más efectos positivos, nulos o casi inexistentes sobre la biodiversidad que efectos negativos (Tscharrntke et al., 2002; Fahrig, 2003, 2017; Arroyo et al., 2017; Arasa et al., 2021). La mayoría de los efectos positivos de la fragmentación *per se*, están relacionados a la existencia de una mayor cantidad de hábitats (Fahrig, 2017). Por ejemplo, paisajes con un gran número de fragmentos pequeños o medianos no tan aislados entre sí, capturan una mayor heterogeneidad de hábitats para aquellas especies con requerimientos ambientales distintos. Por lo tanto, estos fragmentos también son importantes y tienen valor para la conservación tanto como lo tienen las áreas grandes y de hábitats continuos (Fahrig, 2019). Además, afectan el riesgo de extinción a través de procesos como la migración e inmigración de especies influidos por la cercanía de un sitio con otro (Fahrig, 2017; Tscharrntke et al., 2002).

En paisajes de bosques medianamente fragmentados, la abundancia de ciertas especies de árboles puede beneficiarse dada su rápida colonización, por lo tanto, podrán crecer y reproducirse en áreas recientemente abiertas (Hernández-Stefanoni y Dupuy, 2008). Esto sucede porque aquellos fragmentos recientemente abandonados o despejados pueden estar sumergidos en una matriz boscosa y de la cual, pueden recibir semillas que favorezcan la recuperación de su estructura y composición a través del tiempo (Hernández-Stefanoni, 2005). Por otro lado, los efectos de la fragmentación *per se* pueden ser negativos cuando por ejemplo los fragmentos al ser demasiado pequeños y estar muy aislados no tienen la capacidad para soportar a las poblaciones locales (Fahrig, 2003). Debido a la lejanía entre los fragmentos, las especies y sus procesos de dispersión entonces estarán restringidas a fragmentos muy pequeños, incrementando el riesgo de reducir su tamaño poblacional y persistencia (Fahrig, 2003; Delgado 2018).

En el caso de los bordes de los fragmentos, estos también pueden tener efectos positivos, negativos o nulos sobre la diversidad y la estructura de la vegetación (conocido como efecto de borde) (Tomimatsu & Ohara 2003; Hadad et al., 2015; d'Albertas et al., 2018). En los bordes las condiciones micro-climáticas extremas (alta radiación solar, vientos fuertes y de alta humedad) pueden favorecer el establecimiento de una gran cantidad de especies de lianas, arbustos y especies de plantas pioneras (Magnago et al., 2015). Las especies pioneras toleran los cambios micro-climáticos que ocurren en los bordes, incrementando su diversidad (Sfair, 2016). Por otro lado, en los bordes recientemente creados, las condiciones micro-climáticas extremas incrementan la tasa de mortalidad de árboles grandes y tolerantes a la sombra, desencadenando una fuerte pérdida de biomasa aérea (Laurence et al., 2006), lo que se traduce en una disminución considerable de las reservas de carbono aéreo (Berenguer et al., 2014; Chaplin-Kramer et al., 2015; Magnago et al., 2015; Melito, 2016). Incluso aun cuando la densidad y riqueza de especies en los bordes puede incrementar rápidamente, la biomasa de las especies de árboles en los bordes es incapaz de compensar la biomasa perdida por la mortalidad de los árboles grandes (Phillips et al., 2006).

1.7 Heterogeneidad ambiental

Entender los patrones de distribución de la diversidad de especies es crucial debido a su importancia en la protección y conservación de la biodiversidad (Stein et al., 2014). Uno de los factores más importantes y fuertemente asociado con los patrones de distribución de la

diversidad es la heterogeneidad ambiental o espacial. La heterogeneidad ambiental ha sido considerada como un promotor importante de la biodiversidad y de la salud de los ecosistemas (Balvanera y Aguirre, 2006; Rocchini et al., 2010; MacFadyen et al., 2016).

Existe una gran cantidad de términos relacionados a este tema, y debido a su complejidad, ha sido definido de una manera ambigua, poco comprensible y precisa (Hutchins et al., 2000; Tamme et al., 2010; Stein et al., 2014; Hanberry et al., 2015). En general, la heterogeneidad ambiental o espacial es un término que toma en cuenta la complejidad espacial, de diversidad y de estructura del ambiente como resultado de las variaciones tanto de las condiciones bióticas (tipos de vegetación) como abióticas (clima, recursos de suelo y la topografía) (Stein et al., 2014; MacFadyen et al., 2016). Por otro lado, la heterogeneidad temporal considera las variaciones en las condiciones ambientales y de recursos a lo largo del tiempo (que pueden observarse en procesos como la sucesión o cambios de uso de suelo) o en períodos estacionales (fenológicos) y puede analizarse a lo largo de diversos períodos de tiempo (cortos o largos) y desde una escala local a una global (Stein et al., 2014).

1.7.1 Heterogeneidad ambiental, diversidad y biomasa aérea

Los bosques tropicales son considerados como grandes centros de biodiversidad debido, entre otros factores, a su alta heterogeneidad ambiental (recursos abióticos y bióticos). La heterogeneidad ambiental permite el establecimiento de una gran diversidad de especies, por ejemplo, cerca de 43,000 especies de árboles del planeta (cerca del 96%) se encuentran estos bosques (Fine et al., 2008).

La relación entre la diversidad de especies y la heterogeneidad ambiental se basa en la teoría de nicho ecológico, la cual, establece que dos especies que ocupan el mismo nicho no pueden coexistir y si lo hacen es a través de la diferenciación en el uso del mismo (Hutchinson, 1957; Whittaker 1972; Stein et al 2014). El nicho, es un concepto abstracto que se define como un espacio imaginario n-dimensional o un hipervolumen que ocupa un organismo. En este espacio imaginario, las dimensiones representan todas las condiciones ambientales (precipitación, humedad), de suelo y de recursos que actúan sobre los organismos y bajo las cuales, estos podrían desarrollarse, reproducirse y subsistir. Este es conocido principalmente como nicho fundamental (Hutchinson, 1978; Kattan et al., 2008; Smith y Smith, 2007). Sin embargo, también se habla de un nicho efectivo o realizado, el cual, es la parte del nicho fundamental al que se

limitan o se restringen las especies como resultado de las interacciones bióticas (Hutchinson, 1957).

Por lo tanto, áreas con una alta heterogeneidad ambiental, con mayor cantidad de recursos, hábitats y una mayor complejidad estructural pueden albergar una mayor cantidad de especies. Esto es debido a que hay una gran cantidad de nichos que pueden ser ocupados por diversas especies evitando así la exclusión competitiva como consecuencia de la competencia por los recursos (Principio de exclusión competitiva de Gause) (Gause, 1934). Esto permitirá la coexistencia de las especies debido a la diferenciación de sus nichos efectivos ya que cada una de ellas utilizarían recursos y condiciones ambientales distintas para sobrevivir, desarrollarse y reproducirse (Hutchinson, 1957; Wilson, 2000; Tamme et al., 2010). Uno de los principales factores que permiten la diferenciación de los nichos efectivos de las especies son los rasgos funcionales (Sterck et al., 2011), los cuales han evolucionado para permitir la adaptación de las especies a las condiciones ambientales. Los rasgos funcionales se definen como aquellas características fisiológicas, morfológicas o fenológicas que impactan en el desarrollo, reproducción y la supervivencia de un organismo (Violle et al., 2007). Algunos ejemplos de rasgos funcionales son; la altura, densidad de la madera, diámetro, tipo o síndrome de dispersión de las semillas, entre otros.

La heterogeneidad ambiental puede determinar patrones de diversidad, composición y estructura de las comunidades vegetales a diversas escalas, por ejemplo, a una escala local, la diversidad y composición de las especies está principalmente influenciada por condiciones micro-ambientales y micro-topográficas específicas (Whittaker et al., 2001; Braschler et al., 2004; Doreen et al., 2006). Mientras que, a una escala de paisaje, este se caracteriza por una heterogeneidad ambiental dominada por el tipo de suelo, tipos de vegetación, nutrientes en el suelo, topografía (pendiente) y variables climáticas como la temperatura, humedad y precipitación (Laumonier et al., 2010; Clark y Clark, 2000). Se ha demostrado que aspectos de la heterogeneidad ambiental como la topografía, tipos de suelo, tipos de vegetación, la edad de sucesión de la vegetación, controlan y determinan atributos de la diversidad como la abundancia y composición de las especies de árboles (Maestre et al., 2006; Jones et al., 2008; Dupuy et al., 2012; Miranda, 2014).

La heterogeneidad dentro de los bosques se encuentra influenciada por la estructura de la vegetación (cobertura del dosel y densidad de tallos) (Lohbeck et al., 2015; Hernández-Stefanoni

et al., 2020). Sin embargo, las perturbaciones como los cambios de uso de suelo, tienen un fuerte impacto sobre los atributos estructurales de la vegetación y las condiciones ambientales modificando consecuentemente la distribución espacial de componentes como la biomasa, el carbono aéreo y la diversidad de especies de plantas (Poorter et al., 2015; Hernández-Stefanoni et al., 2020). Dependiendo de la frecuencia, intensidad y naturaleza de las perturbaciones, se producirá un mosaico conformado por fragmentos de vegetación con diferentes edades de sucesión y que difieren en cuanto a su estructura (De Blois et al., 2002). Los disturbios en el paisaje alteran las condiciones micro-ambientales (altas temperaturas y fuertes vientos) en los bordes de los fragmentos de vegetación que lo conforman. Esto incrementa el daño a los árboles grandes y que puede repercutir en la disminución del área basal provocando un decremento de la biomasa aérea del paisaje (Rocha et al., 2016).

1.7.2 Heterogeneidad ambiental y percepción remota

La heterogeneidad ambiental puede ser representada mediante percepción remota para el estudio y estimación de la estructura, riqueza y composición de especies (MacFadyen et al., 2016). Existen dos maneras ampliamente estudiadas y reconocidas para representar la heterogeneidad ambiental utilizando percepción remota mediante imágenes satelitales. La primera es realizando clasificaciones de las imágenes satelitales para producir mapas de cobertura del suelo o de tipo categóricos, los cuales representan áreas dentro de un paisaje que pueden tener un origen natural o antrópico (Lustig et al., 2015; Hernández-Stefanoni et al., 2017). Las clasificaciones de las imágenes de satélite son obtenidas de diferentes formas; 1) mediante algoritmos de clasificación tradicionales de las imágenes de satélite, los cuales, básicamente utilizan la información de cada uno de los píxeles y de píxeles vecinos de las imágenes satelitales para poder generar grupos con valores similares que resultaran en las diferentes coberturas de interés. 2) mediante algoritmos de aprendizaje automático de segmentación y clasificación como Random Forest (Dorren et al., 2003; Karlson et al., 2015). 3) Mediante la implementación de series de tiempo de las imágenes satelitales. Los datos continuos de series de tiempo permiten evaluar e identificar los cambios que han existido a lo largo del tiempo sobre una superficie determinada (Zhong et al., 2014; George et al., 2021).

Los mapas categóricos o de clases, permiten calcular la heterogeneidad de los hábitats en función del tamaño, forma y distancias de los fragmentos que conforman el paisaje (Barrete et al., 2000; Hernández-Stefanoni et al., 2011; 2017). El arreglo espacial de los diferentes tipos de fragmentos influye en procesos como la dispersión de semillas, la polinización o la competencia que

determinan la estructura y diversidad de las especies de plantas dentro de un paisaje (Hernández-Stefanoni et al., 2017). Los mapas categóricos tienen la ventaja de representar diferentes fragmentos con diferente edad de sucesión o abandono del bosque (Dronova et al., 2017) y, por lo tanto, pueden ser interpretados como diferentes tipos de hábitats dentro del paisaje. De manera que la diversidad u otros atributos (como la riqueza de especies o biomasa aérea) observados en campo dentro de las clases pueden ser asociados con los cálculos obtenidos de la heterogeneidad de los hábitats (Hernández-Stefanoni y Ponce-Hernández, 2006; Hernández-Stefanoni et al., 2012).

La segunda forma de representar la heterogeneidad ambiental mediante percepción remota es la utilización de los valores espectrales de los píxeles que conforman a las imágenes de satélite (Rocchini, 2007; Nagendra y Rocchini, 2008). La variabilidad espectral dentro de las imágenes de satélite se encuentra directamente relacionada con la heterogeneidad ambiental y puede estar relacionada con la distribución espacial de la diversidad. Esto ha permitido estudiar no sólo la diversidad y composición de los bosques, sino también para estudiar la biomasa aérea de los bosques tropicales (López-Martínez, 2013; Rocchini et al., 2015; Hernández-Stefanoni, 2017). La ventaja de utilizar la totalidad de la variabilidad de los valores de píxeles de una imagen es que se pueden generar mapas continuos de diversidad y de otros atributos como la biomasa aérea, carbono aéreo y de riqueza de especies (Nagendra y Rocchini, 2008; Hernández-Stefanoni et al., 2020; Reyes-Palomeque, 2019; Rocchini et al., 2020; Hernández-Stefanoni et al., 2021).

1.8 Percepción remota e imágenes SPOT

La percepción remota permite monitorear la superficie terrestre a través de satélites espaciales o aeronaves (aerotransportadas). Se define como; *“la ciencia y el arte de obtener información del estado o condición de cualquier objeto a mediante aparatos que no se encuentran en contacto directo con él”* (Chuvieco, 2016).

Las herramientas de percepción remota permiten medir diferentes rangos del espectro electromagnético; visible (0.4 a 0.7 μm) que incluye las bandas del azul, verde y roja, infrarrojo (0.7 a 14 μm) que incluye el infrarrojo de onda corta, medio y lejano y las microondas (0.3 a 300 cm). Las regiones del espectro son captadas por dos tipos de sensores ópticos; activos y pasivos. Los sensores ópticos activos se caracterizan por emitir y recibir su propia energía electromagnética desde la superficie, mientras que los sensores ópticos pasivos únicamente

reciben la energía electromagnética que produce la radiación solar sobre la superficie de la tierra (Chuvienco, 2016).

Las imágenes ópticas son los productos más utilizados para el monitoreo y observación del planeta (Chuvienco, 2016; Foody *et al.*, 2001). Estas imágenes tienen cuatro características principales; 1) *resolución radiométrica*, 2) *resolución espacial*, 3) *resolución espectral* y 4) *resolución temporal*. La *resolución radiométrica* es el grado de sensibilidad que tiene un sensor para poder captar la variación de la radiación electromagnética de la superficie. Usualmente se expresa en bits, en donde los rangos más comunes van de 8 a 16 bits, por lo que una imagen puede desplegarse en un rango de 0 a 255 tonos de grises. La *resolución espacial*, se refiere tamaño de los píxeles (expresada en metros) que conforman a la imagen y el cual, permitirá observar los objetos de interés dentro de un área determinada. La *resolución espectral*, se refiere a la cantidad de bandas espectrales que el sensor es capaz de detectar. Uno de los aspectos más importantes de este tipo de resolución es que mientras la anchura de las bandas sea mayor, la resolución espectral será menor (menor cantidad de bandas). Por lo que, las imágenes ópticas pueden clasificarse en imágenes ópticas multiespectrales, conformadas por varias bandas del espectro electromagnético. La *resolución temporal*, se refiere a la capacidad que tiene un sensor para sobrevolar una superficie en determinado tiempo (días, semanas o meses) (Chuvienco, 2016).

En la actualidad la calidad de las imágenes ópticas ha mejorado considerablemente. Una de las principales ventajas dentro de esta mejora es el incremento de la resolución espacial, lo cual permite observar la variabilidad (elementos como infraestructura, carreteras, cuerpos de agua, bosques, etc.) dentro de una imagen con un mejor detalle. Un ejemplo de ello, son las imágenes satelitales de alta resolución espacial, como las imágenes SPOT. El programa SPOT (Satélite Para la Observación de la Tierra) pertenece a la agencia espacial francesa, fue desarrollado por el CNES (Centro Nacional de Estudios Espaciales francés) y cuenta con un banco de imágenes de más de 25 años. Las resoluciones espaciales de las imágenes SPOT van desde 1.5, 2.5, 5, 6, 10 a 20 metros por píxel dependiendo del satélite SPOT al que pertenezcan (SPOT 1 a 7). Este tipo de imágenes son consideradas como imágenes de alta resolución espacial y tienen una resolución espectral que incluye las bandas del espectro visible (verde y roja) y del infrarrojo (infrarrojo cercano y medio).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Debido a perturbaciones en su mayoría, antrópicas y en menor medida, naturales, el almacenamiento de carbono en la biomasa aérea y otros atributos como la riqueza de especies dentro de un paisaje se han vuelto más variables (Estrada, 2011). Por lo cual, categorizar los tipos de vegetación o estratificarlos en unidades homogéneas permite identificar zonas de almacenamiento de biomasa aérea y, por ende, de carbono aéreo de manera precisa dentro del paisaje (Estrada, 2011). El mapeo y estimación de los tipos de vegetación, en particular de la vegetación secundaria con diferentes edades de sucesión y el conocimiento de su distribución espacial es uno de los primeros pasos para la conservación y manejo de la biodiversidad, así como para la planificación del uso de la tierra y la mitigación del cambio climático (Scott et al., 1993).

En las zonas tropicales los mapas de distribución de la edad de los bosques son escasos, sin embargo, los mapas de la edad del bosque son necesarios para comprender la acumulación de carbono, la recuperación de la estructura del bosque y otros atributos como la riqueza de especies a lo largo del tiempo (García Millan y Sánchez-Azofeifa, 2018; Chazdon, 2014). Una de las herramientas más utilizadas en el mapeo de la vegetación ha sido la percepción remota (Lillesand et al., 2004). El mapeo de las coberturas considerando datos de percepción remota es un desafío considerando la existencia de distintos factores como la complejidad del paisaje, la gran variedad de imágenes ópticas disponibles y las metodologías o técnicas que se pueden utilizar para la generación de los mapas categóricos (Murmu y Biswas, 2015). Debido a que las herramientas de percepción remota ofrecen datos continuos y periódicos, ha sido posible monitorear los cambios en los bosques y su dinámica espacial y temporal. Varios estudios han estimado la edad de los bosques tropicales mediante series de tiempo para evaluar los cambios en los fragmentos después de varios años (Helmer et al., 2010; Fujiki et al., 2016; Sun et al., 2019). Otros estudios, utilizan imágenes de satélite de un año determinado considerando algoritmos de clasificación tradicionales de la información espectral de los píxeles dentro de las imágenes (Lucas et al., 2000; Vieira et al., 2003; Jawak et al., 2015).

Aunque ambas metodologías son adecuadas para el estudio de la edad de la vegetación, las metodologías basadas en series temporales generalmente implementan imágenes satelitales de mediana resolución espacial y en pocos casos imágenes de resoluciones espaciales altas. Además, los análisis de series de tiempo están en su mayoría restringidos a no más de 30 años de disponibilidad. Por otro lado, las metodologías de clasificación tradicionales (supervisada y no

supervisada) consideran la teoría de conjuntos para asignar de manera automática los píxeles en clases discretas de acuerdo a los sitios de entrenamiento y algunos criterios que son determinados estadísticamente (Murmu y Biswas, 2015). Estas técnicas consideran que la clasificación de la información espectral puede representar adecuadamente áreas o clases internamente homogéneas dentro de un área de interés. Sin embargo, existen problemas de clasificación cuando los píxeles abarcan más de una cobertura en las imágenes debido a que no son capaces de extraer y representar correctamente las clases de interés dentro de una imagen (Murmu y Biswas, 2015; Jawak et al., 2015).

En los últimos años, debido al interés de mejorar las clasificaciones de las imágenes ópticas y reducir las limitaciones de las clasificaciones basadas en enfoques tradicionales, se han implementado otras técnicas que han demostrado ser una buena alternativa a las metodologías de clasificación tradicionales (Jawak et al., 2015). Por ejemplo, los algoritmos de segmentación de imágenes conocidos como clasificación basada en objetos, los cuales, agrupan un número de píxeles cuya información espectral es similar en propiedades homogéneas (Dorren et al., 2003). Este tipo de técnicas tienen una gran ventaja cuando son empleadas imágenes de satélite de alta resolución espacial (Jawak et al., 2013; Jawak et al., 2011). Sin embargo, también han sido empleadas técnicas de aprendizaje automático o de ensamblaje, las cuales están basadas en algoritmos de agrupamiento como las clasificaciones usando Random Forest o árboles de decisión (Breiman, 2001; Karlson et al., 2015). En la península de Yucatán, los mapas de edad de la vegetación secundaria son escasos, sin embargo, en el presente estudio se propone una metodología basada en la clasificación de segmentos utilizando algoritmos de aprendizaje automático. Estos últimos calibrados con sitios de entrenamiento que fueron creados a partir de una porción del total de los datos de campo que contienen la información de la edad del bosque de BTS. Esto permite que los datos de campo restantes ayuden a validar los mapas de edad de la vegetación secundaria de BTS dentro de la península de Yucatán. Al mismo tiempo, se obtienen mapas categóricos preliminares cuyos segmentos pueden ser editados y corregidos para mejorar la delimitación de las clases de vegetación y usos de suelo.

Consecuentemente, para la evaluación del efecto de la escala en la estimación de atributos de la vegetación es importante contar con mapas que representen debidamente la distribución espacial de la edad del bosque. Esto es debido a la necesidad de calcular adecuada y efectivamente las métricas de estructura del paisaje (Wang et al., 2021). Y, además, debido a que el cálculo de las métricas del paisaje es altamente sensible a la resolución espacial (tamaño

de píxel) de los mapas categóricos, es importante que el píxel que corresponda a la unidad de muestreo de las parcelas de campo. Generalmente los estudios que se enfocan al análisis de la estructura del paisaje lo hacen sin considerar este aspecto tan importante para el cálculo de las métricas de paisaje.

Teniendo en cuenta estas consideraciones es posible evaluar con mayor efectividad el efecto de los dos componentes de la escala (grano y la extensión) sobre las asociaciones de la estructura del paisaje y la edad de la vegetación con atributos del bosque como la biomasa aérea y la riqueza de especies. Esto permitirá evaluar la asociación más fuerte entre la estructura del paisaje y la edad y los atributos de interés tomando considerando que sus respuestas serán más evidentes o fuertes a una extensión espacial determinada (Jackson y Fahrig, 2015; Miguet et al., 2016). Hoy en día son muy escasos los estudios que tratan de evaluar de manera conjunta los efectos del tamaño del grano y la extensión espacial y más aún en la península de Yucatán. Pues la mayoría lo hace enfocándose en un solo componente de la escala y sus variaciones (López-Martínez et al 2013; Sanaei et al 2018; Moraga et al., 2019; San José et al. 2019; Cudney et al. 2021). Por lo tanto, esto es importante debido a que los estudios que analizan el efecto de la escala, son la base para la identificación de una escala espacial adecuada para la planificación de estrategias de restauración, conservación y de aprovechamiento sostenible de los bosques tropicales.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**Capítulo II.**

1. ¿Qué nivel de precisión puede lograrse al mapear la edad de la vegetación secundaria en dos Bosques Tropicales Secos de la península de Yucatán utilizando imágenes de alta resolución espacial y algoritmos de segmentación y de clasificación de Random Forest?
2. ¿Cómo varían la estructura de la vegetación, la riqueza y la composición de especies en función de la edad de sucesión en dos paisajes de Bosques Tropicales Secos de la península de Yucatán?

Capítulo III.

1. ¿Cuál es la escala espacial (tamaño de grano y extensión) en la que los atributos del bosque secundario de plantas grandes y/o pequeñas y la estructura del paisaje, así como la edad del rodal, están más estrechamente asociados?
2. ¿Qué tipos de variables (estructura del paisaje y edad del rodal) tienen una mayor contribución e influencia en las respuestas de la estructura y diversidad de las comunidades de plantas ante los cambios del paisaje?

HIPÓTESIS

Capítulo II.

1. Dado que la segmentación de imágenes ópticas ayuda a identificar elementos homogéneos en las imágenes satelitales, los cuales representan diferentes tipos de vegetación. Y que, además, las imágenes satelitales de alta resolución pueden mostrar una mayor variabilidad en los diferentes tipos de cobertura del suelo en relación con la categoría de edad sucesional en comparación con las imágenes satelitales de mediana resolución espacial. Entonces, esperamos que la utilización de algoritmos de segmentación en las imágenes de alta resolución SPOT 5 (10 m por píxel) permita una representación precisa de la distribución espacial de las clases de edad de la vegetación debido a que la segmentación discrimina elementos de diferentes edades sucesionales antes de ser agrupados por algoritmos de clasificación de Random Forest.
2. Dado que diversos atributos de la vegetación como la estructura, diversidad y composición de especies se encuentran fuertemente asociados con la edad del bosque (Zhang and Chen, 2015; Dupuy et al., 2012; Lohbeck et al., 2012) y a las características ambientales, físicas y de historia de uso de suelo, es posible describirlos en cada una de las clases de sucesión y caracterizar su variación. Debido a esto, esperamos que ciertos atributos de la vegetación se encuentren más asociados con las clases de edad de cada paisaje de bosque cuyas características estructurales, ambientales y de historia de uso de suelo son diferentes.

Capítulo III.

1. Dado que el tamaño de grano (parcela) permite capturar diferentes grados de variabilidad estructural de la vegetación con diversas áreas basales, alturas y coberturas, así como una mayor variabilidad de condiciones ambientales y de recursos que pueden ser aprovechados por diversas especies (Giladi et al., 2011; Sanaei et al., 2018; Hernández-Stefanoni et al., 2018). Esperamos que tamaños de grano grandes tengan una asociación más fuerte no sólo con la biomasa aérea, sino también con la riqueza de especies de individuos pequeños, grandes y de todos los tamaños (relación especies-área) (Sanaei et al., 2018; Mittelbach & McGill, 2019).
2. En términos de la extensión espacial, las relaciones de la estructura del paisaje con las variables de respuesta variarán tanto entre las variables de respuesta como entre las clases de tamaño de planta;

- A) Dado que la biomasa aérea a nivel de parcela está fuertemente influenciada por las condiciones ambientales locales, como la presencia y extensión de los bordes del bosque y áreas abiertas dentro de distancias cortas (Melito et al. 2021). Esperamos que la biomasa aérea estará más estrechamente asociada con la estructura del paisaje en extensiones espaciales pequeñas (1 km²) que en las más grandes.
- B) Por el contrario, dado que la riqueza de especies está fuertemente influenciada por la dispersión de semillas, que puede ocurrir a distancias intermedias y largas y está fuertemente influenciada por la conectividad a nivel del paisaje (Miguet et al. 2016). En general, esperamos que la riqueza de especies esté más estrechamente asociada con la estructura del paisaje en extensiones intermedias (5 km²) a grandes (10 km²).
- C) Esperamos que la relación entre la riqueza de especies y la estructura del paisaje varíe con el tamaño de las plantas. En particular, esperamos que la riqueza de especies de plantas grandes esté más fuertemente asociada con la estructura del paisaje en extensiones más grandes que la de las plantas pequeñas, ya que las plantas grandes tienen densidades más bajas y, por lo tanto, requieren extensiones más grandes para capturar adecuadamente la variabilidad en su riqueza de especies, así como la asociación de esta variable con la estructura del paisaje.
- 3) En cuanto a la contribución relativa de las variables independientes para explicar la variación en el efecto de escala;
- A) Dado que el principal impulsor de la biomasa aérea es el tamaño de la planta, el cual, está directa y estrechamente asociado con la edad de sucesión (Poorter et al. 2021) y dado que el principal impulsor de la riqueza de especies es la diversidad de hábitats y nichos, la cual, se asocia principalmente con la heterogeneidad ambiental (Nicasio et al. 2021). Esperamos que la edad sucesional será la variable que explique la mayor proporción de la variación en la biomasa aérea, mientras que las métricas de estructura del paisaje relacionadas con la heterogeneidad ambiental explicarán la mayor proporción de la variación en la riqueza de especies.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Mapear y caracterizar la edad de sucesión de dos paisajes de BTS de la península de Yucatán para evaluar las relaciones de atributos como la biomasa aérea y la riqueza de especies de plantas leñosas, de diferentes tamaños, con la estructura del paisaje y la edad del bosque a diversas escalas espaciales, con la finalidad de identificar la escala espacial (grano y extensión) a la cual estos atributos se encuentren más fuertemente asociados.

Objetivos específicos:

Capítulo II.

1. Elaborar mapas de categorías de edad de dos paisajes de BTS secundarios de la península de Yucatán, usando datos de campo para establecer la configuración y composición de los elementos dentro de los paisajes.
2. Caracterizar y evaluar, a través de un muestreo a nivel de paisaje, la relación entre las categorías de edad del bosque y la estructura de la vegetación secundaria, la diversidad y composición de especies de dos tipos de BTS de la península de Yucatán.

Capítulo II.

1. Identificar y seleccionar la escala espacial (grano y extensión) que optimice las relaciones de la biomasa aérea y la riqueza de especies de plantas pequeñas (1–5 cm de diámetro) y plantas grandes (>5 cm) y ambas con la estructura del paisaje y la edad del bosque mediante análisis multiescalares.

ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Este trabajo se realizó en dos paisajes de BTS de la península de Yucatán. El primero con una superficie de 352 Km² correspondiente a una selva mediana subcaducifolia ubicada en el estado de Yucatán, que abarca parte de la Reserva Estatal Biocultural del Puuc y que tiene un total de 276 unidades de muestreo de 200 m² cada una. El segundo correspondiente a una selva mediana subperennifolia ubicado en el estado de Quintana Roo, dentro del Ejido de José María Morelos y que cubre una superficie de 351 km² y cuenta con un total de 86 unidades de muestreo de 200 m².

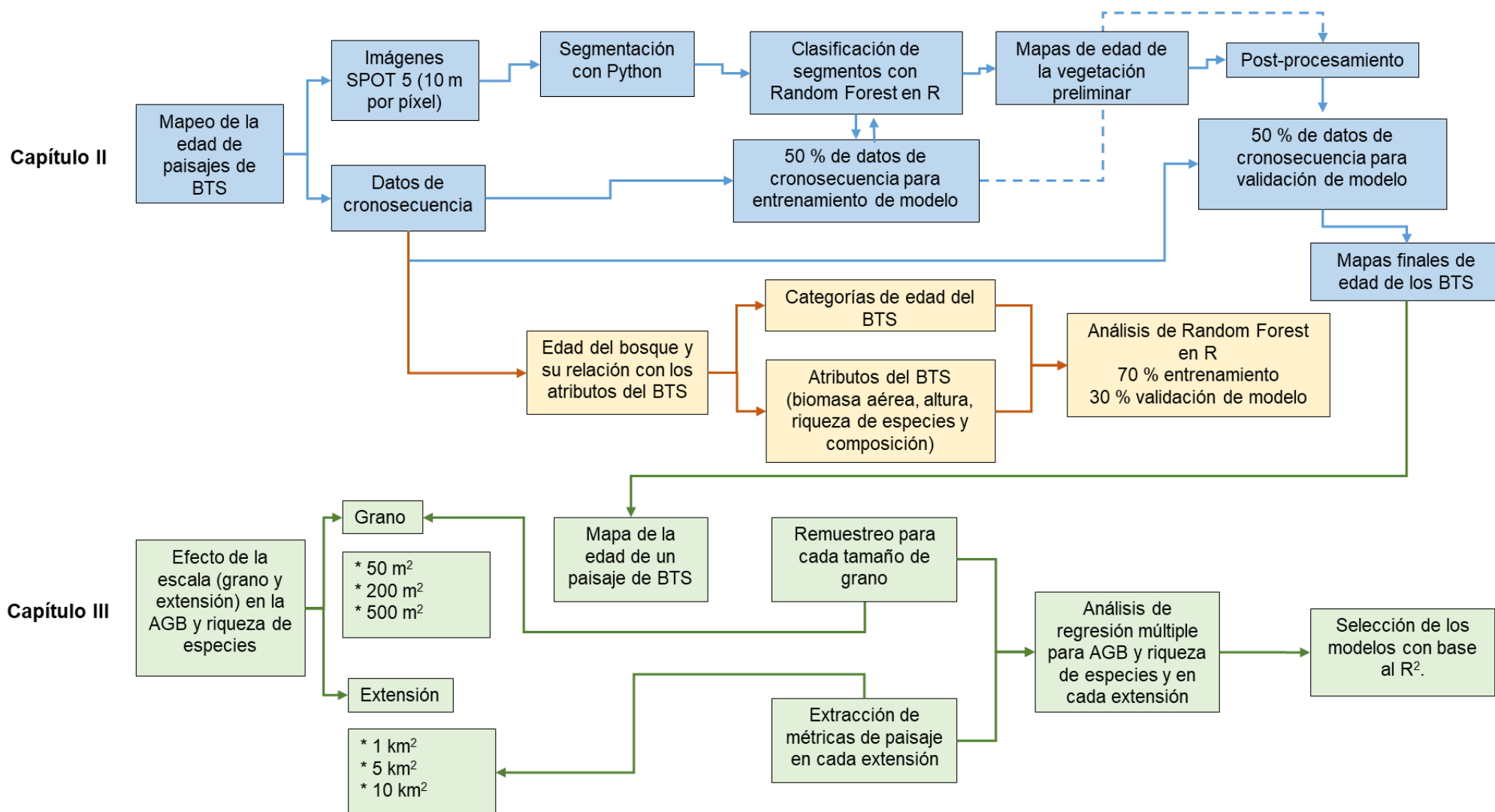
Para cumplir con los objetivos del capítulo II de este estudio, se consideraron imágenes SPOT 5 de 10 metros por píxel a las que se les aplicaron algoritmos de segmentación utilizando la librería de RGisLib en el software de Python. Una vez segmentada la imagen, consideramos el 50% de

los datos de campo (unidades de muestreo) de cada paisaje para generar los sitios de entrenamiento creados en el software de QGis 3.2 para la categorización de la imagen. Los sitios de entrenamiento se realizaron tomando en cuenta las diferentes clases de edad del bosque y otras coberturas en cada uno de los paisajes tales como carreteras, asentamientos humanos, zonas de agricultura, selva inundable y cuerpos de agua en su caso.

En cuanto a la creación de las clases de edad, estas se crearon mediante la información de los datos de cronosecuencia de cada sitio de muestro y que fue proporcionada por los pobladores del lugar. La clasificación de la imagen se llevó a cabo a través del algoritmo de clasificación de Random Forest considerando el 50% de los datos de campo para entrenar el modelo. La clasificación se llevó a cabo mediante estadísticas zonales (promedio, media y desviación estándar) de los segmentos y de los sitios de entrenamiento generados. Durante este proceso los segmentos con estadísticas zonales similares a las de los sitios de entrenamiento son agrupados en diversas clases correspondientes a las coberturas de interés. Los mapas preliminares obtenidos fueron sometidos a un proceso de post-procesamiento en donde son corregidas aquellas clases que fueron erróneamente clasificadas por el algoritmo de Random Forest. La precisión de los mapas finales de ambos paisajes que previamente fueron post-procesados fue validada utilizando el 50% de los datos de campo restantes.

Por otro lado, para cumplir con el objetivo del capítulo III, se consideraron los mapas de categorías de edad previamente obtenidos en el capítulo II para evaluar la estructura del paisaje. La estructura o patrón del paisaje se analizó con base a métricas de forma, porcentaje de hábitat, distancia y bordes de los fragmentos de vegetación con diferentes edades de sucesión. Se evaluaron diferentes tamaños de grano; 50, 200 y 500 m² y en cada uno de ellos se estimó la biomasa aérea y la riqueza de especies. Las extensiones consideradas fueron de 1 a 10 km² y, en cada una de ellas, se calcularon métricas de estructura a nivel de clases. Finalmente se realizaron análisis multiescalares, con la intención de evaluar de manera simultánea los granos y extensiones para identificar la escala a la que los atributos de la vegetación se encuentren más fuertemente asociados.

ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS



CAPITULO II**MAPPING FOREST AGE AND CHARACTERIZING VEGETATION STRUCTURE AND SPECIES COMPOSITION IN TROPICAL DRY FORESTS**

G. Reyes-Palomeque^a, J.M. Dupuy^a, C.A. Portillo-Quintero^b, J.L. Andrade^a, F.J. Tun-Dzul^a,
J.L. Hernández-Stefanoni^a,

^a *Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. Unidad de Recursos Naturales, Calle 43 # 130, Colonia Chuburná de Hidalgo, 97205 Mérida, Yucatán, Mexico*

^b *Geospatial Technologies Laboratory, Department of Natural Resources Management, Texas Tech University, Box 42125, Lubbock, TX 79409-2125, United States*

ABSTRACT

Land use changes generate a mosaic of forest patches with different ages of abandonment (i.e. succession) intermingled with other land uses. Mapping the successional age of vegetation is crucial to understand carbon accumulation patterns and the recovery of vegetation structure, diversity, and composition of forests over time. The overall objective of this research was to produce maps portraying secondary vegetation age classes and to assess how successional age classes can be related to vegetation structure, diversity and composition in two types of tropical dry forests (TDF) in the Yucatan Peninsula. We used a two-stage image classification process. First, SPOT-5 imagery were segmented and then classified using a Random Forests method. Second, the classified images were post-processed to rectify any classification errors. Additionally, we evaluated the association between the different forest age classes and vegetation structure, species richness and composition using a separate Random Forests classification of field plot data. Post-processing improved the accuracy of the Random Forests classifications by 14.19% and 16.28% for the tropical semi-deciduous and semievergreen forests, to attain final accuracy values of 91% and 88.37%, respectively. Vegetation structure, richness and composition were all strongly associated with successional age, accounting for 77.7% and 84.7% of the total variation among forest age classes for the tropical semi-deciduous and semi-evergreen forests respectively. Therefore, the forest age maps obtained can be related to attributes of vegetation structure, diversity and composition that are useful for biodiversity conservation, forest management and climate change mitigation.

Keywords: Stand age; Land cover classification; Secondary forest; Species richness and composition; Vegetation attributes; Chronosequence;

2.1 INTRODUCTION

Tropical dry forests (TDF) are the least protected yet most threatened terrestrial ecosystem in the tropics due to anthropic activities that cause widespread deforestation and forest degradation (Portillo-Quintero and Sanchez-Azofeifa, 2010; Portillo-Quintero et al., 2015; Coelho et al., 2016; Powers et al., 2018; Stan and Sanchez-Azofeifa, 2019). Moreover, TDF are affected by natural disturbances such as wildfires and extreme weather events such as hurricanes and long droughts (De la Barrera-Bautista et al., 2011; Balvanera et al., 2012). At the same time, these forests supply many products including raw materials for construction, food, medicines, etc., and they provide several environmental services such as climate regulation, and harbour many plant and animal species (Portillo-Quintero et al., 2015; Powers et al., 2018).

The conversion of forested areas to agricultural/pasture lands or human settlements is one of the major processes affecting these forests as well as the second largest source of CO₂ emissions to the atmosphere (Le Quéré et al., 2015). Tropical dry forests are one of the ecosystems most extensively used by society, as they grow on fertile soils, are generally located in flat, low-elevation areas, and are easy to clear due to their simpler vegetation structure compared to their humid and wet counterparts (Portillo-Quintero et al., 2015; Powers et al., 2018). Forest cover change leads to biodiversity loss and the modification of the structure, functioning and dynamics of these ecosystems.

Deforestation has also converted many TDF landscapes into mosaics of secondary vegetation growing from previously used and subsequently abandoned lands, remnants of primary forests, together with numerous areas dedicated to agriculture, livestock activities, and human settlements (De la Barrera-Bautista et al., 2011; Torres et al., 2012). The largest extension of TDF in Mexico is located in the Yucatan Peninsula. These forests have been used for slash-and-burn agriculture by the Mayan people for over two millennia (González-Cruz et al., 2015). Slash-and-burn agriculture, one of the oldest and most extensively used land-use practices in the tropics, involves clearing forest areas that are used for growing crops during two or three years, followed by abandonment for approximately 15 to 40 years. The fallow period allows the forest to regenerate through secondary succession. The vegetation structure, species richness and composition of these secondary forests differ from those of primary or mature forests (Dupuy et al., 2012; Stan and Sanchez-Azofeifa, 2019). Estimating and mapping vegetation age is therefore important for biodiversity conservation and management, land use planning and climate change mitigation. However,

few accurate maps of vegetation age are currently available in the tropics (Garcia Millan and Sanchez-Azofeifa, 2018; Sun et al., 2019).

Analysing secondary forest succession is essential to understand carbon accumulation and the recovery of vegetation structure, species richness, and species composition of forests over time (Chazdon, 2014; Stan and Sanchez-Azofeifa, 2019). Secondary forests can provide key ecosystem services, however their capacity to provide those services varies with successional age (Chazdon, 2014; Poorter et al., 2016). Secondary forest succession is most commonly studied through the chronosequence or space for time substitution method, in which forest stands of different ages since abandonment are characterized and compared to infer successional dynamics, without having to monitor permanent plots for many decades.

Forest age data can be obtained from local landowners and can be grouped into successional age classes to allow comparisons of vegetation structure and composition among different studies (Arroyo-Mora et al., 2005; Cao et al., 2015; Martínez- Ramos et al., 2018). Having information about the distribution of forest age categories at landscape or regional scales helps formulating policies and strategies for forest conservation, restoration, and/or sustainable forest management (Stan and Sanchez-Azofeifa, 2019). However, chronosequences can only provide information for a limited number of forest stands within a landscape.

On the other hand, remote sensing provides spatially continuous data at regular time intervals and it is one of the most widely used tools for monitoring vegetation and its spatial and temporal dynamics (Lillesand et al., 2004). Numerous studies have sought to estimate the age of tropical forests using satellite imagery. Some studies have used time series of satellite imagery to evaluate changes in forest fragments over the course of several years (Helmer et al., 2010; Fujiki et al., 2016; Chazdon et al., 2016; Sun et al., 2019), whereas others have used classification algorithms for analysing the spectral data from satellite images acquired in a single year (Fiorella and Ripple, 1995; Lucas et al., 2000; Vieira et al., 2003).

Both types of studies use field information to validate the obtained forest age maps (Vieira et al., 2003; Baccini et al., 2012; Frate et al., 2015; Song et al., 2015; Chazdon et al., 2016; Carreiras et al., 2017). Although both methods produce adequate classifications of forest age, the approach based on time series of satellite imagery generally uses medium spatial resolution imagery and only rarely uses high spatial resolutions; in addition, this method is generally restricted to no more

than 30 years since land abandonment, given the availability of time series of satellite imagery. On the other hand, chronosequences use field information about the age of the forest stands to produce forest age maps in a single year without the need to use time series of field data, which are difficult to obtain (Carreiras et al., 2014, 2017).

Various machine-learning techniques have been used in recent years to produce categorical vegetation maps from multispectral imagery, including clustering algorithms such as decision trees and Random Forests (Breiman, 2001; Karlson et al., 2015). Other approaches include satellite-image segmentation techniques, known as object-based classification, which have shown to be a suitable alternative to traditional per-pixel classification methods. Although segmentation techniques can be used with images of different spatial resolutions (Dorren et al., 2003; Lobo et al., 1996), they seem to be more helpful when applied to high-resolution imagery. This is because these methods make a partition of the image into homogeneous areas based on their spectral information. Segmentation methods have the additional advantage of using ancillary information such as the size, shape or texture of the image elements only visible in high resolution imagery (Dorren et al., 2003; Im et al., 2008).

This study sought to map forest age classes of two types of secondary TDF in the Yucatan Peninsula (semi-deciduous and semi-evergreen) and to evaluate the relationship between age classes and secondary forest structure, species diversity and composition in each forest type in order to assess which vegetation attributes are most strongly associated with forest age classes. We propose a method to improve the accuracy of mapping the spatial distribution of forest age classes based on a classification of spatial segments with similar spectral features created from high-resolution imagery and a post-processing procedure.

Finally, we assess relationships between forest age classes and attributes of vegetation structure, diversity and composition in each forest landscape to allow interpreting forest age maps in terms of vegetation attributes that are critical for biodiversity conservation, forest management, and climate change mitigation.

2.2. DATA AND METHODS

2.2.1. Study Area

The study area is located in the Yucatan Peninsula and encompasses two TDF landscapes (Fig. 2.1). The first landscape, named Kaxil Kiuic (hereafter KK), is located in the southwest part of the

state of Yucatán, Mexico. This site comprises a total area of about 352 km² (22 × 16 km), including flat areas and low hills 60 to 190 m above sea level, and is covered by semi-deciduous tropical forest. The climate is warm humid, with summer rains and a pronounced dry season from November to April or May; mean annual temperature is 26 °C and average annual rainfall ranges between 1,000 and 1,200 mm (Flores and Espejel, 1994). This landscape is dominated by secondary vegetation of different ages since abandonment after being used for slash-and-burn agriculture. Vegetation canopy is approximately 8 to 13 m tall. The most abundant tree species in this landscape include *Neomillspaughia emarginata* (H. Gross) S.F. Blake, and *Gymnopodium floribundum* Rolfe. (Polygonaceae), *Lonchocarpus xuul* Lundell, *Mimosa bahamensis* Benth. and *Caesalpinia gaumeri* Greenm, (Fabaceae) and *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), among others (Hernández- Stefanoni et al., 2011; Miranda-Plaza, 2014). The second landscape, named José María Morelos (hereafter JMM), is located in the southern part of the State of Quintana Roo, Mexico. This site has a total area of 351 km² (19.5 × 18 km) and is covered by semi-evergreen tropical forest and some areas of seasonally flooded low-stature tropical forest. The climate is warm subhumid, with a dry season from December to April and a rainy season from May to November; mean annual temperature is 26 °C and mean annual rainfall ranges between 1,100 and 1,400 mm (Flores and Espejel, 1994). This landscape includes areas in various stages of secondary succession after being used for slash-and-burn agriculture and cattle pasture (Miranda- Plaza, 2014; Hernández-Stefanoni et al., 2014). The forest canopy is approximately 15 to 25 m tall, and the most abundant tree species include *Manilkara zapota* (L.) P. Royen (Sapotaceae), *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. and *Lonchocarpus rugosus* Benth. (Fabaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. and *Guettarda combsii* Urb. (Rubiaceae), among others (Hernández-Stefanoni et al., 2011; Miranda-Plaza, 2014).

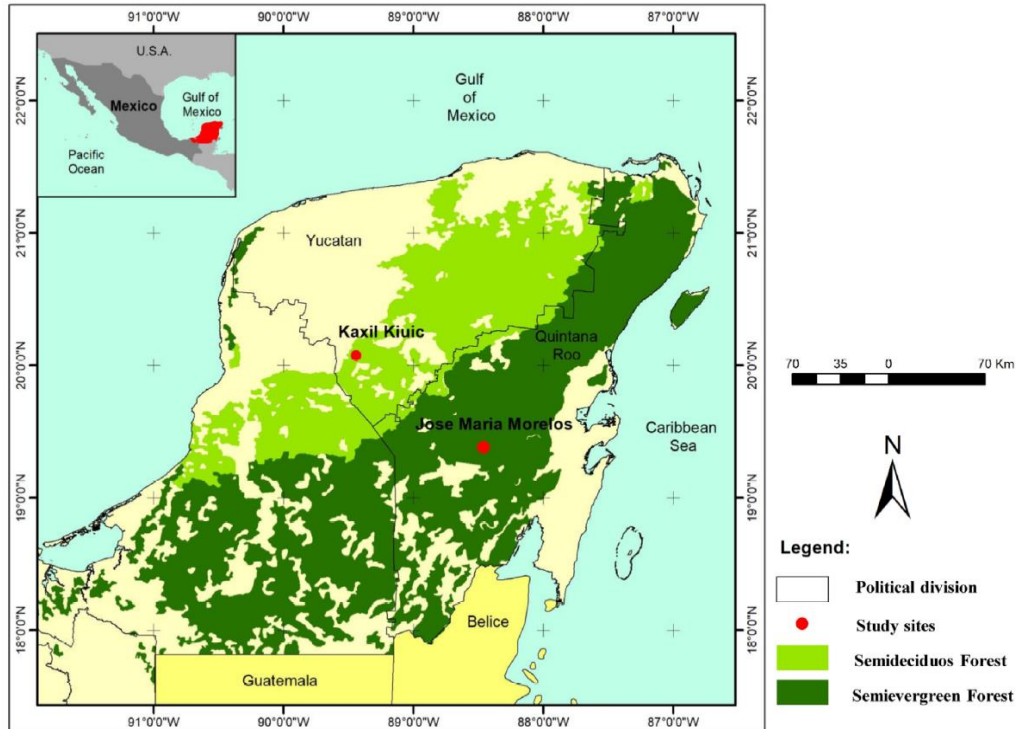


Figure 2.1. Location of the study sites in the Yucatan Peninsula showing the two study sites in the forest of the Yucatan peninsula.

2.2.2. Field data collection and vegetation attributes calculation

Field data were obtained during the rainy seasons of 2008 and 2009. A total of 276 sampling units were located in Kaxil Kiuic, whereas 86 sampling units were situated in José María Morelos (Fig. 2.1). The sampling plots were allocated seeking to cover the whole range of forest ages and environmental conditions present in each landscape. In both landscapes, the sampling units consisted of a 200 m² circular plot with a nested 50 m² concentric circular plot. In the 200 m² plots, all woody plants with a diameter at breast height (DBH) more than 5 cm, and in the 50 m² plot, all the individuals with DBH between 1 and 5 cm, were identified and measured. Individual plant attributes recorded include height (m), DBH (cm –measured at 1.3 m above the ground), and species name.

The successional age of each sampling unit was determined based on interviews with local inhabitants or landowners. Sampling units were classified into four forest age classes (class 1: 3–8 years; class 2: 9–16 years, class 3: 17–50 years; class 4:>50 years) for comparison with other studies in tropical forests (Fig. 2.1). The selection of the different age categories was based on the fact that some tropical forest plant attributes, such as biomass, basal area and species

richness saturate with stand age, showing high rates of increase during the first 15 to 20 years, followed by much slower rates at older stand ages (Poorter et al., 2016, Marin-Spiotta et al., 2007). For each age class, the following vegetation structure attributes were estimated: basal area ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$), abundance, mean DBH (cm), mean tree height (m), mean height of the ten tallest trees (m), and mean aboveground biomass ($\text{Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$). We used local and regional allometric equations to estimate aboveground biomass for each sampling unit in both landscapes.

The equations take into consideration the vegetation type as well as DBH, height, wood density of trees, and growth form (trees, palms, and lianas) and were developed by Frangi and Lugo (1985), Chave et al. (2003), Chave et al. (2005), Guyot (2011), and Ramírez et al. (2019), see Table S1. Wood density values for most of the tree species were obtained from local studies, others were obtained from the literature (Brown, 1997; Aguilar-Rodríguez et al., 2001; Reyes-García et al., 2012; Sanaphre-Villanueva et al., 2016). Species richness was determined for each sampling plot and successional age class.

2.2.3. Remotely sensed data and image processing

For this study, we used SPOT-5 multispectral imagery. The scenes were acquired in January 2005 and January 2010 for KK and JMM, respectively. SPOT-5 imagery has a spatial resolution of 10 m per pixel in four spectral bands: green band (b1), 0.5–0.59 μm ; red band (b2), 0.61–0.68 μm ; near-infrared band (b3), 0.78–0.89 μm ; and the shortwave infrared band (b4), 1.58–1.75 μm . First, we created objects (segments) from the SPOT 5 imagery in both landscapes using an image segmentation procedure. This procedure consisted in joining neighbouring pixels sharing similar spectral features, aiming to properly represent areas with vegetation clustered into different forest age groups and other cover areas.

The segmentation process was carried out using the RSGISLib package from Python 3.6 software (van Rossum, 1995). Through the segmentation process, images were partitioned into objects with homogeneous spectral characteristics, which corresponded to roads, agricultural areas, water bodies, and vegetation areas in different successional stages. In a second stage, image objects instead of pixels were used in an automated Random Forest classification algorithm for mapping forest age classes. We used 50% of field sampling plots, as training sites (138 and 43 plots respectively for KK and JMM landscapes), while the remaining 50% of plots were used to validate the classification. These sampling-units were randomly chosen within each forest age class using the software QGIS 3.6 (QGIS Development Team, 2017). The sample selection

preserved the age ranges observed in the field (Fig. 2.2). The segments in which 50% of the field plots fell were considered as training sites. Subsequently, we calculated zonal statistics (mean, median, and standard deviation) for each training site and we used these data for examining the spectral separability of forest age classes.

The training sites (segments) were used to apply the Random Forest classification algorithm using the randomForest package (RColorBrewer and Liaw, 2018) in R (R Development Core Team, 2017). As a result, the algorithm predicted the spatial distribution of the different land cover classes including vegetation in the four successional age classes. Random Forest is a non-parametric algorithm considered as one of the most robust classifiers; it can be used with large datasets and reduces the data overfitting issue, which can occur when the samples are not fully representative (Breiman, 2001; Cutler et al., 2012). The random forest model provides an importance ranking predictor (the mean decrease in accuracy), which evaluates the change in the accuracy if one of the variables is left out of the model. In a third stage, land cover classes obtained from the automated classification algorithm were subjected to post-processing in order to improve the accuracy of the forest age maps. This process consists of reclassifying those forest age-class polygons showing spectral confusion. To this end, an in-depth visual inspection of all segments was carried out to rectify potential errors, using zonal statistics of training sites. The reclassification was made by comparing segment values versus those of field training sites. Finally, the two land-cover maps, i.e., the one obtained directly with the Random Forest algorithm and the one obtained after post-processing, were validated using the remaining 50% of the field-sampling plots that were not used to create the training sites. The accuracy of both maps and that of each forest age class were assessed using a confusion matrix, that is, a table that measures the agreement between classes in the map and classes on the ground (Campbell and Wynne, 2011).

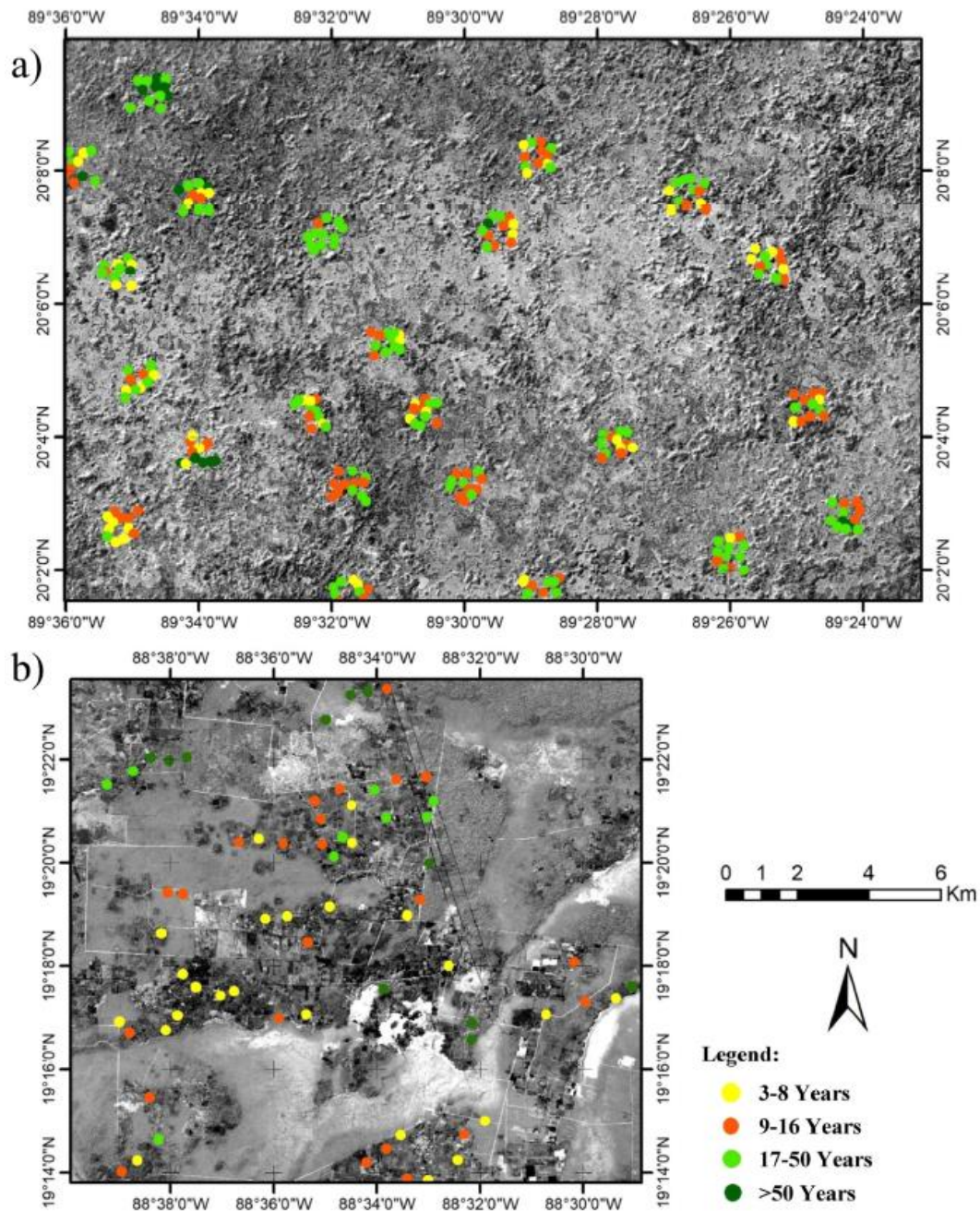


Figure 2.2. Location of sampling plots in the Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b) landscapes classified by forest age class.

The overall accuracy of the classified forest age map was calculated by dividing the total number of correctly classified plots of the forest age map, over the total number of reference sample plots. The producer accuracy was then calculated as the number of correctly classified plots of the forest age map over the number of reference sample plots in the same class and it indicates the proportion of plots on the ground for each age class that were correctly classified on the map.

The user accuracy is the proportion of plots in a particular age category on reference sample class data that is also mapped as that age category. This index measures the proportion of plots in a forest age class that will be present on the map (Campbell and Wynne, 2011).

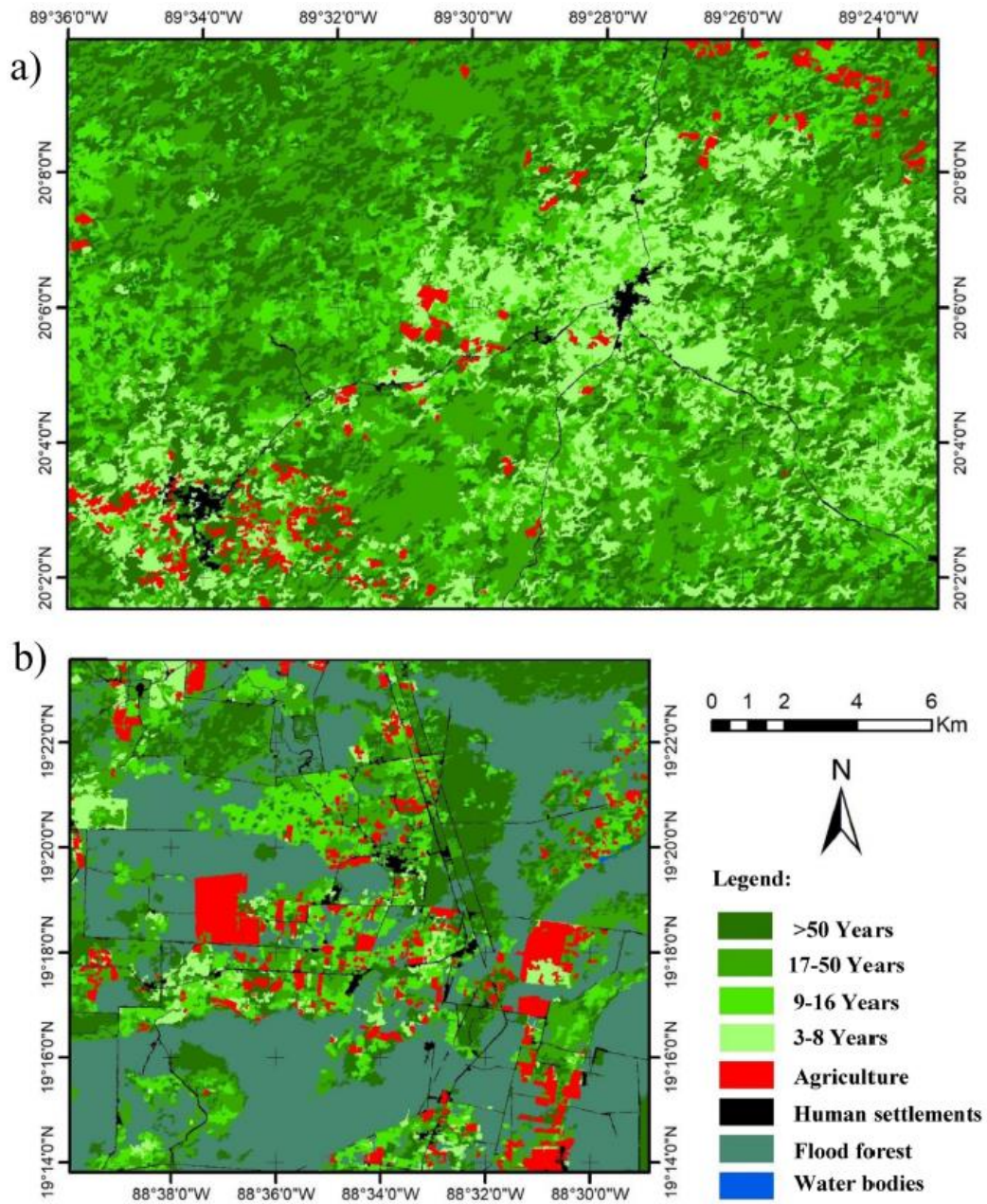


Figure 2.3. Forest age map of the tropical dry forests in the Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b) landscapes obtained after a classification with random forest of SPOT 5 imagery and post-processing.

Table 2.1 Validation of the age map for tropical dry forests of the Kaxil Kiuic and José María Morelos landscapes after using Random Forest classification and postprocessing.

Landscape Age class (Years)	Producer accuracy (%)	User accuracy (%)	Overall accuracy (%)
Kaxil Kiuic			91.0
3–8	85.0	89.5	
9–16	90.9	95.2	
17–50	95.3	91.0	
+ 50	80.0	80.0	
José María Morelos			88.4
3–8	90.0	92.3	
9–16	90.9	100.0	
17–50	80.0	80.0	
+ 50	83.3	100.0	

2.2.4. Data analyses

To assess the relationships between the forest age classes and vegetation structure, species richness and species composition, a second Random Forest classification was carried out using the Model Map package (Freeman et al., 2018) for R (R Development Core Team, 2017). This classification was not spatially explicit, meaning it was carried out using field data exclusively and not satellite imagery data. For this classification, 70% of the field-sampling plots (193 and 60 plots respectively for KK and JMM landscapes) were used for training the model and the remaining 30% (83 and 16 plots respectively for KK and JMM landscapes) were used to validate the classification. Additionally, Moran's I test was applied to test for spatial autocorrelation in the vegetation structure variables. The vegetation predictor variables were ranked by their mean decrease in accuracy to assess their relative contribution to distinguish among forest age classes. To assess differences in vegetation structure and species composition among forest age classes, the average and the 95% confidence intervals of vegetation attributes (diameter, stature, abundance, basal area, species richness and species composition) in each forest age class were calculated separately for the two types of TDF.

An exploratory analysis of species composition among forest age classes in each landscape was carried out using Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) with the Vegan package (Oksanen et al., 2007) for R (R Development Core Team, 2017). The NDMS is a non-parametric ordination

technique that projects the multidimensional species-by-plot data matrix onto a lower-dimensional space, in this case we obtained three ordination axes. To explore and visually represent differences in species composition among forest age classes, the sample sites were colour coded by age class and the centroid of each age class was indicated in the NDMS ordination plots. In addition, to test for significant differences in species composition between the forest age classes, we employed PERMANOVA analysis, a nonparametric analogue of multivariate analysis of variance that tests variability within and between groups, but is free of parametric assumptions of multivariate normality and homogeneity of variances. The PERMANOVA analysis was carried out using a matrix of species abundance and forest age classes as a categorical explanatory variable with the Vegan package (Oksanen et al., 2007) for R (R Development Core Team, 2017). Finally, the most important species in each forest age class were identified and the Simpson dominance index (D) was calculated to examine how species dominance varied among successional age classes in each landscape. This index is strongly influenced by the most abundant species and is less sensitive to species richness (Magurran, 2004).

2.3. Results

A classified map of forest age classes after performing both the random forest classification method and the post-processing of the SPOT 5 imagery for the KK and JMM landscapes yielded an overall accuracy of 91% and 88.37% (Fig. 2.3, Table 2.1), respectively. Compared to the map obtained from the random forest classification alone, the post-processing procedure improved the accuracy of the forest age map by 14.19% and 16.28% respectively for KK and FCP (Supplementary Fig. 1 and Table S2). The age class with the highest user accuracy, after applying both the random forest classification method and the post-processing, was the 17–50 yr. class (95.3% accuracy) in the KK landscape (Table 2.1) and the 9–16 yr. class (90.9% accuracy) in the JMM landscape (Table 2.1).

The lowest user accuracy was found in the > 50 yr. class in the KK landscape and the 17–50 yr class in the JMM landscape, with an 80% accuracy in both cases (Table 2.1). The highest producer accuracy was observed in the 9–16 yr. class (95.2% accuracy) in the KK landscape, and in the 9–16 and > 50 yr. classes (100% accuracy in both cases) in the JMM landscape. The lowest producer accuracy was recorded in the > 50 yr. class in KK and in the 17–50 yr. class in JMM (80% in both cases; Table 1). The user and producer accuracies have similar values in all forest age classes for KK landscape. However, the fact that there is a higher value of user accuracy than producer accuracy for the forest with more than 50 years in JMM landscape (a

difference 16.7%) indicates that this class had the highest magnitude of misclassification compared to the others classes. The land-cover classes with the highest coverage were the 17–50 yr. class in the KK landscape (39.50%) and the >50 yr. class in the JMM landscape (36.8%), respectively, followed by the >50 yr. class (28.4%), and the 17–50 yr. (34.6%), respectively for KK and JMM landscapes. (Table 2.2). The most important variables for mapping forest age classes based on the random forest classification method with satellite images were the mean and standard deviation of the red (b2) and near-infrared (b3) bands from SPOT imagery for the KK site, while the most important variables for JMM, were the mean and standard deviation of the green band (b1), the median of the near-infrared (b3) and the mean of the red (b2) bands of SPOT 5 imagery (Fig. 2.4).

The second Random Forest classification algorithm carried out to evaluate relationships between forest age classes and vegetation attributes revealed that vegetation attributes accounted for 77.7% and 84.7% of the variation among forest age classes in the KK and JMM landscapes, respectively. The most important variables, to characterize forest age classes from vegetation attributes, were basal area (BA), diameter at breast height (DBH), mean height of the 10 tallest trees, mean tree height and aboveground biomass (AGB) for the KK landscape. In JMM, the vegetation attributes that best distinguished among forest ages classes were mean height of the 10 tallest trees, basal area (BA), sample plot scores on ordination axis 1 from NMDS, aboveground biomass (AGB) and diameter at breast height (DBH) (Fig. 2.5). We found no significant spatial autocorrelation ($p > 0.05$) for any of the vegetation attributes in either landscape. The forest age classes in the KK landscape clearly differed in vegetation structure, especially in basal area, diameter, height of the ten tallest trees, mean tree height, and aboveground biomass (Fig. 2.6). In the JMM landscape, the forest age classes differed in terms of both vegetation structure and composition, especially in mean height of the 10 tallest trees, basal area (BA), aboveground biomass (Fig. 2.6) and plot scores on ordination axis 1 from NMDS (Fig. 2.7).

In both landscapes, in addition to showing significant differences between forest age classes, most variables increased with time since abandonment, except for abundance, which decreased. A total of 204 woody plant species in 52 families were recorded in the KK landscape, whereas 223 woody plant species in 50 families were recorded in the JMM landscape. The plant species with the highest importance value (IVI) in each forest age class are shown in Table 2.3. Exploratory NMDS ordination analyses revealed that species composition differed among the forest age classes in both landscapes, especially in JMM (Supplementary Fig. 2.2). The

PERMANOVA tests confirmed that these differences were significant ($P < 0.001$), although they accounted for a small proportion of the total variation in species composition ($R^2 = 0.09$ in Kaxil Kiuc and $R^2 = 0.22$ and José María Morelos, respectively (Table 2.4). The two landscapes studied showed contrasting patterns of species dominance (Simpson's index). In KK, the highest dominance (0.12) was found in the early successional class (3–8 yr.), whereas in JMM, the highest dominance (0.11) corresponded to old-growth forests (> 50 yr.) (Table 2.5).

2.4. Discussion

2.4.1. Tropical dry forest age maps

The methodology used in this study allowed us to obtain accurate forest age maps for the semi-deciduous and semi-evergreen tropical forests (overall accuracy = 91.0% and 88.4%, respectively). These overall accuracy values are higher than those reported in previous studies of tropical forests (80–88% accuracy) (Helmer et al., 2010, Pasher and King, 2011, Fujiki et al., 2016, Carreiras et al., 2017, Sun et al. 2019). Most recent studies on vegetation classification, either in general or differentiating forest age areas, have combined spectral information from satellite images with image texture information and environmental or topographic data (Berberoglu et al., 2000; Gallardo- Cruz et al., 2012; Carreiras et al., 2017). Although this approach could enhance the accuracy of our classifications, we were able to produce highly accurate maps of forest coverage in different successional age classes using exclusively the reflectance in the different SPOT-5 bands with the Random Forest classification algorithm, a thorough post-processing process and chronosequence data. In particular, the use of high resolution imagery allowed us to better detect variability in the different vegetation elements, water bodies or agricultural areas, compared to medium-resolution imagery (Liu and Xia, 2010).

Table 2.2 Percent coverage of forest age classes in the Kaxil Kiuc and José María Morelos.

Forest Age Classes	Kaxil Kiuc		José María Morelos	
	Surface (ha)	(% of Coverage)	Surface (ha)	(% of Coverage)
> 50 Years	10,021.3	28.4	6,033.6	36.8
17–50 Years	13,930.2	39.5	5,670.8	34.6
9–16 Years	5,476.6	15.5	3,426.8	20.9
3–8 Years	5,874.4	16.6	1,246.7	7.6
TOTAL	35,302.3	100.0	16,377.9	100.0

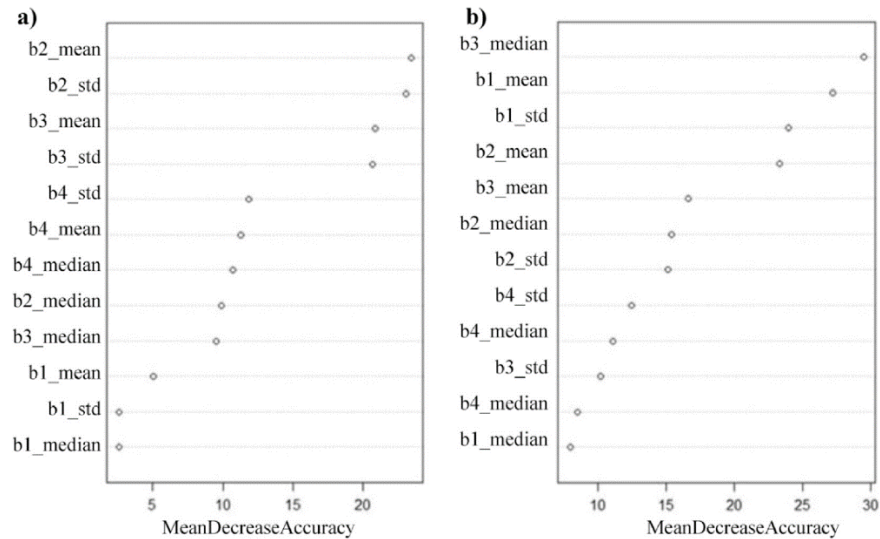


Figure 2.4. Random forest predictor importance ranking (mean decrease in accuracy) using SPOT 5 imagery predictor variables in Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b). b1 = green band; b2 = red band; b3 = shortwave infrared band and b4 = near-infrared band of Spot 5 Imagery; mean; median; std = standard deviation.

Moreover, the segmentation (object-based classification) of the images allowed a better spectral separation of different successional stages (Nelson et al., 2000). However, segmentation can also produce a lower precision when segments do not adequately represent the objects on the surface, particularly in forested areas where pixels include a mix of both forest canopy and gaps (Pasher and King, 2011).

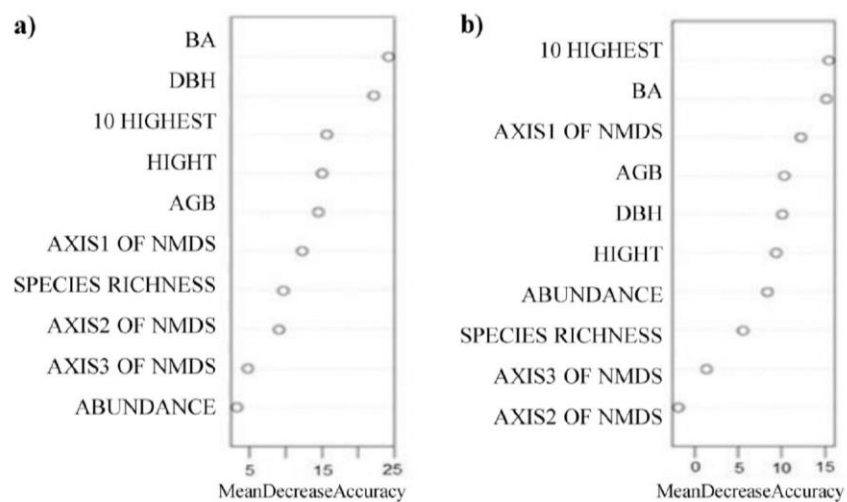


Figure 2.5. Random forest predictor importance ranking (mean decrease in accuracy) using vegetation attributes as predictor variables in Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b). BA = basal area; DBH = diameter at breast height; 10 HIGHEST

= Mean height of the 10 tallest trees; AGB=aboveground biomass; NMDS=Non-metric Multidimensional Scaling.

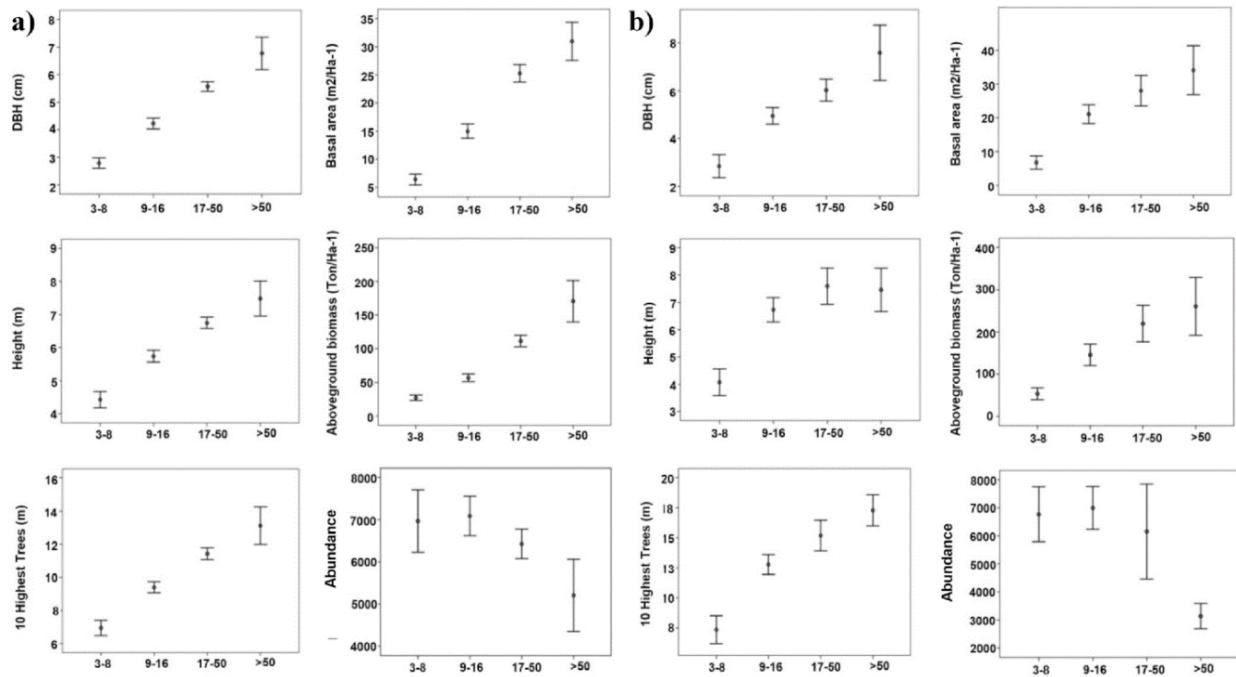


Figure 2.6. Mean values and 95% confidence intervals of vegetation structure variables in each forest age class in Kaxil Kiuc (a) and José Maria Morelos (b). DBH = diameter at breast height, Height = mean tree height, 10 Highest Trees = Mean height of the 10 tallest trees.

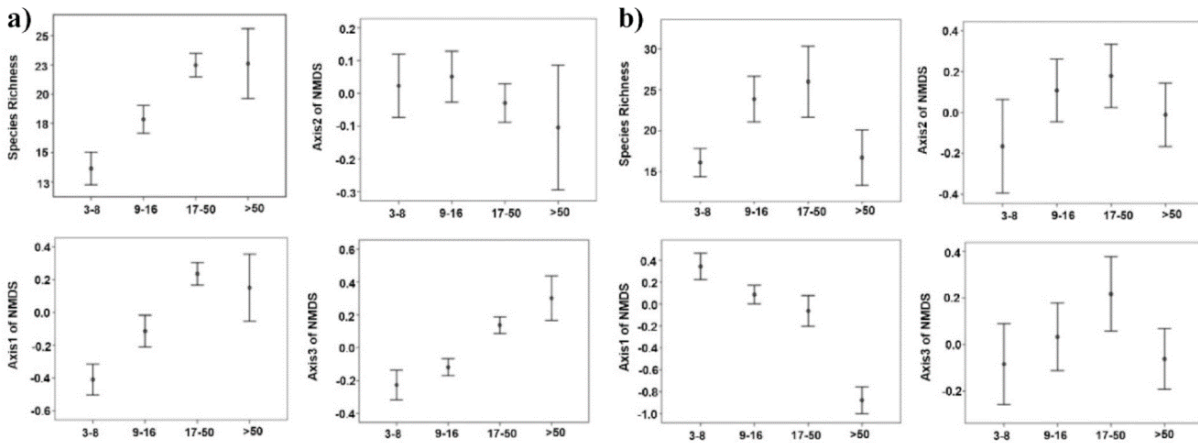


Figure 2.7. Mean values and 95% confidence intervals of species richness and composition in each forest age class in Kaxil Kiuc (a) and José Maria Morelos (b).

Table 2.3 List of the most abundant species in each forest age class in the Kaxil Kiuc and José María Morelos landscapes.

	3–8 Years	9–16 Years	17–50 Years	> 50 Years
<i>Kaxil Kiuc</i>	<i>Neomillspaughia emarginata</i> <i>Mimosa bahamensis</i> <i>Caesalpinia gaumeri</i> <i>Piscidia piscipula</i> <i>Bursera simaruba</i> <i>Lysiloma latisiliquum</i> <i>Gymnopodium floribundum</i>	<i>Neomillspaughia emarginata</i> <i>Bursera simaruba</i> <i>Lysiloma latisiliquum</i> <i>Gymnopodium floribundum</i> <i>Mimosa bahamensis</i> <i>Piscidia piscipula</i> <i>Lonchocarpus xuul</i>	<i>Bursera simaruba</i> <i>Gymnopodium floribundum</i> <i>Lysiloma latisiliquum</i> <i>Lonchocarpus xuul</i> <i>Piscidia piscipula</i> <i>Thouinia paucidentata</i> <i>Neomillspaughia emarginata</i>	<i>Caesalpinia gaumeri</i> <i>Bursera simaruba</i> <i>Gymnopodium floribundum</i> <i>Lonchocarpus xuul</i> <i>Piscidia piscipula</i> <i>Lysiloma latisiliquum</i> <i>Diospyros anisandra</i>
<i>José María Morelos</i>	<i>Piscidia piscipula</i> <i>Lonchocarpus xuul</i> <i>Croton glabellus</i> <i>Spondias radlkoferti</i> <i>Sabal gretheriae</i> <i>Lonchocarpus rugosus</i> <i>Hamelia patens</i>	<i>Piscidia piscipula</i> <i>Croton glabellus</i> <i>Bursera simaruba</i> <i>Lysiloma latisiliquum</i> <i>Guettarda combsii</i> <i>Allophylus cominia</i> <i>Sabal gretheriae</i>	<i>Bursera simaruba</i> <i>Lysiloma latisiliquum</i> <i>Croton glabellus</i> <i>Piscidia piscipula</i> <i>Coccoloba spicata</i> <i>Guettarda combsii</i> <i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Brostium alicastrum</i> <i>Pouteria reticulata</i> <i>Trichilia minutiflora</i> <i>Piper amalago</i> <i>Manilkara zapota</i> <i>Pouteria campechiana</i> <i>Dalbergia glabra</i>

Table 2.4 PERMANOVA analyses of differences in species composition among forest age classes in the two landscapes studied.

Landscape		df	Sum of Squares	Mean Square	F	R ²	Pr(> F)
Kaxil Kiuc	Age	3	7.18	2.39	9.26	0.09	0.001
	Residual	272	70.27	0.25			
	Total	275	77.45				
José María Morelos	Age	3	4.98	1.65	5.95	0.22	0.001
	Residual	63	17.56	0.27			
	Total	66	22.55				

Table 2.5 Simpson's species dominance index in each forest age class in the two landscapes studied.

Landscape	(3–8 Years)	(9–16 Years)	(17–50 Years)	(> 50 Years)
Kaxil Kiuc	0.12	0.06	0.04	0.05
José María Morelos	0.05	0.03	0.06	0.11

An important methodological step in this study was the post-processing of the images that were first classified using segments with a Random Forest algorithm. This step increased the accuracy of the vegetation cover maps of different successional age classes by 14.19% and 16.28%, for the KK and JMM landscapes, respectively. Clearly, postprocessing played a central role in improving the accuracy of classification of forest age classes in both landscapes. This was achieved through a combination of information from the training sites, zonal statistics calculated for the entire area and visual examination, which allowed us to separate areas of different

successional age classes. For example, the spectral information obtained from satellite images on the early successional classes may be confounded with that from areas of low or sparse vegetation (leading to a low initial classification accuracy). However, spectral information of early ages can easily be differentiated with a visual examination during post-processing (compare the values of producer accuracy for these classes in Tables S2 and Table 1). Similarly, fast recovery of vegetation structure attributes during secondary succession may cause intermediate-aged (17–50 yr.) forests to attain similar vegetation structure values compared to oldgrowth (> 50 yr.) forests, and hence to show similar reflectance values in the different bands of multispectral images, as seems to have been the case in the JMM landscape (Fig. 6b).

The greater area of young forest age classes and lower percentage of mature forest cover in KK landscape compared to JMM landscape (Table 2) reflect differences in land-use practices. In KK, slash-and-burn agriculture has been the dominant land use for several centuries and the fallow period has been shortened, leading to a predominance of young secondary vegetation. On the other hand, in JMM, cattle pastures are common and are generally maintained for decades, while slash-and burn agriculture is less dominant and there is also selective timber extraction resulting in larger areas of mature forest (Chazdon, 2003). It is worth noting that, in both landscapes, the oldest age class had comparatively low classification precision (producer accuracy in Table 1).

Old-growth forests are characterized by having a complex and heterogeneous structure ranging from tall, dense, closed canopy conditions to more open conditions with short vegetation in canopy gaps (Chazdon, 2014), making them hard to classify, especially using high resolution imagery. On the other hand, we found comparatively low classification precision (producer accuracy) for the youngest forest age class in the KK landscape, but not in the JMM one (Table 1, S2). This may be due to differences in the predominant land-use practice in each landscape. The dominant land use (in terms of land cover) in JMM is cattle pastures, in which large areas (10 – 200 ha) are uniformly covered with short grasses with no remnant trees for several decades. In contrast, the dominant land use in KK is traditional slash-and-burn agriculture, which occupies smaller areas (1 – 4 ha) for a much shorter period (2–4 years) and are covered by corn, squash, beans and other crops (González-Cruz et al., 2015). Thus, the contrast between agricultural lands and early successional forests is likely much greater (allowing a better classification of these forests) in JMM than in KK. This suggests that the predominant land-use practice may influence the accuracy with which early successional forests can be classified. Finally, many studies mapping forest age consider as an alternative to the use of time series data for detecting age

classes is the use of chronosequences, that is, field plots of different successional age or time since abandonment (Vieira et al., 2003; Fujiki et al., 2016; Carreiras et al., 2017). In our study, we established successional age from interviews with local land-owners, villagers and farmers. This is important when using classification algorithms such as Random Forest, since a fraction of the field data can be used for training the model and the remaining portion is used for validating the forest age maps obtained.

2.4.2. Vegetation structure, species richness and species composition in forest age classes

An important goal of this study was to assess relationships between forest age classes and vegetation structure, species diversity and composition. In this way, the forest age maps obtained could be interpreted in ecological terms and used for guiding forest management and conservation strategies and land-use practices. We found that vegetation attributes are strongly associated with variation among forest age classes (accounting for 77.7% and 84.7% of the variation in KK and JMM respectively), as reported elsewhere (Eaton and Lawrence, 2009). In both study landscapes, vegetation attributes such as basal area, mean tree height, aboveground biomass, and diameter increased with successional age and differed among forest age classes. Some studies have shown that vegetation attributes such as aboveground biomass, species richness and tree size are strongly and positively related to forest successional age (Zhang and Chen, 2015).

These results are similar to those from other studies conducted in the same study area (Dupuy et al., 2012; Miranda-Plaza, 2014). In the KK landscape, the five vegetation attributes that contribute most to differentiate among forest age classes were all structural attributes (Fig. 5 a). In this landscape, the early successional classes typically display a large number of small individuals, resulting in distinctively lower values of basal area, diameter, and height, compared to more advanced successional stages. Other studies have reported that a high density of small individuals during the early successional stages can be produced by germination processes (Ruiz et al., 2005) coupled with colonization or establishment of species through dispersal or regrowth (Maza-Villalobos et al., 2011). The relatively lower contribution of species richness and composition to distinguish among forest age classes in this landscape seems to be associated with the large variation in these vegetation attributes shown by the old-growth (> 50 yr.) forests (Fig. 6a, Fig. 7a). This large variation likely reflects the effect of topography, since this area is characterized by the presence of low hills with distinct soil conditions and mostly old-growth

forests, alternating with flat areas (Dupuy et al., 2012). Indeed, the latter study found significant differences in soil conditions as well as in forest structure, diversity and composition between hills and flat areas. In the JMM landscape, forest canopy height (height of the tallest trees), basal area and species composition (sites scores on NMDS axis 1) were the most important vegetation attributes for differentiating forest age classes.

The semi-evergreen tropical forest in this landscape has different topographic (flat areas) and soil conditions and higher precipitation (and water availability) than the semi-deciduous tropical forest of the KK landscape. Therefore, trees in the semi-evergreen forest are able to attain larger sizes (in terms of basal area, aboveground biomass, and tree height) and at earlier successional ages compared to the semi-deciduous forest (Fig. 6). On the other hand, selective logging practiced almost exclusively in the JMM landscape (Avella et al., 2019; López-Jiménez et al., 2019) involves the extraction of the biggest trees, thereby reducing mean tree height, basal area and above ground biomass of old-growth forests. This could help explain the similar values of these structural parameters shown by advanced (17–50 yr) and oldgrowth (> 50 yr) forests in JMM (Fig. 6b). Selective logging could also help explain the different patterns of species richness and dominance between the two forest landscapes studied. Surprisingly, old growth forests in JMM showed lower species richness than intermediate (9–16 yr) and advanced (17–50 yr) forests as well as the highest species dominance (Table 5). Overexploitation (leading to local extirpation) of several valuable timber species in oldgrowth forests in this landscape could be partly responsible for these unexpected patterns.

These forests showed high dominance by a few slow-growing late-successional species that are valued for food and/or chewing gum, such as *Brosimum alicastrum*, *Pouteria reticulata* and *Manilkara zapota*, and which are known to have been favoured by ancient Mayan peasants over several centuries (White and Hood, 2004). Strong dominance by a few favoured species in the old-growth forests can also explain the humped shape pattern of species richness with successional age found in JMM (Fig. 7b) which is in agreement with the intermediate disturbance hypothesis (Connell, 1978). In contrast, in the KK landscape, the strongest dominance was found in the youngest (3–8 yr.-old) forests, which were dominated by a few very abundant pioneer species such as *Neomillspaughia emarginata*, *Mimosa bahamensis*, and *Caesalpinia gaumeri*. This latter result is in line with successional theory and empirical findings in tropical forests in general (Chazdon, 2014).

We found minor (although significant) differences in species composition between forest age classes. For example, in KK we found many species that are common in different age classes, such as *Neomillspaughia emarginata*, *Bursera simaruba*, *Gymnopodium floribundum*, *Caesalpinia gaumeri*, *Lonchocarpus xuul*, and *Piscidia piscipula* (Table 3). This is consistent with previous findings in the Yucatan Peninsula that different forest age classes share many dominant species (López-Jiménez et al., 2019; Sanaphre-Villanueva et al., 2017; Dupuy et al., 2012). This dominance of generalist species across secondary forest succession may be partly the result of a long history of land use, mainly for slash and burn agriculture, and forest management by the Mayan people (Sanaphre-Villanueva et al., 2017). The sampling design in the KK landscape with samples nested within 1 km landscapes units (Hernández-Stefanoni et al., 2011), resulting in short distances among sample plots within landscape units (minimum distance: 350 m) may have also contributed to this pattern of dominance by a few generalist species with wind-dispersed seeds, and to the small differences in species composition among successional age classes. In JMM, generalist species such as *Piscidia piscipula*, *Croton glabellus* and *Bursera simaruba* are also shared by early and intermediate successional classes, but very few of these remain as abundant as late-successional slow-growing species in old-growth forests (Table 3).

These combined results suggest that species composition recovers quickly in the semi-deciduous forest of KK, but slowly in the semi-evergreen forest of JMM (Rozendaal et al., 2019). This interpretation is in agreement with the higher proportion of variation in species composition accounted for by successional age classes in JMM than in KK (Table 4) and with the greater ability of scores of NMDS axis 1 to separate successional age classes (especially the intermediate and old-growth ones) in JMM compared to KK (Fig. 7).

2.5. Conclusions

The methodological approach implemented in this study proved to be useful for producing accurate forest age maps in the two TDF landscapes studied. The segmentation processes of satellite images allowed us to better discriminate the area of interest based on high-resolution satellite images and chronosequence field data. Forest age maps are commonly obtained by means of time-series data that allow evaluating changes over time, using various types of medium-resolution satellite imagery. Our study showed that, by combining the spectral variability of high-resolution images with field data containing stand age information, it is possible to obtain highly accurate vegetation age maps for the TDF of the Yucatan Peninsula.

The approach based on an initial segmentation followed by Random Forests classification proved to be effective for classifying high-resolution images. However, postprocessing was key to attain a higher accuracy. Forest age classes can be related to different vegetation attributes. Since successional age is strongly associated with forest structure, diversity and composition in the TDF studied (and in most forests worldwide), vegetation age classes can be related to various community attributes, such as above-ground biomass, species richness and species composition. However, our results show that the strength of the relationships varies between tropical dry forests, highlighting the importance of assessing these relationships separately for each forest type. Having accurate maps of vegetation age classes for each forest type is important for biodiversity conservation, forest management and restoration, land use planning and climate change mitigation strategies such as REDD+ (reductions of emissions from deforestation and degradation and enhancement of carbon sequestration and other co-benefits).

Having field data from forest stands of different ages since abandonment (i.e chronosequence data) in each forest type is key to adequately characterize secondary forest succession, which is essential to produce accurate forest age maps and to relate age classes to vegetation attributes. This can help to better understand the resilience and the recovery of ecosystems after land use changes or natural disturbances, formulate strategies for sustainable management, biodiversity conservation, restoration and climate change mitigation.

2.6. Author contributions

Conceptualization and Methodology, GR-P and JLH-S. Writing-Original Draft Preparation, GR-P, JLH-S and JMD. Data Curation, GR-P and FJT-D. Investigation, GR-P and JLH-S. Writing-Review & Editing, GR-P, JMD, CAP-Q, JLA, FJT-D and JLH-S. Funding Acquisition, JLH-S. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

2.7 Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

2.8. Acknowledgments

We thank James Callaghan and Kaxil Kiuic A. C. for providing logistic support. The study was financially supported by CICY and CONACYT FOMIX-Yucatán (project 108863). Finally, we want to thank María Elena Sánchez, who translated the first draft of the manuscript into English.

2.9. Appendix A. Supplementary data

Figure 2.S1. Preliminar age maps of the tropical dry forest in Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b) landscapes

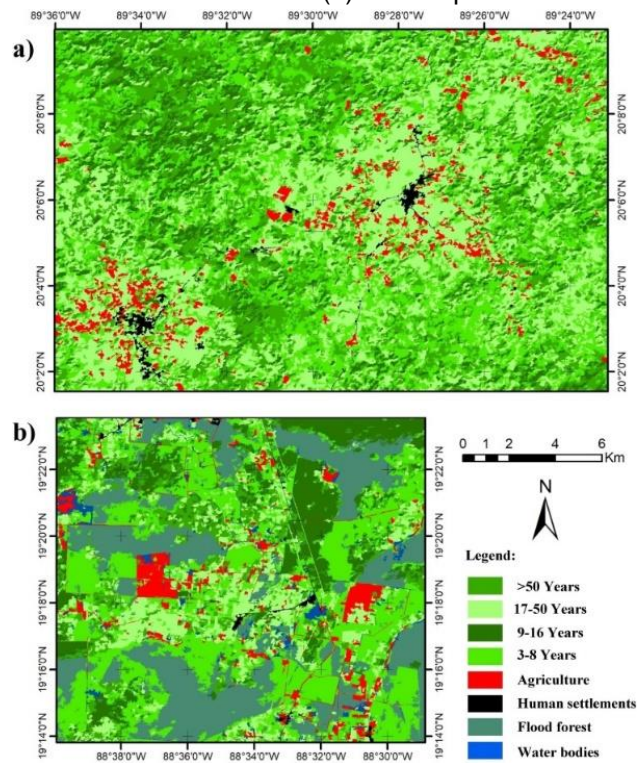


Figure 2.S2 NMDS exploratory analysis of the vegetation composition in the Kaxil Kiuc (a) and José María Morelos (b) landscapes

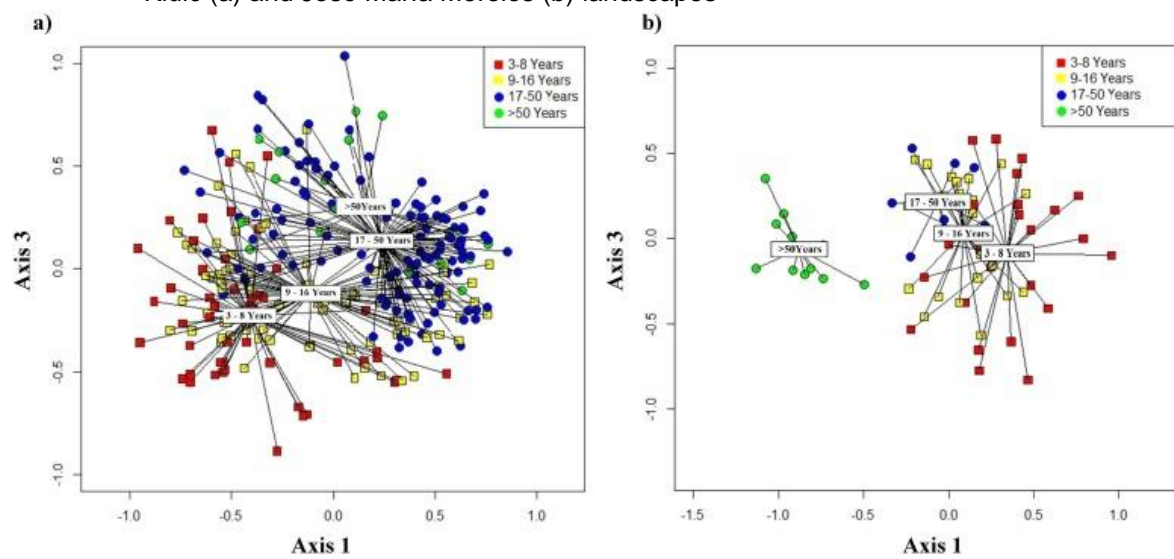


Table 2.S1. Allometric equations used for the calculation of aboveground biomass

<u>Author of equation</u>	<u>Type of forest</u>	<u>Biological form/class size</u>	<u>Allometric equation</u>
Ramírez <i>et al.</i> (2019)	Semi-deciduos	Tree /DBH <10 cm	$\text{EXP}(-4.1392 + 0.99 * \text{LN}(\text{DBH}^2 * \text{LENG}) + 1.2268 * \text{DENS})$
Chave <i>et al.</i> (2005)	Semi-deciduos	Tree /DBH ≥10 cm	$\text{DENS} * \text{EXP}(-0.667 + 1.784 * \text{LN}(\text{DBH}) + 0.207 * \text{LN}(\text{DBH})^2 - 0.0281 * \text{LN}(\text{DBH})^3)$
Guyot (2001)	Semi-evergreen	Tree /DBH > 2.5 cm	$\text{EXP}(1.3636 * \text{LN}(\text{DBH}) + 1.615 * \text{LN}(\text{LENG}) - 2.9267)$
Chave <i>et al.</i> (2003)	Semi-deciduos and semi-evergreen	Liana/DBH ≥ 2.5 cm	$\text{EXP}(0.049 + 2.053 * \text{LN}(\text{DBH}))$
Frangi and Lugo (1985)	Semi-deciduos and semi-evergreen	Palms/DBH ≥10 cm	$-4.51 + (7.7 * \text{LENG})$

Supplementary data 2.**Table 2.S2.** Confusion matrix for the validation of the map generated by Random Forest prior to the post-processing of the Kaxil Kiuic and José María Landscapes

<u>Landscape</u>	<u>Producer accuracy</u>	<u>User accuracy</u>	<u>Overall accuracy</u>
<u>Age class (Years)</u>	<u>(%)</u>	<u>(%)</u>	<u>(%)</u>
Kaxil Kiuic			76.8
3-8	57.7	78.9	
9-16	74.5	83.3	
17-50	92.2	70.8	
+50	64.3	80.0	
José María Morelos			72.1
3-8	78.6	84.6	
9-16	75.0	30.0	
17-50	57.1	80.0	
+50	71.4	100.0	
Seasonally flooded low-stature forest	88.9	80.0	

2.10. References

- Aguilar-Rodríguez, S., Abundiz-Bonilla, L., Barajas-Morales, J., 2001. Comparación de la gravedad específica y características anatómicas de la madera de dos comunidades vegetales en México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica*, pp. 72.
- Arroyo-Mora, J.P., Sánchez-Azofeifa, G.A., Kalacska, M.E., Rivard, B., Calvo-Alvarado, J.C., Janzen, D.H., 2005. Secondary forest detection in a Neotropical dry Forest landscape using Landsat 7 ETM+ and IKONOS Imagery 1. *Biotropica: J. Biol. Conserv.* 37 (4), 497–507.

- Avella, A., García, N., Fajardo-Gutiérrez, F., González-Melo, A., 2019. Patrones de sucesión secundaria en un bosque seco tropical interandino de Colombia. *Caldasia* 41 (1), 12–27.
- Baccini, A., Goetz, S.J., Walker, W.S., Laporte, N.T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P.S.A., Dubayah, R., Friedl, M.A., Samanta, S., Houghton, R.A., 2012. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon density maps. *Nat. Clim. Change* 2 (3), 182.
- Balvanera, P., Uriarte, M., Almeida-Leñero, L., Altesor, A., DeClerck, F., Gardner, T., Matos, D.M.S., 2012. Ecosystem services research in Latin America: the state of the art. *Ecosyst. Serv.* 2, 56–70.
- Berberoglu, S., Lloyd, C.D., Atkinson, P.M., Curran, P.J., 2000. The integration of spectral and textural information using neural networks for land cover mapping in the Mediterranean. *Comput. Geosci.* 26 (4), 385–396.
- Breiman, L., 2001. Random forests. *Machine Learn.* 45, 5–32. Brown, S. (1997). Appendix 1—List of wood densities for tree species from tropical America, Africa, and Asia. *Estimating biomass and biomass change of tropical forests: A primer*. FAO Forestry Papers, 134.
- Campbell, J.B., Wynne, R.H., 2011. *Introduction to Remote Sensing*. Guilford Press. Cao, S., Yu, Q., Sanchez-Azofeifa, A., Feng, J., Rivard, B., Gu, Z., 2015. Mapping tropical dry forest succession using multiple criteria spectral mixture analysis. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 109, 17–29. Carreiras, J.M., Jones, J., Lucas, R., Gabriel, C., 2014. Land use and land cover change dynamics across the Brazilian Amazon: insights from extensive time-series analysis of remote sensing data. *PLoS ONE* 9 (8), e104144.
- Carreiras, J.M., Jones, J., Lucas, R.M., Shimabukuro, Y.E., 2017. Mapping major land cover types and retrieving the age of secondary forests in the Brazilian Amazon by combining single-date optical and radar remote sensing data. *Remote Sens. Environ.* 194, 16–32.
- Chazdon, R.L., 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspect. Plant Ecol. Evol. System.* 6 (1–2), 51–71.
- Chazdon, R.L., 2014. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Almeyda-Zambrano, A.M., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J., Boukili, V., Brancalion, P., Craven, D., Cabral, G., Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., Dewalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espirito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Ricardo, G.C., Hall, J., Hernández-Stefanoni, J.L., Jacoyac, C., Junqueira, A., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., MartínezRamos, M., Massoca, P., Meave, J., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez, V., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci. Adv.* 2, e1501639. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>.
- Chave, J., Condit, R.S., Lao, S., Caspersen, J., Foster, R.B., Hubbell, S.P., 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: Results from a large census plot in Panama. *J. Ecol.* 91, 240–252.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Lescure, J.P., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145, 87–99.

- Coelho, P.A., Santos, P.F., de Paiva, Paula E, Apgaua, D.M.G., Madeira, B.G., Menino, G.Cd.O., Nunes, Y.R.F., Santos, R.M., Tng, D.Y.P., 2016. Tree succession across a seasonally dry tropical forest and forest-savanna ecotone in northern Minas Gerais, Brazil. *J. Plant Ecol.* 2016 (10), 858–868.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310.
- Cutler A, Cutler DR and Stevens JR. 2012. “Random forests.” *Ensemble machine learning*. Springer, Boston, MA, 2012. 157-175.
- De la Barrera-Bautista, B., López-Caloca, A.A., Couturier, S., Silván-Cárdenas, J.L., 2011. Tropical dry forests in the global picture: the challenge of remote sensing-based change detection in tropical dry environments. *Planet Earth* 231–256.
- Dorren, L.K., Maier, B., Seijmonsbergen, A.C., 2003. Improved Landsat-based Forest mapping in steep mountainous terrain using object-based classification. *For. Ecol. Manage.* 183 (1–3), 31–46.
- Dupuy, J.M., Hernández-Stefanoni, J.L., Hernández-Juárez, R.A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J.O., Leyequién-Abarca, E., May-Pat, F., 2012. Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 44, 151–162.
- Eaton, J.M., Lawrence, D., 2009. Loss of carbon sequestration potential after several decades of shifting cultivation in the Southern Yucatán. *For. Ecol. Manage.* 258 (6), 949–958.
- Fiorella M and Ripple WJ. 1995. Determining successional stage of temperate coniferous forests with Landsat satellite data.
- Flores J and Espejel I. 1994. *Etnoflora yucatanense, tipos de vegetación de la península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida. Sostenibilidad Maya. pp. 73-80.
- Frangi, J.L., Lugo, A.E., 1985. Ecosystem dynamics of a sub-tropical floodplain forest. *Ecol. Monogr.* 1985 (55), 351–369.
- Frate, L., Carranza, M.L., Garfi, V., Febbraro, M.D., Tonti, D., Marchetti, M., Chirici, G., 2015. Spatially explicit estimation of forest age by integrating remotely sensed data and inverse yield modeling techniques. *iForest-Biogeosci. Forest.* 9 (1), 63.
- Freeman EA, Frescino TS and Moisen GG. 2018. *Model Map: an R package for model creation and map production*. Web: <https://cran.r-project.org/web/packages/modelmap/index.html> Accessed, 10, 18.
- Fujiki, S., Okada, K.I., Nishio, S., Kitayama, K., 2016. Estimation of the stand ages of tropical secondary forests after shifting cultivation based on the combination of WorldView-2 and time-series Landsat images. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 119, 280–293.
- García Millán, V., Sánchez-Azofeifa, A., 2018. Quantifying changes on forest succession in a dry tropical forest using angular-hyperspectral remote sensing. *Remote Sens.* 10 (12), 1865.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., González, E.J., Lebríja-Trejos, E.E., Romero-Romero, M.A., Pérez-García, E.A., Martorell, C., 2012. Predicting tropical dry forest successional attributes from space: is the key hidden in image texture? *PLoS ONE* 7 (2).
- González-Cruz, G., García-Frapolli, E., Casas, Fernández A., Dupuy Rada, J.M., 2015. Responding to disturbances: lessons from a Mayan social-ecological system. *Int. J. Commons* 9, 831–850.
- Guyot J. 2011. *Estimation du stock de carbone dans la végétation des zones humides de la Péninsule du Yucatan. Memoire de fin d'études. (Tesis de licenciatura no publicada)*. AgroParis Tech-El Colegio de la Frontera Sur.

- Helmer, E.H., Ruzycski, T.S., Wunderle Jr, J.M., Vogesser, S., Ruefenacht, B., Kwit, C., Ewert, D.N., 2010. Mapping tropical dry forest height, foliage height profiles and disturbance type and age with a time series of cloud-cleared Landsat and ALI image mosaics to characterize avian habitat. *Remote Sens. Environ.* 114 (11), 2457–2473.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., Johnson, K.D., Birdsey, R., Tun-Dzul, F., Peduzzi, A., López-Merlín, D., 2014. Improving species diversity and biomass estimates of tropical dry forests using airborne LiDAR. *Remote Sens.* 6 (6), 4741–4763.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., Tun-Dzul, F., May-Pat, F., 2011. Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecol.* 26 (3), 355–370.
- Im, J., Jensen, J.R., Tullis, J.A., 2008. Object-based change detection using correlation image analysis and image segmentation. *Int. J. Remote Sens.* 29 (2), 399–423.
- Karlson, M., Ostwald, M., Reese, H., Sanou, J., Tankoano, B., Mattsson, E., 2015. Mapping tree canopy cover and aboveground biomass in Sudano-Sahelian woodlands using Landsat 8 and random forest. *Remote Sens.* 7 (8), 10017–10041.
- Le Quéré, C., Moriarty, R., Andrew, R.M., Canadell, J.G., Sitch, S., Korsbakken, J.I., Friedlingstein, P., Peters, G.P., Andres, R.J., Boden, T.A., Houghton, R.A., House, J.I., Keeling, R.F., Tans, P., Arneeth, A., Bakker, D.C.E., Barbero, L., Bopp, L., Chang, J., Chevallier, F., Chini, L.P., Ciais, P., Fader, M., Feely, R.A., Gkritzalis, K., Olsen, A., Ono, T., Pérez, F.F., Pfeil, B., Pierrot, D., Poulter, B., Rehder, G., Rödenbeck, C., Saito, S., Schuster, U., Schwinger, J., Séférian, R., Steinhoff, T., Stocker, B.D., Sutton, A.J., Takahashi, T., Tilbrook, B., van der Laan-Luijkx, I.T., van der Werf, G.R., van Heuven, S., Vandemark, D., Viovy, N., Wiltshire, A., Zaehle, S., Zeng, N., 2015. Global carbon budget 2015. *Earth Syst. Sci. Data* 7 (349–396), 2015. <https://doi.org/10.5194/essd-7-349-2015>.
- Liu, D., Xia, F., 2010. Assessing object-based classification: advantages and limitations. *Rem. Sens. Lett.* 1 (4), 187–194.
- Lillesand, T.M., Kiefer, R.W., 2004. *Remote Sensing and Image Interpretation*. JohnWiley and Sons, New York.
- López-Jiménez, L.N., Durán-García, R., Dupuy-Rada, J.M., 2019. Recuperación de la estructura, diversidad y composición de una selva mediana subperennifolia en Yucatán, México. *Madera y bosques* 25 (1).
- Lobo, A., Chic, O., Casterad, A., 1996. Classification of Mediterranean crops with multisensor data: per-pixel versus per-object statistics and image segmentation. *Int. J. Remote Sens.* 17 (12), 2385–2400.
- Lucas, R.M., Honzak, M., Curran, P.J., Foody, G.M., Milne, R., Brown, T., Amaral, S., 2000. Mapping the regional extent of tropical forest regeneration stages in the Brazilian Legal Amazon using NOAA AVHRR data. *Int. J. Remote Sens.* 21, 2855–2881.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Marin-Spiotta, E., Silver, W.L., Ostertag, R., 2007. Long-term patterns in tropical reforestation: Plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecol. Appl.* 17 (3), 828–839.
- Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Arreola Villa, F., Mora, F., Maass, J.M., MazaVillalobos, S., 2018. Effects of long-term inter-annual rainfall variation on the dynamics of regenerative

- communities during the old-field succession of a neotropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* 2018 (426), 91–100.
- Maza-Villalobos, S., Balvanera, P., Martínez-Ramos, M., 2011. Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* 43 (6), 666–675.
- Miranda–Plaza EA. 2014. Factores que afectan la estructura de la vegetación en dos paisajes del bosque tropical seco de la Península de Yucatán. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucata, CICY. Mérida, Yucatán, México.
- Nelson, R.F., Kimes, D.S., Salas, W.A., Routhier, M., 2000. Secondary forest age and tropical forest biomass estimation using thematic mapper imagery: single-year tropical forest age classes, a surrogate for standing biomass, cannot be reliably identified using single-date tm imagery. *Bioscience* 50 (5), 419–431.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O’Hara B, Stevens MHH., Oksanen MJ and Suggests MASS. 2007. The vegan package. *Community ecology package*, 10, 631-637.
- Pasher, J., King, D.J., 2011. Development of a forest structural complexity index based on multispectral airborne remote sensing and topographic data. *Can. J. For. Res.* 41 (1), 44–58.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Boukili, V.K., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., Cabral, G.A.L., de Almeida-Cortez, J.S., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Hall, J.S., HernándezStefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D.K., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velazquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Sanchez-Azofeifa, G.A., Swenson, N., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530 (7589), 211–214.
- Portillo-Quintero, C., Sanchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., Do Espirito Santo, M.M., 2015. The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and wáter conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Reg. Environ. Chang.* 2015 (15), 1039–1049.
- Portillo-Quintero, C.A., Sanchez-Azofeifa, G.A., 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol. Conserv.* 143, 144–155.
- Powers, J.S., Feng, X., Sanchez-Azofeifa, A., Medvigy, D., 2018. Focus on tropical dry forest ecosystems and ecosystem services in the face of global change. *Environ. Res. Lett.* 13 (9), 090201.
- QGIS Development Team. 2017. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Available from <http://qgis.org/en/site/>.
- R Development Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/>.
- RColorBrewer, S., Liaw, M.A., 2018. Package ‘randomForest’. University of California, Berkeley, Berkeley, CA, USA.

- Ramírez Ramírez, G., Ramírez y Avilés, L., Solorio-Sánchez, F.J., Navarro-Alberto, J.A., Dupuy-Rada, J.M., 2019. Shifts in tree allometry in a tropical dry forest: implications for above-ground biomass estimation. *Botan. Sci.* 97 (2), 167–179. <https://doi.org/10.17129/botsci.2101>.
- Reyes-García, C., Andrade, J.L., Simá, J.L., Us-Santamaría, R., Jackson, P.C., 2012. Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree water use in dry forest legume and non-legume trees. *Trees* 26, 1317–1330.
- Rozendaal D. M. A., N. Ascarrunz, F. Bongers, T. M. Aide, E. Alvarez-Dávila, P. H. S. Brancalion, P. Balvanera, J. M. Becknell, T. V. Bentos, R. G. César, G. A. L. Cabral, S. Calvo-Rodriguez, J. Chave, J. S. Almeida-Cortez, R. L. Chazdon, R. Condit, J. S. Dallinga, D. H. Dent, B. de Jong, A. de Oliveira, J. S. Denslow, M. M. Espírito-Santo, Saara J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, L. P. Dutrieux, H. García, M. C. Fandino, G. W. Fernandes, B. Finegan, J. L. Hernández-Stefanoni, M. Martínez-Ramos, J. C. Licona, E. Lebrija-Trejos, E. Marín-Spiotta, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. C. G. Mesquita, N. Norden, F. Mora, S. C. Müller, R. Muñoz, S. N. Oliveira Neto, R. Ostertag, Y. R. F. Nunes, S. OchoaGaona, E. Ortiz-Malavassi, J. S. Powers, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotta, J. Rodríguez-Velázquez, J. Aguilar-Cano, S. Rodriguez-Buritica, A. Sanchez-Azofeifa, M. A. Romero-Romero, J. Ruíz, W. W. Thomas, A. Silva de Almeida, W. L. Silver, N. B. Schwartz, M. van Breugel, M. Toledo, M. Uriarte, E. V. S. Sampaio, M. D. M. Veloso, H. van der Wal, Sebastião Venâncio Martins, G. B. Williamson, H. F. M. Vester, A. Vicentini, I. C. G. Vieira, P. Villa, K. J. Zanini, J. Zimmerman, L. Poorter, 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5: eaau3114. DOI: 10.1126/sciadv.aau3114.
- Ruiz, J., Fandiño, M.C., Chazdon, R.L., 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia 1. *Biotropica: J. Biol. Conserv.* 37 (4), 520–530.
- Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J.M., Andrade, J.L., Reyes-García, C., Paz, H., Jackson, P.C., 2016. Functional diversity of small and large trees along secondary succession in a tropical dry forest. *Forests* 7, 163.
- Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J.M., Andrade, J.L., Reyes-García, C., Jackson, P.C., Paz, H., 2017. Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environ. Res. Lett.* 12, 055004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6baa>.
- Song, D.X., Huang, C., Sexton, J.O., Channan, S., Feng, M., Townshend, J.R., 2015. Use of Landsat and Corona data for mapping forest cover change from the mid-1960s to 2000s: case studies from the Eastern United States and Central Brazil. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 103, 81–92.
- Stan, K., Sanchez-Azofeifa, A., 2019. Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests* 10 (5), 443.
- Sun, C., Cao, S., Sanchez-Azofeifa, G.A., 2019. Mapping tropical dry forest age using airborne waveform LiDAR and hyperspectral metrics. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 83, 101908.
- Torres, A.M., Adarve, J.B., Cárdenas, M., Vargas, J.A., Londoño, V., Rivera, K., Home, J., Duque, O.L., González, A.M., 2012. Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca. Colombia. *Biota Colombiana* 13 (2), 66–85.
- White, D.A., Hood, C.S., 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *J. Veg. Sci.* 15 (2), 151–160. van Rossum G. 1995.

Python tutorial, Technical Report CS-R9526, Centrum voor Wiskunde en Informatica (CWI), Amsterdam.

Vieira, I.C.G., de Almeida, A.S., Davidson, E.A., Stone, T.A., de Carvalho, C.J.R., Guerrero, J.B., 2003. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sens. Environ.* 87 (4), 470–481.

Zhang, Y., Chen, H.Y., 2015. Individual size inequality links forest diversity and aboveground biomass. *J. Ecol.* 103 (5), 1245–1252.

CAPITULO III**Scale dependency of the effects of landscape structure and stand age on species richness and aboveground biomass of tropical dry forests**

Gabriela Reyes-Palomeque¹, Juan Manuel Dupuy¹, Carlos A. Portillo-Quintero², José Luis Andrade¹, Fernando J. Tun-Dzul¹ and José Luis Hernández-Stefanoni^{1,*}

¹ Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. Unidad de Recursos Naturales, Calle 43 # 130, Colonia Chuburná de Hidalgo, 97205 Mérida, Yucatán, Mexico

² Geospatial Technologies Laboratory, Department of Natural Resources Management, Texas Tech University, Box 42125, Lubbock, TX 79409-2125, United States

*Corresponding author. e-mail: jl_stefanoni@cicy.mx

ABSTRACT

The structure and diversity of plant communities respond to changes in the landscape varies with the spatial scale, stand age and plant size. Therefore, it is important to identify the scale (grain size and extent) at which secondary forest attributes of large and/or small plants and landscape structure are more closely associated. We performed multi-scale analyses in which different grain sizes and extents were assessed to determine the most appropriate spatial scale for assessing the association of large/small tree aboveground biomass and species richness with successional age and landscape structure using regression analysis.

AGB and species richness were more strongly associated with landscape structure when large grain sizes (500 m²) were used, with R^2 values between 0.31 and 0.43. Variation in AGB and species richness was explained primarily by successional age and landscape structure, respectively. At large extents, successional age was related to the AGB of large trees ($R^2 = 0.43$); at intermediate extents, landscape structure was related to the species richness of large trees ($R^2 = 0.31$). The approach and results of this study may facilitate the identification of appropriate areas and scales for the maintenance of tree diversity, carbon storage, restoration strategies and the provision of ecosystem services in tropical dry forests.

Keywords Scale effect, grain, spatial extent, multi-scale analysis, secondary succession, landscape metrics.

3.1 INTRODUCTION

Tropical dry forests (TDF) are one of the most extensive ecosystems on earth, covering about 40% of the tropical forests of the world (Portillo-Quintero et al. 2015). They provide a variety of important ecosystem services, such as climate change mitigation, regulation of biogeochemical cycles and others (Ocon et al. 2021). TDF are considered the most threatened and deforested

forests worldwide due to their intense exploitation and transformation over hundreds of years from different types of natural and anthropogenic disturbances (Portillo-Quintero et al. 2015).

However, when the disturbance ceases, forests are generally able to regenerate naturally and recover their structure, diversity, and composition of tree species to the pre-disturbance state through secondary succession, which in turn contributes to recovering the ecosystem services provided by these forests (Chazdon 2014; Naime et al. 2020; Poorter et al., 2021). Since secondary forest succession takes several decades (Chazdon 2008), chronosequence or time for space substitution in a landscape is the most widely used method of studying this process (Chazdon, 2014). Several studies have documented the effect of successional age on vegetation structure and species diversity in TDF (Lebrija-Trejos et al. 2008; Derroire et al. 2016). However, few studies have evaluated how this effect varies according to plant size (Dupuy et al. 2012, Saenz-Pedroza et al. 2020). Considering and studying plant size is important because large plants are generally better at competing for and exploiting limiting resources (Van Breugel et al. 2006), making up the forest canopy and contributing disproportionately to the recovery of aboveground biomass (AGB) during succession (Dupuy et al. 2012; Lutz et al. 2018). On the other hand, small plants are vital to the regeneration of tropical forests due to their high recruitment and turnover rates (Memiaghe et al. 2016; Purata et al. 2016) and contribute more than large plants to the recovery of species diversity during succession due to their higher density and distinct micro-environmental conditions in the understory (Dupuy et al. 2012).

The frequency, intensity, and extent of disturbances, both natural (hurricanes, tree-fall gaps) and anthropic (land-use changes) determine the structure of the landscape, in terms of both composition, that is the types of land cover (patches of different successional age and vegetation structure/composition), and configuration, that is their spatial distribution. Landscape structure can be described and studied through metrics relating to the number, size, isolation, similarity, or contrast between patches considered individually or grouped by habitat type (McGarigal et al. 2012; Arasa et al. 2021). These metrics are suitable predictors of the vegetation structure and diversity attributes of tropical forests (Amici et al. 2015; Matos et al. 2017; San-José et al. 2020; Nicasio et al. 2021).

Landscape structure information is generally measured from land cover maps of different habitat types, obtained from remotely sensed data (Reyes-Palomeque et al. 2021; Kumar et al. 2022), and depends on the observation scale, i.e., it varies with scale (Dauber et al. 2003; Amici et al.

2015). In landscape ecology, scale refers to the spatial dimension at which the ecological process of interest occurs. The scale concept involves two fundamental components: grain and extent. Grain is the minimum unit of study, either the size of a plot or a pixel in an image; extent refers to the area covered by the whole study (Turner et al. 2001). Grain should be of sufficient size to capture the variability of the attribute studied and in accordance with the resolution of the satellite imagery used. Large grains have been reported to capture greater variability in vegetation attributes such as species richness, abundance of individuals, AGB, or basal area (Hernández-Stefanoni et al. 2018; Steur et al. 2020). In contrast, very small grain sizes cannot capture this variability, thus over- or underestimating the attribute of interest, depending on the local conditions sampled. On the other hand, setting large sampling plots requires a lot of effort and resources, which imposes limits to the size and number of plots established and, therefore, the representativeness of the spatial variation present in heterogeneous landscapes.

The spatial extent of a landscape comprises different land cover types that serve as habitats for species potentially enhancing species richness (Fahrig et al. 2011; Otto 2018; Steur et al. 2020). Different types of habitats covering a wide range of environmental conditions foster the coexistence of different species through niche diversification (Randlane et al. 2017; Moreira et al. 2017). Similarly, forest fragmentation has been reported to reduce biomass because large trees may suffer high rates of damage and mortality in response to microclimatic changes at patch edges (Laurance et al. 2006). This benefits lianas and pioneer species (Magnago et al. 2017) which tend to have lower biomass than forest interior trees. The identification of the extent at which these relationships are strongest, known as the scale effect, can be used for landscape management, as species respond differently to landscape conditions (Martin et al. 2018).

The effects of scale on the relationship between landscape structure and different vegetation attributes have generally been studied considering only one component of scale. Some studies have reported this effect by varying grain size in a given extent (López-Martínez et al 2013; Sanaei et al 2018; Luo et al. 2019); while others use different extents for the same grain size (San Jose et al. 2019; Cudney et al. 2021; Nicasio-Arzeta et al. 2021). The present study is pioneer in evaluating both scale dimensions, i.e., considering different grain sizes and spatial extents at the same time. To this end, it is important that landscape structure metrics take into account the different grain sizes of plots since landscape metrics are sensitive to variations in the pixel size of imagery. Therefore, it is necessary to identify an optimal pixel size that best fits the sampling plot size, as this will yield accurate information on landscape metrics (Wang et al. 2021).

In recent years, there has been a growing interest in understanding the influence of landscape structure on vegetation attributes (Melito et al. 2018; Nicasio-Arzeta et al. 2021) and knowing the spatial scale that best displays the association between vegetation attributes and landscape structure. This information will support adequate strategies and plans for conserving biodiversity and the ecosystem services provided by tropical forests. The TDF of the Yucatan Peninsula have a long history of land cover changes (Sioui 2019). As a result, most of the landscape is now a mosaic of a large number of patches with vegetation at different successional stages (Suazo-Ortuno et al. 2018; De Araujo et al. 2021), making them an ideal study system to evaluate the effects of stand age and landscape structure on key attributes such as aboveground biomass (AGB) and species richness.

The main objective of this research was to identify a spatial scale (grain and extent) that optimizes the relationships of AGB and species richness of small plants (1–5 cm diameter), large plants (>5 cm), and all individuals with landscape structure and forest stand age. We used a multi-scale analysis considering different tree size categories and different grain sizes (50, 200, and 500 m²) across different spatial extents (1, 5 and 10 km²). In terms of the grain size, we predicted that: 1) the largest grain size will yield the strongest associations of AGB and species richness with landscape structure and successional age since larger grain sizes include greater variability in AGB and can better represent tree species diversity (Sanaei et al. 2018). 2) In terms of the spatial extent, the relationships of landscape structure with the response variables will vary both between the response variables and between the plant size classes. Plot-level AGB is strongly influenced by the local environmental conditions, such as the occurrence and extent of forest edges and open areas within short distances (Melito et al. 2021). Therefore, 2) A) AGB will be more closely associated with landscape structure at small and intermediate spatial extents than at larger ones. Conversely, species richness is strongly influenced by seed dispersal, which can occur at intermediate and long distances (and is strongly influenced by landscape-level connectivity (Miguet et al. 2016). Therefore, 2) B) in general, we expect species richness to be more closely associated with landscape structure at intermediate (5 km²) to large (10 km²) extents. However, we also expect that the relationship between species richness and landscape structure will vary with plant size. In particular, 2) C) species richness of large plants will be more strongly associated with landscape structure at larger extents than small plants since large plants have lower densities and therefore require larger extents to adequately capture the variability in their species richness as well as the association of this variable with landscape structure. 3) As for the relative

contribution of the independent variables to explain variation in the effect of scale, the main driver of AGB is plant size, which is directly and closely associated with successional age (Poorter et al. 2021), while the main driver of species richness is the diversity of habitats and niches, which is mainly associated with environmental heterogeneity (Nicasio et al. 2021). Therefore, we predict that successional age will be the variable explaining the largest proportion of the variation in AGB, while metrics related to environmental heterogeneity will explain the largest proportion of the variation in species richness.

3.2 METHODS

3.2.1 Study Area

The study area is a landscape dominated by semi-evergreen tropical dry forest located in the Yucatan Peninsula, Mexico (Figure 1 a and b). This site comprises a total area of 351 km², a warm sub-humid climate with a dry season from December to May and a rainy season from June to November. The mean annual temperature is 26 °C, and the mean annual precipitation ranges from 1100 mm to 1400 mm (Flores and Espejel 1994). The study area includes forests of different successional ages following the abandonment of cattle grazing and some areas of land previously used for slash-and-burn agriculture. The forest canopy is approximately 15 m to 25 m high, and the most abundant tree species include *Manilkara zapota* (L.) P. Royen (Sapotaceae), *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., and *Lonchocarpus rugosus* Benth. (Fabaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. and *Guettarda combsii* Urb. (Rubiaceae), among others (Miranda-Plaza 2014).

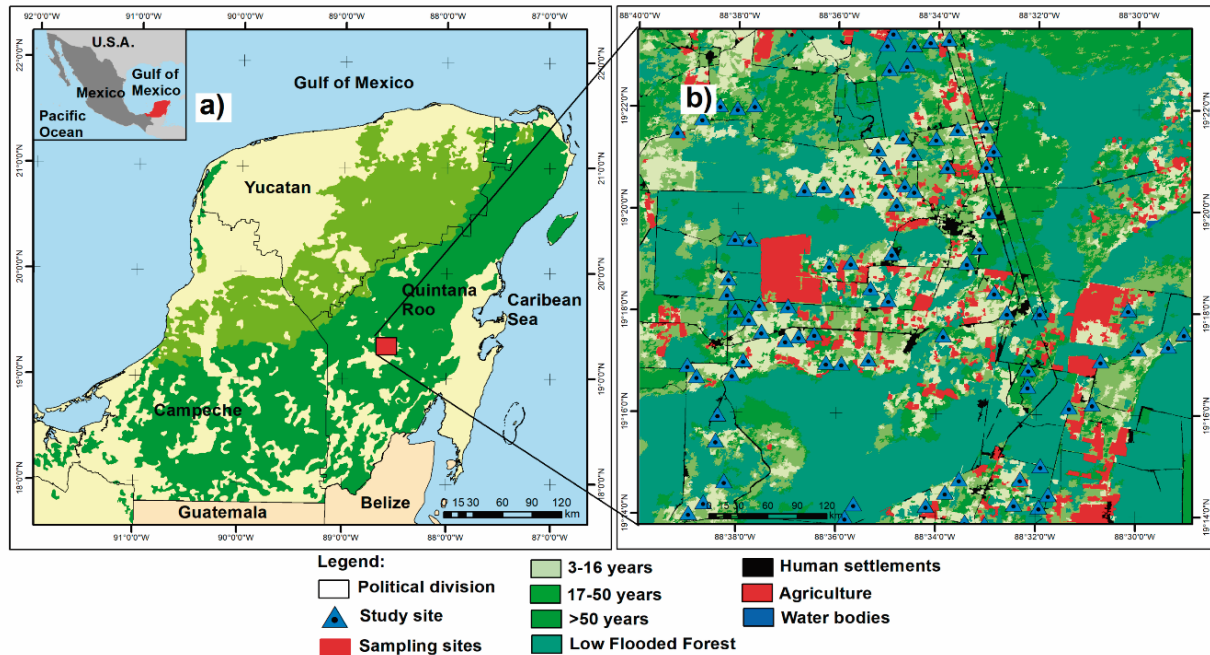


Figure 3.1 Location of the landscape studied in the Yucatan Peninsula (a) and map of land cover types including four age categories of semi-evergreen tropical dry forest (b).

3.2.2 Field data Collection and Calculation of Vegetation Attributes

Field data were collected during the 2008 and 2009 rainy seasons from 86 sampling units. The sampling plots were set to cover the range of environmental conditions in the landscape, including low flooded forest (LFF) and three stand age categories of semi-evergreen TDF. The sampling units consisted of nested plots including a 500 m² circular plot with two concentric circular subplots of 200 m² and 50 m². In each plot, all trees were identified to species, and the diameter at breast height (DBH, measured at 1.30 m above the ground) and height were measured. In the 500 m² and 200 m² plots, all individuals with a DBH greater than 5 cm were recorded; only in the 50 m² plot, individuals with a DBH between 1 cm and 5 cm were sampled.

The aboveground biomass (AGB) was estimated in Mg·ha⁻¹ and the species richness in each 50 m², 200 m², and 500 m² plot was recorded. AGB was estimated using local and regional allometric equations. These equations take into account DBH, height, wood density, and growth form (trees, palm trees, or lianas). The equations used are reported by Chave et al. (2003) for lianas, Frangi and Lugo (1985) for palm trees, and Guyot (2011) and Ramirez et al. (2019) for trees (supplementary Table S1). Wood density values of the species used in allometric equations were obtained from previous research conducted in the study area or sites with similar conditions

(Reyes-García et al. 2012; Sanaphre-Villanueva et al. 2016, Hernández-Stefanoni et al. 2020). The vegetation attributes (AGB and species richness) were calculated for three different plant-size categories: small trees (DBH between 1 cm and 5 cm), large trees (DBH >5 cm) and all sizes (small plus large trees).

Since small trees were not measured in the 200 m² and 500 m² grain sizes, we used the information from 50 m² plots to calculate a correction factor for the AGB estimated for the 200 m² and 500 m² grain sizes. For species richness, the number of individuals expected in the 200 m² and 500 m² plots was estimated, and richness values were estimated using individual-based rarefaction curves with interpolation and extrapolation. These curves were constructed using the iNEXT package with the iNEXT function (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2016) in R (R Development Core Team, 2017).

3.2.3 Calculation of Landscape Structure Metrics

Landscape structure metrics were obtained from a categorical map of the different land cover types representing patches of semi-deciduous TDF at different successional stages, LFF, and other classes (Figure 1b). The map was constructed using a SPOT-5 imagery in a two-stage image classification procedure, using segmentation and Random Forests with an accuracy assessment of 91%. For further details about the map classification methods refer to Reyes-Palomeque et al. (2021).

To assess the effect of grain size and extent on the relationship of AGB and species richness with landscape structure, the pixel resolution of the map was resampled to 7, 14, and 23 m for plot sizes of 50, 200, and 500 m², respectively (Figure 2). Resampling was performed using the nearest-neighbor algorithm, which has been extensively used in the literature. This resampling does not imply a change in the values of the pixels but only considers resampling for the pixels in each age category. This procedure allowed matching the sizes of observation units with pixels in categorical maps, so that the areas covered by 7 m, 14 m, and 23 m pixels would represent approximately 50 m², 200 m², and 500 m² plots, respectively.

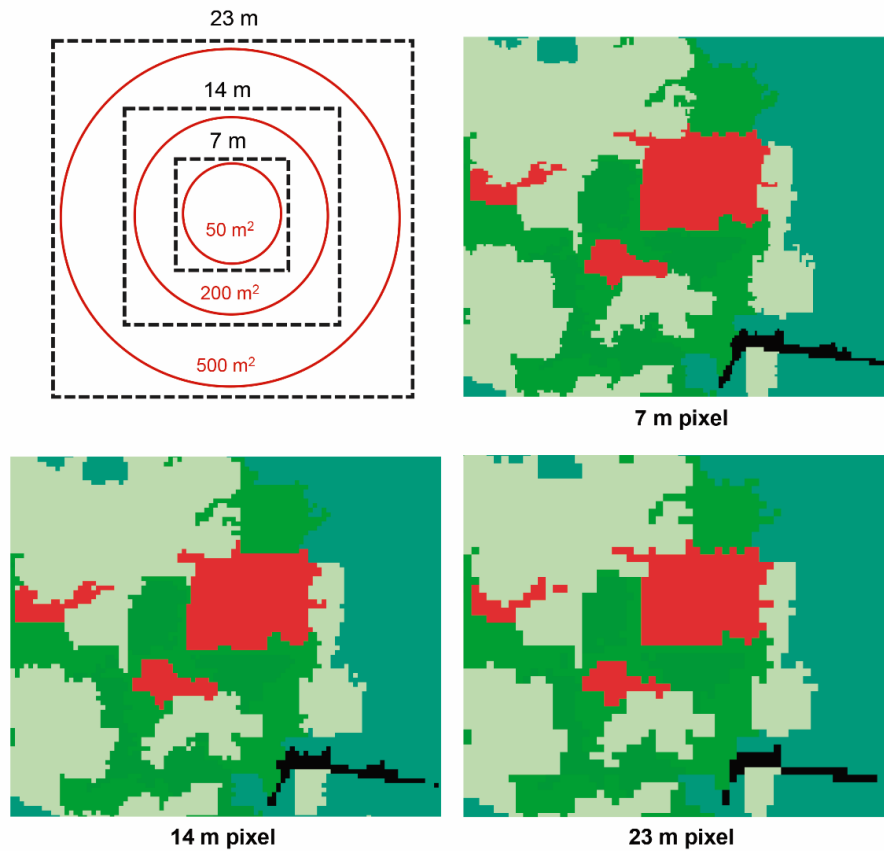


Figure 3.2 Categorical land cover maps resampled to obtain an optimal pixel size to analyze the extent and the respective grain size. Solid red lines indicate grain size; dotted black lines indicate pixel size.

On the other hand, based on previous studies and to evaluate the effect of the extent and include a wide variability of coverages, we considered 3 different extents: 1, 5 and 10 km² (Amici et al. 2015; Nicasio et al. 2021) (Figure 3).

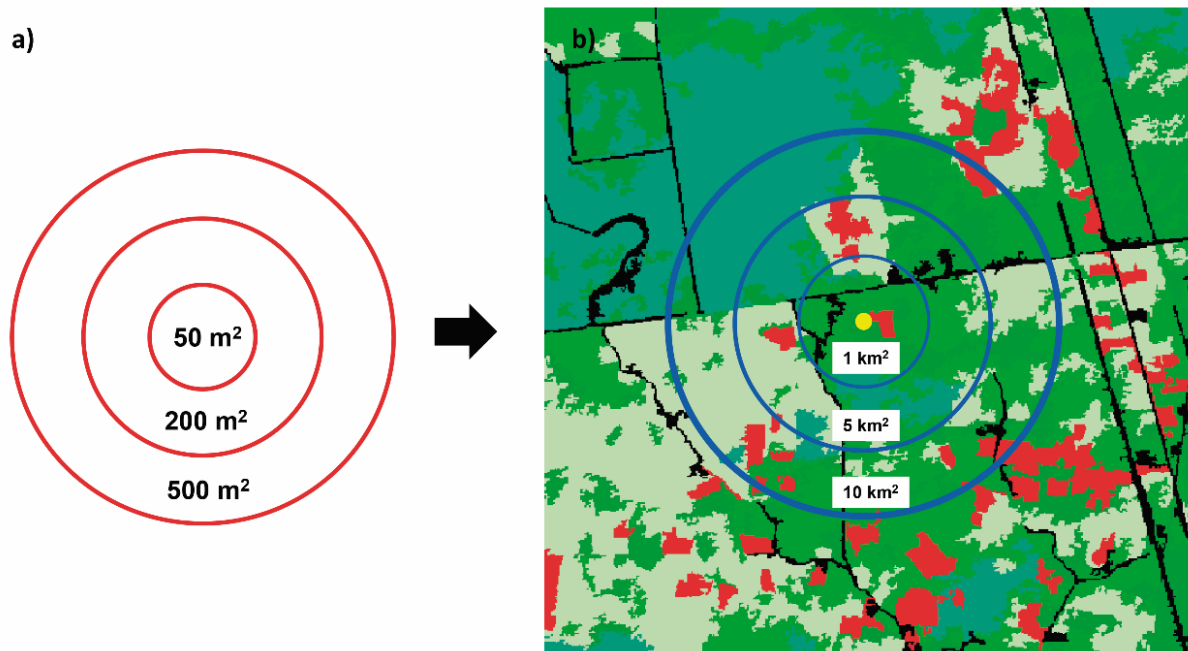


Figure 3.3 Grain size and extents considered in this study. Solid red lines indicate grain size; solid blue lines mark the different spatial extensions.

As most landscape metrics are highly correlated, this study considered indices commonly used in landscape studies and proven to be good predictors of vegetation structure and diversity attributes (Hernández-Stefanoni et al. 2011; Lü et al. 2013; Amici et al. 2015; Xu et al. 2020). A total of 4 landscape metrics at the class level were selected using the FRAGSTATS software, which yielded the lowest correlation between them with Pearson's correlation coefficient (McGarigal et al., 2012). The indices considered in this study were percentage of habitat as a proportion of each coverage (percentage of landscape)-**PLAND**, patch density-**PD**, edge density-**ED** and total edge contrast index-**TECI**. For a description and formulas of landscape metrics, refer to supplementary Table S2.

The calculation of landscape metrics considered a search radius of 280 m, which corresponds to the mean size of vegetation patches in this study. The calculation of these metrics requires similarity and contrast matrices. The similarity matrix was constructed using species presence-absence data and the Jaccard index, which compares the diversity of tree species among each pair of vegetation classes. The contrast matrix was constructed considering the inverse of the Jaccard index (1-) between each pair of land-cover classes (Magurran 1988). In total, we analyzed a set of 14 landscape metrics at the class level to obtain metrics associated with each forest stand age category (3-16 years, 17–50 years, >50 years) and LFF. Each set of metrics was

calculated in the three extents of interest in each resampled categorical map (7, 14, and 23 m per pixel).

3.2.4 Data Analysis

First, the mean AGB and species richness values were calculated for each successional age of the semi-evergreen TDF and the LFF. Then, to assess the relationships between vegetation attributes (AGB and species richness) and landscape structure, multiple linear regression analyses were performed using vegetation attributes as response variables and landscape metrics and stand age as explanatory variables.

Multiple linear regression models were performed for the three plant-size classes (small, large, and all trees) for each grain size (50, 200, and 500 m²) at different extents. This was performed considering the landscape metrics according to the categorical maps resampled for each grain size. Grain sizes and extents were analyzed to explore the effect of the scale of the extracted landscape metrics on the biomass and species richness observed at each grain size.

Multiple linear regression models used a subset-based procedure, which selects the best model from several potential sets of non-correlated explanatory variables. This procedure was performed using the “regsubsets” function of the “leaps” package in R (Lumley 2015). The best models (considering grain size and extent) were selected based on the coefficient of determination (R^2). Data were tested for normality, homoscedasticity, and error independence, and the response variables (AGB and species richness) were transformed to square root (x) to meet the linearity assumption of the data. Additionally, the semi-partial correlation of each explanatory variable was calculated to determine the contribution of each variable to the total variation explained by the regression model (Zar 1999).

3.3 RESULTS

3.3.1 Estimation of AGB and Species Richness

The results show that AGB for the three plant-size categories was consistently lower as grain size increased. Small trees had mean AGB values of 28.9, 23.1, and 20.5 Mg·ha⁻¹ for grain sizes of 50, 200, and 500 m², respectively; for large trees, mean AGB values were 117.7, 113.0, and 100.4 Mg·ha⁻¹, respectively; and for all trees, these values were 146.6, 136.1, and 120.9 Mg·ha⁻¹, respectively (Table 1). In contrast, mean AGB values increased with stand age.

Table 3.1. Mean values and standard error of the AGB biomass density and species richness found for each group (small, large and all trees) and grain size.

Attributes	Grain size (m²)	Small trees (Mean ± SE)	Large trees (Mean ± SE)	All trees (Mean ± SE)
AGB (Mg·ha ⁻¹)	50	28.94 ± 1.82	117.70 ± 11.84	146.64 ± 11.78
	200	23.11 ± 1.25	113.03 ± 9.24	136.21 ± 10.49
	500	20.50 ± 1.17	100.49 ± 8.63	120.99 ± 9.44
Species richness	50	15 ± 1	6 ± 1	18 ± 1
	200	27 ± 1	12 ± 1	31 ± 1
	500	33 ± 2	18 ± 1	37 ± 2

Mean species richness values were consistently higher for small trees than for large trees and increased with grain size for the three plant-size categories (Table 1). On the other hand, mean species richness showed an increasing trend toward intermediate successional stages (17 to 50 years), followed by a decrease toward the oldest successional age (>50 years), with relatively high values for the LFF (Figure 4). Besides, we observed that the densities of small trees and all trees decreased with successional age, while the density of large trees tended to increase toward the intermediate successional age (17 to 50 years) and then decreased in the oldest age (>50 years), and showed relatively high values in the flooded forest (Figure 4).

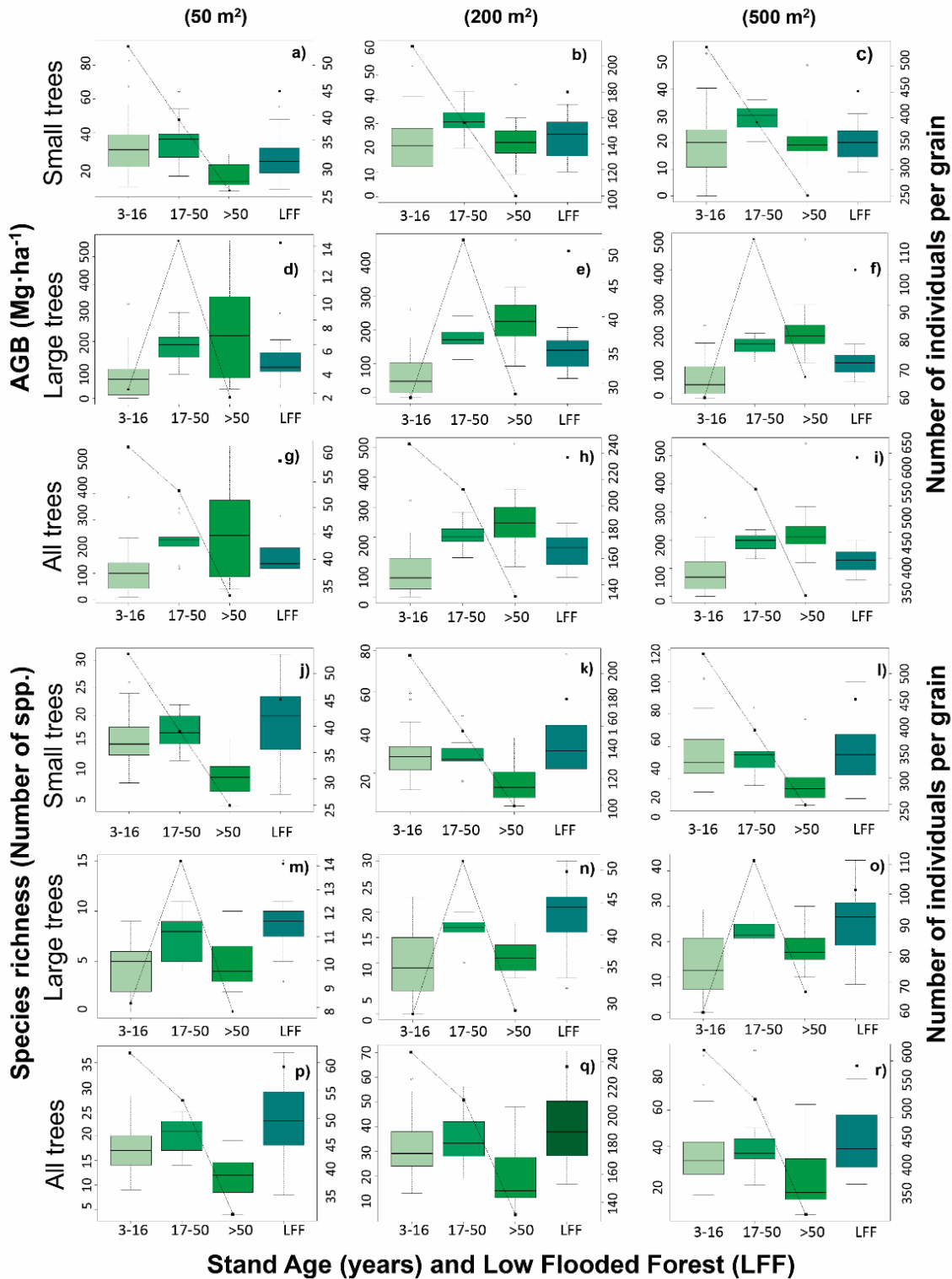


Figure 3.4 Mean AGB, species richness, and number of trees in each stand age category and the low flooded forest (LFF). Boxes in the upper and lower three graphs represent AGB and species richness, respectively; solid lines and points indicate the number of individuals.

3.3.2 Effects of Scale and Importance of Landscape Structure and Stand Age on AGB and Species Richness

The regression analyses indicated statistically significant relationships between the dependent variables (AGB and species richness) and the explanatory variables (stand age and landscape metrics) for the different grain sizes and spatial extents analyzed.

Table 3.2. Best multiple linear regression models between response variables (AGB and species richness) and explanatory variables (landscape metrics and age) for different plant size categories at different grain sizes and spatial extensions. These models were selected considering the coefficient of variation (R^2).

Response variable	Size of trees	Grain size (m ²)	Extent (Km ²)	Explanatory variables	β	R^2	Semipartial correlation (R^2)
AGB (Mg·ha ⁻¹)	Small	50	10	PD_3-16 years*	0.20	0.27	0.05
				PD_17-50 years ***	-0.58		0.22
				PLAND_17-50 years ***	0.51		0.18
	Large	500	10	Age forest ***	0.57	0.43	0.35
				ED_>50 years **	0.26		0.11
				PLAND_17-50 years **	0.23		0.08
	All	500	10	Age forest ***	0.53	0.39	0.30
				ED_>50 years **	0.28		0.11
				PLAND_17-50 years *	0.22		0.06
Species richness	Small	50	1	PD_>50 years *	-0.19	0.16	0.03
				PLAND_LFF *	-0.17		0.03
				TECI_17-50 years *	0.22		0.04
	Large	500	5	Age forest ***	0.55	0.31	0.28
				PLAND_17-50 years **	0.30		0.10
				PLAND_>50 years *	-0.17		0.03
	All	50	1	PD_>50 years *	-0.17	0.16	0.03
				PLAND_LFF *	-0.15		0.02
				TECI_17-50 years *	-0.24		0.05

* variables with $P < 0.05$; ** variables with $P < 0.01$; *** variables with $P < 0.001$.

The coefficients of determination (R^2) were higher for the large grain size (500 m²) considering AGB and species richness (supplementary Table S3). The exception to this pattern was the 50 m²

grain size, which showed a stronger association between the AGB and species richness of small and all individuals and landscape structure. Table 2 shows the best regression models (the highest R^2) for the different grain sizes and extents.

The association between response and explanatory variables differed considerably depending on the extent (Table 2, Figure 5). The AGB of large trees and all individuals showed the strongest associations with landscape metrics and stand age in a large (10 km²) extent. For small trees this occurred at a large (10 km²) extent. Conversely, species richness of large trees showed the strongest association at an intermediate (5 km²) extent, while for small and all individuals this association occurred at small (1 km²) extent (Figure 5).

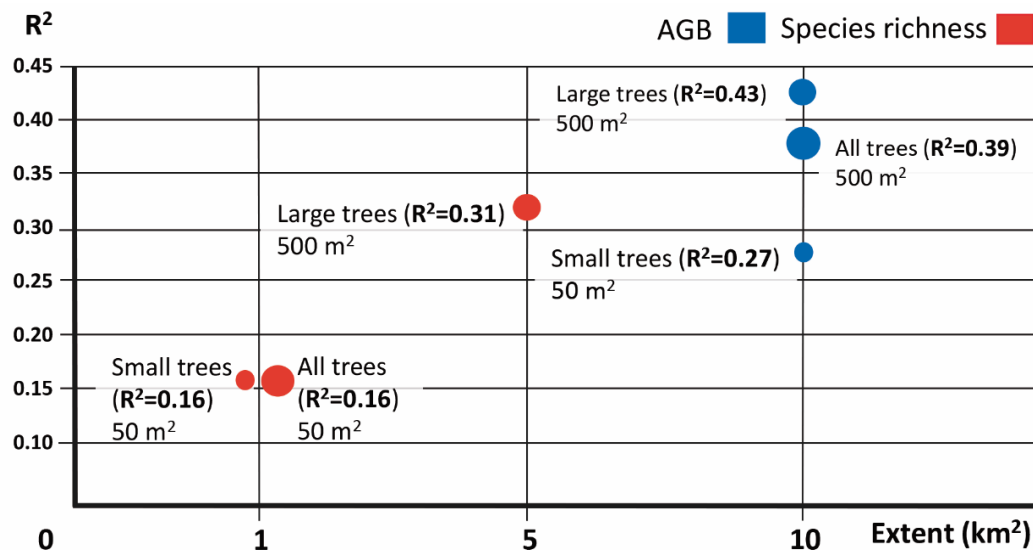


Figure 3.5 Plotted values of R^2 vs. extent for the best regression models between the response (AGB and species richness) and explanatory (landscape metrics and successional age) variables for different plant-size categories. These models were selected considering the coefficient of variation (R^2).

The best multiple regression models indicated that successional age was positively related to the biomass of large and all plants. It was the variable that most contributed to explaining AGB variability, with a semi-partial correlation of 0.35 and 0.30 for large trees and all size categories, respectively. On the other hand, AGB of all plant-size classes responded positively to the increase in percentage of landscape (PLAND) covered by the class aged 17 to 50 years, indicating that the biomass is positively correlated with the increase in the percentage of landscape of intermediate aged forests (Table 2).

The best multiple regression models indicated that successional age was positively correlated to the species richness of large trees. However, the percentage of landscape (PLAND) and patch contrast (TECI) were important metrics to explaining the variability in species richness, with semi-partial correlations of 0.10, 0.05 and 0.04 for large trees, all plant-size categories and for small trees, respectively. The species richness of large trees increase when the percentage of landscape (PLAND) of intermediate forest (17 to 50 years) increased. In contrast, the species richness of small trees response positively to increases in patch contrast (TECI) of patches aged 17 to 50 years, indicating an increase in the species richness of small trees when the patch contrast of intermediate forest is lower (Table 2).

3.4 DISCUSSION

Finding a spatial scale (grain and extent) that optimize the relationships of AGB and species richness with landscape structure and successional age, may help to indicate the appropriate spatial scale for developing conservation and land-use strategies and identifying landscape configurations that could increase plant diversity, carbon storage or forest regeneration in restoration activities (Jackson & Fahrig, 2015; Nicasio et al. 2021). We found that the relative contribution of landscape metrics and stand age to explaining the AGB and species richness in the TDF studied differed according to the grain size and extent.

Regarding grain size, the largest plot (500 m²) showed the strongest associations of the explanatory variables with AGB ($R^2 = 0.43$ and 0.39 for large trees and all individuals, respectively) and species richness ($R^2 = 0.31$ for large trees). This finding supports in part our first hypothesis and suggests that large grain sizes allow capturing a greater degree of variability in AGB and species richness, which allows stronger associations of AGB and species richness with landscape structure and stand age. AGB estimates using large grain sizes are more accurate because these sizes better capture the variability in vegetation structure since they include a larger number of trees of different sizes, both small and large (Hernández-Stefanoni et al. 2018; Sanaei et al. 2019). This minimizes errors in AGB values estimated in the field (Jones et al. 2017; Bastin et al. 2017; Hernández-Stefanoni et al. 2018), because large trees are rare and have a heterogeneous spatial distribution, so larger plots are more likely to adequately reflect their true frequency.

Our results on species richness also contribute to support in part our first hypothesis. In general, the strongest association between this variable and the explanatory variables corresponded to

the largest grain size. This size is probably more representative of the floristic diversity of forests, especially regarding large trees, and thus facilitates the detection of a stronger association. However, the species richness of small trees and all plant-sized individuals showed the opposite behavior, as it was more closely associated with the explanatory variables in the smallest grain size (50 m², $R^2 = 0.16$, for both classes). This may be due to two reasons. First, small trees tend to show a clumped distribution at small spatial scales. Other studies have reported that it is possible to accurately estimate the species richness of small tree species with small sample units (Giladi et al. 2011; Sanaei et al. 2019). Second, small trees were sampled only in the smallest grain and there may be errors in the estimation of their species richness for the other grain sizes using individual-based rarefaction curves.

The results of the present study also support our second overall hypothesis that scale effects will vary according to the dependent variable and the plant size. The effect of extent varied between both attributes evaluated (AGB and species richness) and across plant-size categories (large, small and all trees), as reported in previous studies (Hernández-Stefanoni et al. 2011; Amici et al. 2015; San José et al. 2019; Gestich et al. 2019; Nicasio et al. 2021; Cudney-Valenzuela et al. 2021). However, we found only partial support for our specific predictions.

Contrary with prediction 2A, we found that AGB of large plants and of all plants was most strongly associated with landscape structure and successional age at large scale extent (10 km²). In the same way, small trees showed the strongest association at a large extent (10 km²). The majority of biomass in tropical forests is stored in mature large trees.

Many large trees have a life history characterized by slow growth, which increase their vulnerability to drastic changes in the immediate surrounding environment (Jones et al. 2018). For example, forest fragmentation can reduce biomass along forest edges (Melito et al. 2021), where tree mortality is higher and this edge effect extends from less than 100 m up to 3 km into forest interiors (Laurance et al. 2000, 2006). Thus the amount of large trees tends to be reduced at the fragmented edges due to edge effects and generally restricting them to the interior (Laurance et al., 2006; Oliveira et al., 2008). However, as the area of a patch-type increases, the proportion of interior conditions also increases. In this study, the intermediate and the oldest stages of succession have a large proportion of the coverage that correspond to the tropical dry forest with larger patches (Figure 1), this increase interior conditions and maybe the reason why the best associations of AGB and landscape structure occurs at a large extension. On the other

hand, small plants are particularly abundant in early successional stages, which tend to be dominated by pioneer species with high capacity to disperse their seeds over long distances and rapidly colonize, grow and reproduce in open areas (Westoby et al. 1990). This could help explain why the closest associations of AGB of small trees with landscape metrics occurred at a large extent, rather than a small or intermediate one.

The results of the associations of species richness with landscape structure generally support our specific predictions 2B and 2C. Species richness of large plants was most strongly associated with landscape structure at intermediate extents (5 km²) compared to small and all plant-sized individuals (1 km², both respectively). Different studies have reported that the association between species richness of different plant sizes and landscape structure varies across landscape extents (Hernández-Stefanoni et al. 2011; Amici et al. 2015). The variation in the effect of scale on species richness may be due to the relationship between tree size and density. For example, large trees have low density values, so large to intermediate extents are required to adequately capture the variability in their species richness (and, therefore, the association of this variable with landscape structure). Conversely, small trees have higher density values and all plants have even higher density, so the variation in species richness can be captured even in smaller extents.

Stand age was the most important variable to explain variation in AGB of large trees and all individuals. This finding supports our third hypothesis and suggests that stand influences on biomass accumulation as shown by different studies (Hernández-Stefanoni et al. 2011; Ma et al. 2021). Our results suggest that AGB recovers rapidly with time after abandonment, reaching similar values in the 17–50 years and >50 years age groups. A rapid AGB recovery in Neotropical forests has been reported (Poorter et al. 2016). In addition, our results confirm the central role of large trees in the accumulation of AGB in the forests studied (Figure 4 d-i), as has also been reported for forest functioning and ecosystem services in general (Ali and Wang 2021). Large trees regulate resources such as light, water, and mineral nutrients, influence the growth of small- and medium-sized trees and provide habitats for many other species (Ali et al. 2018).

On the other hand, species richness was more closely associated with landscape structure than with successional age; this finding supports our third hypothesis and is consistent with previous studies (Hernández-Stefanoni et al. 2011; Amici et al. 2015; Nicasio et al. 2021). Landscape structure is a central factor in explaining plant species diversity at local and regional scales (Lamy et al. 2016; Rocha-Santos et al. 2017). This is because the diversity of habitats and niches, which

can be reflected by landscape metrics of environmental heterogeneity, is the key driver of species richness (Nicasio et al. 2021).

The results of the present study indicate that low flooded forests have relatively low AGB values and high species richness. In flooded forests, periodic flooding during the rainy season represents an additional stress to dry-season drought (Carnevali et al. 2010), especially for large trees, which may explain the low AGB values found in these forests. Most of these forests have not been converted to other land uses, so they must be mature forests. However, the high species richness is surprising given the particularly stressful conditions faced by plants inhabiting flooded forests, suggesting that several species have developed adaptations to these conditions. These results also indicate the importance of these forests, which cover the largest proportion of the study area, being distinctive of the Yucatan Peninsula and essential for biodiversity conservation (Palacio et al., 2002).

Low flooded forests are considered key habitats for various species because their proximity to non-flooded forests favors the seasonal provision of fruits to a large number of animals (Silvestre et al. 2020) due to its distinct floristic composition and phenology (Carretero and Defler 2019). Few studies have described the structure and floristic diversity of low flooded forests (Tun-Dzul et al. 2008; Chiquini et al. 2017). However, their characteristics and spatial distribution in the Yucatán Peninsula endow them with a high conservation value. Therefore, low flooded forests should also be evaluated and considered in conservation and management plans (Silvestre et al. 2020; Figel et al. 2019).

Finally, one of the important factors influencing the effect of grain size and extent on vegetation attributes that is rarely considered in landscape ecology studies is the pixel size of images. The pixel size of a classified map plays a central role in quantifying landscape structure because landscape metrics are sensitive to the spatial variation of pixels in the categorical maps from which they are extracted (Tian et al. 2019; Wang et al. 2021). Therefore, to effectively capture the effect of landscape structure, it is also necessary to evaluate the most appropriate pixel size (Teng et al. 2016). To the best of our knowledge, this is the first study to jointly analyze the effects of the two components of spatial scale (grain size and extent) on the associations of AGB and tree species richness with landscape structure, which required resampling the pixel size of the classification map to match the grain size.

3.5 CONCLUSIONS

This study shows that the effects of landscape structure and successional age on aboveground biomass and the species richness of tree species in the TDF studied depend on scale. The AGB of TDF responds to factors largely associated with successional age at large grain sizes (500 m²) and at large extents (10 km²). This demonstrates the strong influence of successional age at these spatial scales on the recovery of AGB in landscapes previously used for traditional agriculture and that contain vegetation patches of different stand ages. On the other hand, species richness seems to be more strongly influenced by landscape structure at small and large grain sizes at small and intermediate extents, depending on the size of the trees and their density. Larger trees have lower tree densities so landscape structure is most closely associated with species richness at intermediate and maybe larger extents. These results highlight the importance of evaluating the effect of both components of scale for each vegetation attribute considering different plant-size categories.

The high deforestation and fragmentation rates of tropical forests involve changes in the landscape structure and successional age of vegetation. In turn, these affect the structure and diversity of forests and their capacity to provide ecosystem services, including the mitigation of climate change through sequestration of atmospheric CO₂ in forest biomass and various services associated with biodiversity. Understanding the grain size and extent at which landscape structure and successional age are most closely associated with key vegetation attributes is essential for proposing conservation, sustainable use, restoration activities or management strategies to increase the biodiversity and maintain the provision of environmental services at landscape level.

Finally, the present study stresses the importance of multi-scale analyses as a tool for assessing the relationships between landscape structure and vegetation attributes to select the most appropriate scale for each attribute, according to the plant size category considered. This requires adjusting the spatial resolution or pixel size of categorical maps to match the sample units or plots to effectively capture the landscape metrics.

3.6 Acknowledgments We thank the Ejido of José María Morelos for allowing us to work in their lands and for their assistance with field work. The study was financially supported by CICY and FOMIX-Yucatán (project 108863). Finally, we want to thank María Elena Sánchez, who translated the manuscript into English.

3.7 Author contributions Conceptualization and methodology, GR-P and JLH-S. Manuscript drafting, GR-P, JLH-S, and JMD. Manuscript review and edition, GR-P, JLH-S, JMD, JLA, CAP-Q, and FJT-D. Fund acquisition, JLH-S.

3.8 Funding The study was financially supported by CICY and FOMIX-Yucatán (project 108863).

3.9 Data availability The datasets used in this manuscript are available upon request to corresponding author.

3.10 Declaration of Competing Interest The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

3.11 Supplementary data

Supplementary data. 1

Table 3.S1. Allometric equations used for calculating AGB in this study.

Author of equation	Type of forest	Biological form / DBH	Allometric equation
Guyot (2011)	Semi-evergreen forest	Tree / DBH <10 cm	$=((\text{EXP}((1.3636 \cdot \text{LN}(\text{DAP}))+1.615 \cdot \text{LN}(\text{HEIGHT}))-2.9267))/1000$
Cairns (2003) modificada por Urquiza-Haas et al., (2007)	Semi-evergreen forest	Tree / DBH ≥10 cm	$=((\text{EXP}(-2.173+(0.868 \cdot \text{LN}((\text{DBH}^2) \cdot \text{HEIGHT}))+0.0939/2) \cdot (\text{WD}/0.7)))/1000$
Chave et al., (2003)	Low Flooded forest, semi-deciduous forest and semi-evergreen forest	Liana / DBH ≥10 cm	$=\text{EXP}(0.049 + 2.053 \cdot \text{LN}(\text{DBH}))/1000$
Frangi y Lugo (1985)	Low Flooded Forest, semi-deciduous forest and semi-evergreen forest	Palm / DBH ≥10 cm	$=(-4.51 + (7.7 \cdot \text{HEIGHT}))/1000$

* DBH: Diameter at breast height, HEIGHT; tree height, WD: wood density.

Supplementary data. 2

Table 3.S2. Landscape structure metrics used in this study. (Taken and modified from McGarigal, 2001 and Botequilha et al., 2006).

Landscape metrics	Equation	Description
Patch density_ PD	$PD = \frac{N}{A} (10,000)(100)$	<p>PD equals the number of patches in the landscape, divided by total landscape area (m²), multiplied by 10,000 and 100 (to convert to 100 hectares).</p> <p>Measure the density of fragments in the landscape. High values indicate a higher density of fragments and vice versa. It is a measure of landscape configuration.</p>
Edge density_ ED	$ED = \frac{E}{A} (10,000)$	<p>ED equals the sum of the lengths (m) of all edge segments in the landscape, divided by the total landscape area (m²), multiplied by 10,000 (to convert to hectares).</p> <p>Edge density is a metric that measures the density of edges within a landscape. It can be calculated at the class level for one type of coverage or at the level of the entire landscape considering all the coverage. Low levels of ED correspond to high clustering values (the tendency to be more clustered, contagion) and vice versa. It is a measure of landscape configuration.</p>
Total Edge Contrast index_ TECI	$TECI = \frac{\sum_{k=1}^m (e_{ij} \cdot d_{ik})}{\sum_{k=1}^m e_{ik}^*} (100)$	<p>TECI equals the sum of the lengths (m) of each edge segment involving the corresponding patch type multiplied by the corresponding contrast weight, divided by the sum of the lengths (m) of all edge segments involving the same type, multiplied by 100 (to convert to a percentage).</p> <p>The edge contrast index indicates the mean edge contrast for all fragments of a coverage type within the landscape. High border contrast, such as a forest adjacent to an urban land cover patch, suggests that the ecological effects of a shared patch border may be significant. In contrast, similar adjacent patches will likely create a border with minimal ecological effects, eg, adjacent forest and wetland patches. High contrast values indicate higher contrast and vice versa. It is a configuration measure.</p>

PLAND is the percentage the landscape comprised of the corresponding patch type/class.

Landscape
percentage_PLAND

$$PLAND = p_i = \frac{\sum_{j=1}^n a_j}{A} (100)$$

The percentage occupied by a type of coverage within the landscape is the most elementary metric in the study of landscape patterns. The percentage changes over time give information about the increase and decrease of the areas of a certain type of coverage. PLAND approaches 0 when the coverage type decreases its area and approaches 100 when it dominates the total landscape. % It is a measure of landscape composition.

Supplementary data. 3

Table 3.S3. Determination coefficients of all regression model for AGB and species richness of small, large and all trees at different grain and extent in a tropical dry forest landscape in Yucatan Peninsula.

Response Variable	Size of trees	Grain size (m ²)	Extent (km ²)	R ²
AGB	Small	50	1	0.21
AGB	Small	50	5	0.21
AGB	Small	50	10	0.27
AGB	Small	200	1	0.13
AGB	Small	200	5	0.07
AGB	Small	200	10	0.09
AGB	Small	500	1	0.08
AGB	Small	500	5	0.09
AGB	Small	500	10	0.11

Response Variable	Size of trees	Grain size (m ²)	Extent (km ²)	R ²
AGB	Large	50	1	0.3
AGB	Large	50	5	0.29
AGB	Large	50	10	0.28
AGB	Large	200	1	0.38
AGB	Large	200	5	0.40
AGB	Large	200	10	0.42
AGB	Large	500	1	0.37
AGB	Large	500	5	0.41
AGB	Large	500	10	0.43

Response Variable	Size of trees	Grain size (m ²)	Extent (km ²)	R ²
AGB	All	50	1	0.24
AGB	All	50	5	0.22
AGB	All	50	10	0.23
AGB	All	200	1	0.35
AGB	All	200	5	0.37
AGB	All	200	10	0.38
AGB	All	500	1	0.34
AGB	All	500	5	0.38
AGB	All	500	10	0.39

Response Variable	Size of trees	Grain size (m ²)	Extent (km ²)	R ²
Species richness	Small	50	1	0.16
Species richness	Small	50	5	0.15
Species richness	Small	50	10	0.15
Species richness	Small	200	1	0.14
Species richness	Small	200	5	0.15
Species richness	Small	200	10	0.14
Species richness	Small	500	1	0.14
Species richness	Small	500	5	0.14
Species richness	Small	500	10	0.14

Response Variable	Size of trees	Grain size (m ²)	Extent (km ²)	R ²
Species richness	Large	50	1	0.27
Species richness	Large	50	5	0.26
Species richness	Large	50	10	0.26
Species richness	Large	200	1	0.25
Species richness	Large	200	5	0.27
Species richness	Large	200	10	0.29
Species richness	Large	500	1	0.27
Species richness	Large	500	5	0.31
Species richness	Large	500	10	0.30

Response Variable	Size of trees	Grain size (m ²)	Extent (km ²)	R ²
Species richness	All	50	1	0.16
Species richness	All	50	5	0.11
Species richness	All	50	10	0.14
Species richness	All	200	1	0.13
Species richness	All	200	5	0.09
Species richness	All	200	10	0.11
Species richness	All	500	1	0.12
Species richness	All	500	5	0.09
Species richness	All	500	10	0.14

3.12 REFERENCES

- Ali, A., & Wang, L.Q. 2021. Big-sized trees and forest functioning: Current knowledge and future perspectives. *Ecological Indicators* 127:107760. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107760>
- Ali, A., Lohbeck, M., & Yan, E.R. 2018. Forest strata-dependent functional evenness explains whole-community aboveground biomass through opposing mechanisms. *Forest ecology and management* 424:439-447. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.015>
- Amici, V., Rocchini, D., Filibeck, G., et al. 2015. Landscape structure effects on forest plant diversity at local scale: Exploring the role of spatial extent. *Ecological Complexity* 21:44-52. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.12.004>
- Arasa, R.G., Arroyo-Rodríguez, V., & Andresen, E. 2021. El debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat: causas y consecuencias. *Ecosistemas* 30:2156-2156 <https://doi.org/10.7818/ECOS.2156>
- Bastin, J.F., Berrahmouni, N., Grainger, A. et al. 2017. The extent of forest in dryland biomes. *Science* 356:635-638. DOI:10.1126/science.aam6527
- Carnevali, G., Tapia-Muñoz, J.L., Duno de Stefano, R. et al. 2010. Flora Ilustrada de la Península de Yucatán: Listado Florístico. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán.

- Carretero, X., & Defler, T.R. 2016. Primates and Flooded Forest in the Colombian Llanos. In: Nowak K, Barnett A & Matsuda I (Eds.), *Primates in Flooded Habitats: Ecology and Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, pp 153-162. <https://doi.org/10.1017/9781316466780>
- Chao, A., Chiu, C.H., & Jost, L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 45:297-324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Chazdon, R.L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson W, Schnitzer S (Eds) *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell Publishing, pp 384-408.
- Chazdon, R.L. 2014. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226118109>
- Chave, J., Condit, R., Lao, S. et al. 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of ecology* 91:240-252. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00757.x>
- Chiquini, W.H., Esparza, L.O., Peña, Y.R. et al. 2017. Estructura y diversidad en selva inundable al centro y sur de Calakmul. *Ecosistemas y recursos agropecuarios* 4:511-524. <https://doi.org/10.19136/era.a4n12.859>
- Cudney-Valenzuela, S.J., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E. et al. 2021. Does patch quality drive arboreal mammal assemblages in fragmented rainforests?. *Perspectives in Ecology and Conservation* 19:61-68. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.12.004>
- Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D. et al. 2003. Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98:321-329. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00092-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00092-6)
- Dupuy, J.M., Hernández-Stefanoni, J.L., Hernández-Juárez, R.A. et al. 2012. Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 44:151-162. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00783.x>
- De Araujo, H.F., Machado, C.C., Pareyn, F.G. et al. 2021. A sustainable agricultural landscape model for tropical drylands. *Land use policy* 100:104913. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104913>
- Derroire, G., Balvanera, P., Castellanos-Castro, C. et al. 2016. Resilience of tropical dry forests—a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos* 125:1386-1397. <https://doi.org/10.1111/oik.03229>
- Figel, J.J., Botero-Cañola, S., Forero-Medina, G. et al. 2019. Wetlands are keystone habitats for jaguars in an intercontinental biodiversity hotspot. *PLoS One* 14: e0221705. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221705>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L. et al. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters* 14:101-112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Flores, J.S., & Espejel, I. 1994. *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán: Yucatán, México.
- Frangi, J.L., & Lugo, A.E. 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecological monographs* 55:351-369. <https://doi.org/10.2307/1942582>

- Gestich, C.C., Arroyo-Rodríguez, V., Ribeiro, M.C. et al. 2019 Unraveling the scales of effect of landscape structure on primate species richness and density of titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*). *Ecological Research* 34:150-159. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.1009>
- Giladi, I., Ziv, Y., May, F., & Jeltsch, F. 2011. Scale-dependent determinants of plant species richness in a semi-arid fragmented agro-ecosystem. *Journal of vegetation Science* 22:983-996. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01309.x>
- Guyot, J. 2011. Estimation du stock de carbone dans la végétation des zones humides de la Péninsule du Yucatan. Doctoral dissertation, AgroParis Tech-El Colegio de la Frontera Sur.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., Tun-Dzul, F. et al. 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. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9561-3>
- Hernández-Stefanoni, J.L., Reyes-Palomeque, G., Castillo-Santiago, M.Á. et al. 2018. Effects of sample plot size and GPS location errors on aboveground biomass estimates from LiDAR in tropical dry forests. *Remote Sensing* 10:1586. <https://doi.org/10.3390/rs10101586>
- Hernández-Stefanoni, J.L., Castillo-Santiago, M.Á., Mas, J.F. et al. 2020. Improving aboveground biomass maps of tropical dry forests by integrating LiDAR, ALOS PALSAR, climate and field data. *Carbon balance and management* 15:1-17. <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00151-6>
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., & Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7:1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Jackson, H.B., & Fahrig, L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale?. *Global Ecology and Biogeography* 24:52-63. <https://doi.org/10.1111/geb.12233>
- Jones, D., Ørka, H.O., Næsset, E. et al. 2017. Influence of plot size on efficiency of biomass estimates in inventories of dry tropical forests assisted by photogrammetric data from an unmanned aircraft system. *Remote Sensing* 9:610. <https://doi.org/10.3390/rs9060610>
- Jones, G.M., Keane, J.J., Gutiérrez, R.J. et al. 2018. Declining old-forest species as a legacy of large trees lost. *Diversity and Distributions* 24:341-351. <https://doi.org/10.1111/ddi.12682>
- Kumar, M., Phukon, S.N., Paygude, A.C. et al. 2022. Mapping Phenological Functional Types (PhFT) in the Indian Eastern Himalayas using machine learning algorithm in Google Earth Engine. *Computers & Geosciences* 158:104982. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2021.104982>
- Lamy, T., Liss, K.N., Gonzalez, A. et al. 2016. Landscape structure affects the provision of multiple ecosystem services. *Environmental Research Letters* 11:124017. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/12/124017>
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G. et al. 2006. Rapid decay of tree community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:19010–19014. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609048103>
- Laurance, W.F., Vasconcelos, H.L., & Lovejoy, T.E. 2000. Forest loss and fragmentation in the Amazon: implications for wildlife conservation. *Oryx* 34:39–45. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3008.2000.00094.x>
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A., & Meave, J. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40:422–431. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00398.x>
- Lü, Y., Feng, X., Chen, L. et al. 2013. Scaling effects of landscape metrics: a comparison of two methods. *Physical Geography* 34:40-49. <https://doi.org/10.1080/02723646.2013.778692>

- Lumley, T. 2015. Package 'leaps'. Regression subset selection. <https://cran.microsoft.com/snapshot/2016-08-29/web/packages/leaps/leaps.pdf> Accessed on 18 March 2018.
- López-Martínez, J.O., Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M. et al. 2013. Partitioning the variation of woody plant β -diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *Journal of Vegetation Science* 24:33-45. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01446.x>
- Lutz, J.A., Furniss, T.J., Johnson, D.J. et al. 2018. Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography* 27:849-864. <https://doi.org/10.1111/geb.12747>
- Luo, W., Liang, J, Cazzolla, R.G. et al. 2019. Parameterization of biodiversity–productivity relationship and its scale dependency using georeferenced tree-level data. *Journal of Ecology* 107:1106-1119. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13129>
- Ma, S., Wang, X., Miao, W. et al. 2021. Relative influence of environmental, stand factors and functional traits on allocation of forest productivity during the restoration of subtropical forests in central China. *Forest Ecology and Management* 482:118814. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118814>
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton university press. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Magnago, L.F.S., Magrach, A., Barlow, J. et al. 2017. Do fragment size and edge effects predict carbon stocks in trees and lianas in tropical forests?. *Functional Ecology* 31:542-552. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12752>
- Martin, A.E. 2018. The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports* 3:23-33. <https://doi.org/10.1007/s40823-018-0030-z>
- Matos, F.A.R., Magnago, L.F.S., Gastauer, M. et al. 2017. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. *Journal of Ecology* 105:265-276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12661>
- McGarigal, K., Cushman, S.A., & Ene, E. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html> Accessed 12 January 2018.
- Melito, M., Arroyo-Rodríguez, V., Metzger, J.P. et al. 2021. Landscape forest loss decreases aboveground biomass of Neotropical forests patches in moderately disturbed regions. *Landscape Ecology* 36:439-453. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01166-7>
- Memiaghe, H.R., Lutz, J.A., & Korte, L. 2016. Ecological importance of small-diameter trees to the structure, diversity and biomass of a tropical evergreen forest at Rabi, Gabon. *PloS one* 11:e0154988. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154988>
- Miguet, P., Jackson, H.B., Jackson, N.D. et al. 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species?. *Landscape ecology* 31:1177-1194. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0314-1>
- Miranda-Plaza, E.A. 2014. Factores que afectan la estructura de la vegetación en dos paisajes del bosque tropical seco de la Península de Yucatán. Tesis de Maestría. Centro de Investigación científica de Yucatán.

- Moreira, E.F., Boscolo, D., & Viana, B.F. 2015. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PloS one* 10:e0123628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Naime, J., Mora, F., Sánchez-Martínez, M. et al. 2020. Economic valuation of ecosystem services from secondary tropical forests: trade-offs and implications for policy making. *Forest Ecology and Management* 473:118294. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118294>
- Nicasio-Arzeta, S., Zermeño-Hernández, I.E., Maza-Villalobos, S. et al. 2021. Landscape structure shapes the diversity of tree seedlings at multiple spatial scales in a fragmented tropical rainforest. *PloS one* 16:e0253284. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253284>
- Ocon, J.P., Ibanez, T., Franklin, J. et al. 2021. Global tropical dry forest extent and cover: A comparative study of bioclimatic definitions using two climatic data sets. *PloS one* 16:e0252063. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252063>
- Oliveira, M. A., Santos, A. M. M., & Tabarelli, M. 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*, 256(11), 1910-1917.
- Oliveira, A.A. 2018. Landscape-level effects on aboveground biomass of tropical forests: A conceptual framework. *Global change biology* 24:597-607. <https://doi.org/10.1111/gcb.13970>
- Otto, S.P. 2018. Adaptation, speciation and extinction in the Anthropocene. *The Royal Society Publishing* 285:20182047. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2047>
- Palacio, A.G.A., Noriega, R.T., & Zamora, P.C. 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como "bajos inundables": El caso del Área Natural Protegida Balamkín, Campeche. *Investigaciones geográficas* 49:57-73.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M. et al. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530:211-214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L., Craven, D., Jakovac, C.C. et al. 2021. Multidimensional tropical forest recovery. *Science* 374:1370-1376. <https://doi.org/10.1126/science.abh3629>
- Portillo-Quintero, C.A., Sanchez-Azofeifa, A., & Calvo-Alvarado, J. 2015. The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Regional Environmental Change* 15:1039-1049. <https://doi.org/10.1007/s10113-014-0689-6>
- Purata, S.E., Gerez, P., & Peters, C.M. 2016. Manual para el monitoreo comunitario del crecimiento de árboles. People and Plants International (PPI). United States Agency for International Development (USAID). The Nature Conservancy (TNC). Alianza México REDD+. México.
- Ramirez, G.R., Ramírez y Avilés, L., Solorio-Sánchez, F.J. et al. 2019. Shifts in tree allometry in a tropical dry forest: implications for above-ground biomass estimation. *Botanical Sciences* 97:167-179. <https://doi.org/10.17129/botsci.2101>
- Randlane, T., Tullus, T., Saag, A. et al. 2017. Diversity of lichens and bryophytes in hybrid aspen plantations in Estonia depends on landscape structure. *Canadian Journal of Forest Research* 47:1202-1214. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0080>
- Reyes-Palomeque, G., Dupuy, J.M., Portillo-Quintero, C.A. et al. 2021. Mapping forest age and characterizing vegetation structure and species composition in tropical dry forests. *Ecological Indicators* 120:106955. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106955>

- Reyes-García, C., Andrade, J.L., Simá, J.L. et al. 2012. Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree water use in dry forest legume and non-legume trees. *Trees* 26:1317-1330. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0708-5>
- R Development Core Team. 2017. A language and environment for statistical computing. Stat. Comput. Vienna, Austria
- Rocha-Santos, L., Pessoa, M.S., Cassano, C.R. et al. 2016. The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biological Conservation* 196:1-9. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.028>
- Silvestre, S.M., Setchell, J.M., Calle-Rendón, B.R. et al. 2020. The occurrence of the red-handed howler monkey (*Alouatta belzebul*) in amazonian savannas is related to forest patch area and density of flooded area palms. *American Journal of Primatology* 82:e23210. <https://doi.org/10.1002/ajp.23210>
- Saenz-Pedroza, I., Feldman, R., Reyes-García, C. et al. 2020. Seasonal and successional dynamics of size-dependent plant demographic rates in a tropical dry forest. *PeerJ* 8:e9636. <https://doi.org/10.7717/peerj.9636>
- Sanaei, A., Granzow-de la Cerda, Í., & Cayuela, L. 2018. Grain size affects the relationship between species richness and above-ground biomass in semi-arid rangelands. *Plant Ecology & Diversity* 11:489-499. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2020.68.1.006>
- Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J.M., Andrade, J.L. et al. 2017. Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environmental Research Letters* 12:055004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6baa>
- San José, M., Arroyo-Rodríguez, V., & Meave, J.A. 2019. Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecological Applications* 30:e02033. <https://doi.org/10.1002/eap.2033>
- Sioui, M.P.S. 2019. Drought in the Yucatan: Maya perspectives on tradition, change, and adaptation. In: Mapedza E, Tsegai D, Bruntruo M, Mclleman R (Eds) *Current Directions in Water Scarcity Research*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814820-4.00005-5>
- Steur, G., Verburg, R.W., Wassen, M.J. et al. 2020. Shedding light on relationships between plant diversity and tropical forest ecosystem services across spatial scales and plot sizes. *Ecosystem Services* 43:101107. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101107>
- Suazo-Ortuño, I., Urbina-Cardona, J.N., Lara-Urbe. et al. 2018. Impact of a hurricane on the herpetofaunal assemblages of a successional chronosequence in a tropical dry forest. *Biotropica* 50:649-663. <https://doi.org/10.1111/btp.12544>
- Teng, M., Zeng, L., Zhou, Z. et al. 2016. Responses of landscape metrics to altering grain size in the Three Gorges Reservoir landscape in China. *Environmental Earth Sciences* 75:1-13. <https://doi.org/10.1007/s12665-016-5605-6>
- Tian, P., Cao, L., Li, J. et al. 2019. Landscape grain effect in Yancheng coastal wetland and its response to landscape changes. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 16:2225. <https://doi.org/10.1111/btp.12544>
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V. et al. 2001. *Landscape ecology in theory and practice*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2794-4>
- Tun-Dzul, F.J., Vester, H., Durán-García, R. et al. 2008. Estructura arbórea y variabilidad temporal del NDVI en los "bajos inundables" de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica* 25:69-90.

- Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22:663-674. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003452>
- Wang, J., Li, L., Zhang, T. et al. 2021. Optimal grain size based landscape pattern analysis for Shanghai using Landsat images from 1998 to 2017. *Polish Journal of Environmental Studies*, 30:2799-2813. <https://doi.org/10.15244/pjoes/129702>
- Westoby, M., Rice, B., & Howell, J. 1990. Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecology* 71:1307-1315. <https://doi.org/10.2307/1938268>
- Xu, C., Zhao, S., & Liu, S. 2020. Spatial scaling of multiple landscape features in the conterminous United States. *Landscape Ecology* 35:223-247. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00937-1>
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th edition. Prentice-Hall, New Jersey.

CAPITULO IV. DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS.

4.1 Discusión

4.1.1 *Obtención de los mapas de distribución espacial de la edad del bosque*

La obtención de mapas con la distribución espacial de la edad de los bosques es de gran importancia para la formulación de políticas y estrategias para la conservación de la biodiversidad, la planificación del uso de la tierra, el manejo sostenible de los bosques y en la mitigación del cambio climático (Sun et al., 2019). Los mapas de distribución espacial de la vegetación secundaria pueden ser útiles para representar e identificar áreas de vegetación con el potencial para capturar y almacenar CO₂. Esto es debido a la capacidad que tienen los bosques secundarios de capturar grandes cantidades de este elemento durante su crecimiento y desarrollo a lo largo de la sucesión secundaria (Chazdon, 2008; Poorter et al., 2016; López-Jiménez et al., 2019). Además, los servicios ecosistémicos que brindan los bosques secundarios varían con la edad de sucesión (Chazdon, 2014).

En este estudio fue posible generar mapas de la distribución espacial de la edad de bosques secundarios utilizando métodos que combinan la segmentación y la clasificación de los objetos generados por este procedimiento. Los resultados de esta clasificación son comparables con aquellos obtenidos en estudios previos en la península de Yucatán (George et al., 2021; Miranda, 2014) y en otros bosques tropicales (Carreiras et al., 2017; Sun et al., 2019). En la mayoría de estudios de clasificación de coberturas generalmente se han empleado métodos tradicionales de clasificación de píxeles (por ejemplo, máxima verosimilitud o del vecino más cercano) (Lucas et al., 2000; Vieira et al., 2003; Miranda et al., 2014) y otros han utilizado datos continuos de series temporales de imágenes de satélite de mediana resolución espacial (Fujiki et al., 2016; Sun et al., 2019). No obstante, aquí fue posible obtener mapas precisos de la edad del bosque usando exclusivamente la información espectral de imágenes de alta resolución espacial (SPOT de 10 m por píxel), algoritmos de segmentación y de clasificación con Random Forest, e incorporando datos de cronosecuencias cuya edad del rodal fue proporcionada por campesinos locales.

La segmentación de las imágenes es una buena alternativa a los métodos de clasificación tradicionales por píxel (Dorren et al., 2003). Los métodos de clasificación tradicionales, generalmente tienden a confundir la información de los píxeles y los colocan en clases en donde no corresponden (Xu et al., 2017; Asokan et al., 2020). La segmentación aplicada a imágenes de alta resolución espacial (10 m por píxel), como las empleadas en este estudio, favorece la creación de segmentos u objetos que están conformados por píxeles cuya información espectral

es similar. De manera que la creación de estos objetos permite discriminar y representar áreas de vegetación que representen diferentes edades de sucesión del bosque u otras coberturas como carreteras, asentamientos humanos, cuerpos de agua y zonas de agricultura (van Rossum, 1995; Dorren et al., 2003).

Los algoritmos de clasificación de aprendizaje automático como Random Forest han sido muy utilizados en percepción remota para la generación de mapas categóricos (Karlson et al., 2015). Este algoritmo tiene la ventaja de que permite seleccionar una porción de los datos de cronosecuencia que se utilizan para entrenar el modelo y los datos restantes para validar los mapas de edad obtenidos después del post-procesamiento. Sin embargo, una fase clave para la obtención de mapas precisos de la edad del bosque en este trabajo fue el post-procesamiento de los mapas preliminares de vegetación. Esto se debe a que durante el post-procesamiento es posible realizar un análisis visual de los fragmentos previamente clasificados combinando la información tanto de los segmentos de la imagen como de los sitios de entrenamiento creados a partir de la porción de datos de cronosecuencia usados durante el entrenamiento del modelo. La fase de post-procesamiento es fundamental para separar y reclasificar aquellos fragmentos erróneamente clasificados por el algoritmo de Random Forest, ya que pueden existir áreas de vegetación secundaria que pueden confundirse espectralmente durante la clasificación. Ejemplos que observamos fueron en el paisaje de José María Morelos, donde las áreas de bosque edades intermedias (17 a 50 años) suelen confundirse con las áreas de bosque maduro (de más de 50 años), o en el paisaje de Kaxil Kiuic, donde las categorías de edades tempranas (de 3 a 8 y de 9 a 16 años) son erróneamente clasificadas debido a que tienen una estructura de la vegetación similar. Por último, durante el post-procesamiento también fue posible corregir o editar los segmentos con la finalidad de representar de mejor manera las zonas urbanas y carreteras dentro de ambos paisajes.

Las diferencias en los usos de la tierra entre los paisajes de estudio podrían ayudar a explicar la mayor superficie de bosque secundario joven y la menor superficie de bosque maduro en el paisaje de Kaxil Kiuic en comparación con el de José María Morelos (Cuadro 2.1). En Kaxil Kiuic la agricultura de roza y quema ha sido predominante durante cientos de años y los períodos de barbecho se han ido acortando generando un mayor aprovechamiento del bosque y la predominancia de vegetación secundaria joven. Mientras que, en José María Morelos, las áreas más jóvenes han sido dedicadas a la ganadería durante décadas, mientras que en las áreas que

prevalecen de bosque maduro se llevan a cabo actividades de extracción selectiva de especies de árboles maderables.

Encontramos que las áreas de vegetación joven (de 3 a 8 años) en Kaxil Kiuic tienen una menor precisión en la clasificación en comparación con las áreas de bosque joven en José María Morelos en donde la precisión de la clasificación es mayor (Cuadro 2.2). Este contraste en la precisión pudo deberse a que, en la selva mediana subcaducifolia de Kaxil Kiuic, las actividades de roza y quema generalmente se llevan a cabo en áreas pequeñas del bosque con un tiempo de aprovechamiento corto, por lo que se encuentran inmersas en una matriz de bosque secundario con diferentes edades de sucesión. Esto hace que sea más difícil diferenciar espectralmente las áreas con vegetación joven. Sin embargo, en la selva mediana subperennifolia de José María Morelos las áreas de vegetación secundaria joven corresponden a áreas de pastizales que cubren decenas o cientos de hectáreas con pocos o ningún árbol y que fueron aprovechadas por un largo tiempo. Por lo tanto, son más fácilmente diferenciables espectralmente en comparación con las del paisaje de Kaxil Kiuic.

4.1.2 Diferenciación de la edad de sucesión en cada paisaje considerando diversos atributos de la vegetación.

Por otro lado, las fuertes asociaciones de la estructura de la vegetación y la diversidad con la edad del bosque encontradas en este estudio coinciden con estudios previos en donde se ha demostrado la fuerte relación entre los atributos del bosque con la edad de sucesión de la vegetación (Eaton y Lawrence, 2009; Zhang y Chen, 2015). Tanto en una selva mediana subcaducifolia como en una selva mediana subperennifolia, los atributos estructurales como la altura, el área basal, el diámetro y la biomasa aérea incrementan con la edad de sucesión (Dupuy et al., 2012; López et al., 2019). Sin embargo, encontramos que los atributos que permiten una mejor diferenciación de las categorías de edad de una selva mediana subcaducifolia son atributos estructurales como el área basal, diámetro, biomasa aérea y altura más que la riqueza y composición de especies. Mientras que en una selva mediana subperennifolia los atributos que permiten una mejor diferenciación de la edad fueron la altura dosel de la vegetación determinado por los árboles más grandes, la biomasa aérea y la composición de especies (eje de NMDS) (Fig. 5b). Por un lado, la selva mediana subcaducifolia de Kaxil Kiuic está dominada por muchos individuos pequeños con menor área basal, alturas y biomasa aérea en las clases de sucesión tempranas, como resultado de procesos de germinación y de colonización por dispersión o rebrotes. El menor aporte de la diversidad y la composición para diferenciar la edad puede

deberse a la gran variación que existe en la categoría más vieja de sucesión (Fig. 2.7) y puede ser el resultado del efecto de la topografía en este paisaje, en donde existe una combinación de colinas bajas y zonas planas (Dupuy et al., 2012). Sin embargo, en la selva mediana subperennifolia de José María Morelos, es probable que las condiciones topográficas (predominancia de áreas planas), tipos de suelos y una mayor precipitación, favorezcan el desarrollo de árboles más grandes en términos de biomasa aérea, área basal y altura aún en edades de sucesión temprana en comparación con la selva mediana subcaducifolia de Kaxil Kiuic.

El uso que se le ha dado al bosque puede ayudar a explicar los patrones observados de riqueza y dominancia de especies dentro de ambos paisajes de BTS. Por ejemplo, en la selva mediana subperennifolia de José María Morelos, una de las actividades predominantes es la tala selectiva de especies maderables de alto valor como la caoba (*Swietenia macrophylla* King.), el cedro rojo (*Cedrela odorata* L.), el tzalam (*Lysiloma latisiliquum* Benth), maculís o apamate (*Tabebuia rosea* Bertol DC.) y el pich (*Enterolobium cyclocarpum* Griseb.) que se lleva a cabo dentro de los bosques maduros (de más de 50 años) (Avella et al., 2019; López-Jiménez et al., 2019). Esta sobreexplotación podría explicar por qué en este paisaje se observa una menor riqueza de especies en esas categorías en comparación con las clases de edades intermedias y avanzadas (de 9 a 16 y de 17 a 50 años) (Fig. 7b). La tala selectiva, además, podría ser la causa de una mayor dominancia de pocas especies de sucesión tardía en la categoría más avanzada (Cuadro 2.3 y Cuadro 2.5) como el ramón (*Brosimum alicastrum* Swartz), sapotillo (*Pouteria reticulata* Engler Eyma) y chicozapote (*Manilkara zapota* L. P. Royen). Esto puede deberse al valor alimenticio, de ornato y de importancia en rituales mayas de estas especies que han sido favorecidas por los campesinos mayas desde hace siglos. Por otro lado, la fuerte dominancia de especies pioneras como *Neomillspaughia emarginata* H. Gross, *Mimosa bahamensis* Benth y *Caesalpinia gaumeri* Greenm. dentro de la selva mediana subcaducifolia de Kaxil Kiuic en la categoría temprana (de 3 a 8 años) (Cuadro 2.4), coincide con lo esperado por la teoría de la sucesión y hallazgos empíricos en bosques tropicales (Chazdon, 2014). Sin embargo, la larga historia de uso de suelo dentro de esta selva basado en la agricultura de roza-tumba y quema puede ser un factor predominante para que diversas especies de árboles generalistas como *Bursera simaruba* L. Sarg., *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Lonchocarpus xuul* Lundell y *Piscidia piscipula* L. Sarg. (Cuadro 3), se compartan entre todas las clases de edad de sucesión. No obstante, el diseño de muestreo en esta selva puede influir en este resultado debido a que las unidades de observación aquí se encuentran agrupadas en subpaisajes de 1 km² y la

distancia media entre cada una de ellas es de aproximadamente 350 metros. De manera que es posible que este patrón sea el resultado de la cercanía entre los sitios y por la dispersión de una gran cantidad de especies generalistas anemócoras o dispersadas por viento.

Finalmente, existen especies generalistas que se comparten entre todas las clases de sucesión en el paisaje de selva mediana subcaducifolia tales como *Bursera simaruba*, *Lysiloma latisiliquum* y *Gymnopodium floribundum*. Mientras que en el paisaje de selva mediana subperennifolia las especies generalistas como *Piscidia piscipula*, *Croton glabellus* y *Bursera simaruba* se comparten únicamente entre las clases de sucesión tempranas e intermedias y no son tan abundantes como las especies de sucesión tardía en la clase de bosques maduros (Cuadro 3). Estos resultados en conjunto sugieren de manera general una rápida recuperación de la composición de la selva mediana subcaducifolia y lenta para una selva mediana subperennifolia (Rozendaal et al., 2019).

4.1.3 Efecto del tamaño de grano y extensión del paisaje sobre los atributos de biomasa aérea y riqueza de especies en un paisaje de bosque seco.

En ecología del paisaje se requiere contar con mapas categóricos precisos que representen adecuadamente las coberturas que lo conforman. Esto es debido a la importancia de capturar correctamente la información de la estructura espacial del paisaje con la finalidad de calcular adecuadamente las métricas del paisaje (Wang et al. 2021). El cálculo adecuado de las métricas de estructura permite comparar diferentes paisajes y cuantificar el cambio de cada uno de ellos a lo largo del tiempo cuando existen perturbaciones relacionadas al uso de la tierra o eventos naturales (Hesselbarth et al., 2019; Uueema et al., 2009). Además de que, es posible vincular la información de la estructura del paisaje con ciertos procesos ecológicos como las interacciones bióticas de polinización, facilitación o procesos como la dispersión, el establecimiento, la sucesión, etc.) que se puedan estar llevando a cabo en el mismo, así como evaluar relaciones entre la estructura y diversos atributos de las comunidades vegetales como la abundancia, biomasa aérea o la riqueza de especies (Hesselbarth et al., 2019; Sanaei et al. 2018). Esto es importante debido a que las relaciones entre la estructura del paisaje y los atributos biológicos no están restringidos a una escala ya sea espacial o temporal y la importancia de los procesos ecológicos que los determinan puede ser diferentes a escalas locales, regionales o globales (Turner, 1987). En este estudio, los mapas de edad de la vegetación precisos que obtuvimos permitieron evaluar el efecto de la escala o la relación entre la estructura del paisaje y la edad del bosque con la biomasa aérea y la riqueza de especies de árboles de diversos tamaños a diferentes escalas espaciales (grano y extensión) mediante análisis multiescalares. Los análisis

multiescalares nos permitieron evaluar de manera simultánea ambos componentes de la escala con los atributos de interés. Encontramos que para explicar la biomasa aérea y la riqueza de especies de un BTS la contribución relativa tanto de las métricas del paisaje y la edad del bosque dependen del tamaño de grano y la extensión.

En el caso del tamaño de grano, encontramos que las asociaciones entre la estructura del paisaje y la edad de sucesión con la biomasa aérea y riqueza de especies de árboles grandes, pequeños y todos en su mayoría, son más fuertes considerando tamaños de grano grandes (500 m²) (Cuadro 3.2). La biomasa aérea pudo ser estimada en tamaños de grano grandes debido a que estos capturan una mayor variabilidad de la estructura de los bosques, es decir, una mayor cantidad de árboles pequeños y grandes con diferentes alturas, áreas basales y biomasa aérea en comparación con los tamaños de grano pequeños (Sanaei et al. 2018; Steur et al., 2020; Hernández-Stefanoni et al. 2018). Debido a que los árboles grandes son raros y están distribuidos de manera heterogénea, es necesario contar con unidades de muestreo más grandes para representar adecuadamente su verdadera frecuencia (Bastin et al. 2017). En el caso de los tamaños de grano pequeños, al tener una superficie menor, no pueden capturar una gran variabilidad en campo por lo que sobreestiman o subestiman los atributos medidos como biomasa o riqueza de especies. En cuanto a la riqueza de especies, los granos grandes (500 m²) representaron mejor la diversidad florística de los árboles grandes, a excepción de la riqueza de especies de árboles pequeños e incluyendo todos los individuos en donde encontramos una mejor asociación con tamaños de grano pequeños. Esto es probablemente por el gran número de individuos pequeños (densidad de individuos) que muestran una distribución agrupada en superficies pequeñas (Giladi et al. 2011; Sanaei et al. 2019).

En el caso de la extensión, esta varió entre la biomasa aérea y la riqueza de especies y entre las diferentes categorías de tamaño de árboles (individuos pequeños, grandes y todos). La biomasa aérea de árboles pequeños, grandes y de todos los individuos se encontró fuertemente asociada a extensiones grandes (10 km²). Por un lado, los árboles grandes son los que almacenan la mayor cantidad de biomasa aérea dentro de los bosques tropicales, sin embargo, debido a que su crecimiento es lento cualquier afectación en el entorno inmediato podría afectarlos significativamente (Jones et al., 2018). Por ejemplo, la fragmentación incrementa la mortalidad de los árboles grandes en los bordes de la vegetación reduciendo la cantidad biomasa aérea en las orillas (Melito et al., 2021; Laurance et al., 2000). Y debido a que el efecto de borde puede ir desde 100 m hasta 3 km al interior del bosque, la cantidad de árboles grandes disminuye en los

bordes y se restringe al interior de los fragmentos de vegetación (Laurance et al., 2006). No obstante, a medida que la superficie o el área de una clase de fragmento aumenta, también incrementa la proporción de las condiciones interiores. Por lo tanto, la gran proporción de superficie ocupada por las categorías de sucesión intermedia y de bosque maduro en este paisaje sea la razón por la cual las asociaciones entre la estructura del paisaje y la biomasa aérea sean mejores a extensiones amplias. Por otro lado, la asociación entre la estructura del paisaje con la biomasa aérea de individuos pequeños a grandes extensiones podría ser explicadas debido a que las especies de árboles pequeños están dominadas por especies que abundan al principio de la sucesión y que están principalmente dominadas por especies pioneras. Las cuales, tienen una gran capacidad de dispersar sus semillas a largas distancias a través del viento (anemocoría) y, por lo tanto, pueden colonizar y crecer rápidamente en áreas abiertas (Westoby et al. 1990).

La riqueza de especies de árboles grandes se relacionó más fuertemente con la estructura del paisaje en extensiones intermedias (5 km²), mientras que los árboles pequeños y todos los individuos se asociaron más fuertemente con la estructura del paisaje a extensiones pequeñas (1 km²). Esta variación del efecto de la escala coincide con estudios que han comprobado que las asociaciones de la riqueza de especies de árboles y la estructura del paisaje pueden variar a diversas extensiones espaciales (Amici et al., 2015; Hernández-Stefanoni et al., 2011). La variación del efecto de la escala encontrado para la riqueza de especies puede explicarse por la relación existente entre el tamaño y la densidad de los árboles (Miguet et al., 2016). Los árboles grandes se caracterizan por tener densidades de individuos muy bajas, por lo que se necesitan extensiones intermedias a grandes para poder capturar una mayor variabilidad de su riqueza. Los árboles pequeños tienen una alta densidad y cuando son considerados la densidad es aún mayor, por lo tanto, las extensiones pequeñas son suficientes para capturar la variación de su riqueza de especies.

Por otra parte, el tamaño del píxel o la resolución espacial de un mapa categórico influye en el efecto del grano (parcela) y extensión sobre los atributos de la vegetación y es un aspecto que es rara vez considerado en los estudios de ecología del paisaje. El tamaño del píxel de un mapa clasificado juega un papel central en el cálculo correcto de la estructura del paisaje debido a que las métricas son altamente sensibles al tamaño de los píxeles de los mapas categóricos de los cuales estas se extraen (Wang et al., 2021). En este estudio los re-muestreos del tamaño del píxel de los mapas categóricos al tamaño de grano o de la parcela adecuado permitieron calcular

métricas de estructura acordes a nuestras unidades de observación y capturar efectivamente el efecto de la estructura del paisaje sobre los atributos de interés.

4.1.3 Influencia de la edad del rodal y las métricas de estructura del paisaje en los atributos de biomasa aérea y riqueza de especies.

La biomasa aérea de los árboles es explicada principalmente por la edad del rodal. La edad del rodal opera a escala pequeña y repercute en la acumulación de biomasa aérea (Hernández-Stefanoni et al., 2011; Ma et al., 2021). Tal y como se ha reportado en otros estudios en bosque Neotropicales, nuestros resultados sugieren que la biomasa aérea tiene una rápida recuperación después de que las áreas son abandonadas y alcanzan valores similares a las categorías de edad intermedias y avanzadas de los BTS (Poorter et al., 2016).

Además, nuestros resultados resaltan y confirman el papel de los árboles grandes en la acumulación y almacén de biomasa aérea y, por lo tanto, de carbono aéreo, así como también tienen la capacidad de regular recursos como el agua, la luz y los nutrientes para otras especies de árboles pequeños y medianos (Ali et al., 2018). Los árboles grandes son estructuras claves para una gran variedad de especies animales (aves, mamíferos, murciélagos e invertebrados) (Fischer et al., 2010). Por lo tanto, es muy importante considerarlos en la generación de planes o estrategias de conservación para el mantenimiento de la biodiversidad y frente al cambio climático. Por otro lado, la riqueza de especies se encuentra más estrechamente asociada a la estructura del paisaje como se ha reportado en estudios previos (Amici et al. 2015; Nicasio et al. 2021). Tal y como se ha descrito por otros autores, la estructura del paisaje es un factor importante para la riqueza de especies a nivel local y regional, ya que la estructura del paisaje analizada a través de métricas del paisaje puede ser relacionada con la diversidad de nichos y hábitats (Nicasio et al., 2021).

4.2 Conclusiones generales

Primero, en este estudio fue posible obtener mapas precisos de la edad del bosque en los paisajes de BTS utilizando una metodología basada inicialmente en algoritmos de segmentación y de clasificación de aprendizaje automático de Random Forest. Esto es debido a que generalmente los mapas de la edad del bosque se han creado a través de la implementación de series temporales que utilizan resoluciones espaciales medias cuya disponibilidad a lo largo del tiempo permite evaluar los cambios del bosque a partir del año en que la vegetación fue cortada. Además, de que se han basado en métodos de clasificaciones tradicionales considerando los

valores espectrales de los píxeles de las imágenes ópticas. Sin embargo, en este estudio demostramos que la combinación de la variabilidad espectral de imágenes de alta resolución espacial junto con datos de cronosecuencia que contienen la información de la edad del rodal y que son proporcionados por los campesinos locales, nos permiten obtener mapas precisos de la edad del bosque.

Segundo, concluimos que uno de los pasos más importantes para una mayor precisión de los mapas de edad de los bosques, ha sido el post-procesamiento. Este último paso nos permite corregir de manera visual y con ayuda de las estadísticas zonales de cada segmento y de los sitios de entrenamiento, aquellas áreas que fueron erróneamente clasificadas por el algoritmo de clasificación de Random Forest. Además, permite la delimitación adecuada de los segmentos que corresponden a carreteras, asentamientos humanos y zonas agrícolas y ganaderas mediante una edición de los segmentos.

Tercero, el contar con mapas categóricos de los bosques secundarios, nos permiten analizar la influencia de la estructura del paisaje sobre diversos atributos de la vegetación. Esto es debido a que podemos identificar una escala a la cual los atributos se encuentren más fuertemente relacionados o en donde las respuestas a la estructura sean más evidentes, conocido como efecto de la escala. En este estudio concluimos que los efectos de la estructura del paisaje y de la edad de sucesión sobre atributos como la biomasa aérea y la riqueza de especies leñosas, dependen en gran medida de la escala (grano y extensión) a la que son evaluados. Además, el efecto de ambos componentes de la escala puede ser distinto para ciertos atributos de la vegetación cuando se consideran diferentes categorías de tamaño de plantas. Por ejemplo, en el paisaje de selva mediana subperennifolia, la biomasa aérea responde principalmente a la edad de sucesión en tamaños de grano grandes y en extensiones grandes. Esto indica que la edad de sucesión influye significativamente en la recuperación de la biomasa aérea de los árboles en paisajes que previamente fueron aprovechados. Debido al efecto de borde los árboles grandes se restringen a las condiciones de interior de los fragmentos de bosque de edad intermedia y avanzada, los cuales abarcan una gran superficie del paisaje y por lo tanto cuentan con una mayor proporción de condiciones de interior para estos. Mientras que los árboles pequeños presentan una alta capacidad para dispersar sus semillas a largas distancias, lo que les permite colonizar y reproducirse rápidamente. No obstante, la riqueza de especies se encuentra mayormente asociada a la estructura del paisaje en tamaños de grano grandes y a extensiones pequeñas e intermedias, por lo que puede estar relacionada al tamaño y densidad de los árboles.

Esto es, que los árboles grandes al tener una menor densidad de individuos requieren de extensiones intermedias a grandes para reflejar su diversidad, mientras que con los pequeños y todos los individuos, al tener una mayor densidad, las extensiones pequeñas e intermedias son suficientes. Hasta ahora, este es el primer estudio en donde se ha analizado de manera conjunta los efectos de los dos componentes de la escala (grano y extensión) considerando las asociaciones entre la biomasa aérea y riqueza de especies con la estructura del paisaje y la edad de sucesión.

Cuarto, es necesario que los mapas categóricos cuenten con una resolución espacial (tamaño de píxel) que permita extraer información de la estructura del paisaje acorde a la unidad de muestra o tamaño de las parcelas, esto con la intención de calcular efectivamente las métricas de estructura del paisaje. Consecuentemente, tener la información adecuada para poder evaluar los atributos de la vegetación de acuerdo al tamaño de las plantas a través de análisis multiescalares, permitirá seleccionar la escala espacial que sea más adecuada para cada uno de estos atributos. De esta manera, la selección de una escala espacial adecuada para los atributos como la biomasa aérea y la riqueza de especies permitirá proponer estrategias de conservación, uso o manejo sostenible de los bosques que permitan mantener la provisión de los servicios ecosistémicos.

Quinto, concluimos que la edad de sucesión está estrechamente asociada con la estructura de la vegetación, la diversidad y la composición y por lo tanto es posible relacionarla con atributos como la biomasa aérea, la altura, el área basal, la riqueza de especies y la composición (ejes de NMDS). Además, en ambos tipos de BTS aquí estudiados es posible considerar que debido al uso histórico de la tierra pueden existir diferentes patrones de recuperación de atributos como la composición de la vegetación durante la sucesión. De manera que es posible que la selva mediana subcaducifolia pueda recuperarse más rápidamente que la selva mediana subperennifolia.

Sexto y último, resaltamos la importancia de estudiar las selvas bajas inundables que cubren gran parte de la superficie del paisaje de selva mediana subperennifolia considerado en este estudio, pues son pocos los estudios que han descrito estos hábitats. Las selvas inundables son importantes en la planificación de estrategias de conservación y manejo debido a que su diferente composición y fenología proveen estacionalmente de alimento (frutos) a un gran número de animales dada su cercanía a las áreas de bosque no inundable.

4.3 Perspectivas

Los resultados de este estudio, resaltan la importancia de contar con datos de la edad del bosque desde la fecha del disturbio más reciente para poder obtener mapas precisos de la distribución de la edad de la vegetación secundaria. Sin embargo, aunque en este trabajo fue posible obtener mapas precisos de la edad del bosque, es necesario que, en estudios futuros en donde se evalúen las relaciones de la estructura de la vegetación, su diversidad y composición de especies con aspectos como la edad de los bosques, sean considerados aspectos como la topografía, tipo de suelo y precipitación pues estos son factores determinantes de la riqueza y composición de especies de árboles.

También es importante considerar en los estudios futuros, que debido a que las relaciones entre los atributos de la vegetación y la edad del bosque pueden variar de manera consistente entre bosques tropicales, es necesario evaluar estas asociaciones por separado. Además, es importante que los estudios posteriores también incorporen información del porcentaje de sobreposición que existen entre las extensiones de interés, esto con la finalidad de que las características del paisaje sean independientes entre las parcelas de estudio. Un menor traslape entre las extensiones de las parcelas de estudio permitirá obtener modelos que expliquen mejor la variación de los atributos de interés.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Acosta-Mireles, M., Carrillo-Anzures, F., & Díaz Lavariega, M. (2009). Determinación del carbono total en bosques mixtos de *Pinus patula* Schl. et Cham. *Terra Latinoamericana*, 27(2), 105-114.
- Aguilera, F., Botequilha-Leitão, A., & Díaz-Varela, E. (2012). Selección de métricas de la ecología del paisaje mediante ACP para la caracterización de los procesos de alteración del paisaje del Algarve (Portugal). *International Review of Geographical Information Science and Technology*, 12, 93-121.
- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., ... & Muñiz, M. (2013). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica*, 45(2), 262-271.
- Albertson, L. K., MacDonald, M. J., Tumolo, B. B., Briggs, M. A., Maguire, Z., Quinn, S., ... & Burkle, L. A. (2021). Uncovering patterns of freshwater positive interactions using meta-analysis: Identifying the roles of common participants, invasive species and environmental context. *Ecology Letters*, 24(3), 594-607.
- Alegría, W. (2016). Texto básico para profesional en ingeniería forestal. en el área de fisiología vegetal. Iquitos–Peru. Pag, 224.
- Ali, A., & Wang, L. Q. (2021). Big-sized trees and forest functioning: Current knowledge and future perspectives. *Ecological Indicators*, 127, 107760.
- Ali, A., Lohbeck, M., & Yan, E.R. 2018. Forest strata-dependent functional evenness explains whole-community aboveground biomass through opposing mechanisms. *Forest ecology and management* 424:439-447. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.015>
- Álvarez S. F.J., G.R. Sánchez, I. Sánchez-Gallén y J.A. González-Iturbe (1992). Métodos para el estudio de la productividad primaria y la descomposición en comunidades terrestre. Cuadernos de Ecología, Facultad de Ciencias. Pp.52
- Amici, V., Rocchini, D., Filibeck, G., Bacaro, G., Santi, E., Geri, F., ... & Chiarucci, A. (2015). Landscape structure effects on forest plant diversity at local scale: Exploring the role of spatial extent. *Ecological Complexity*, 21, 44-52.
- Anderson, M. J. (2014). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley statsref: statistics reference online*, 1-15.
- Arasa, R., Arroyo-Rodríguez, V., Ortiz-Díaz, J. J., & Martínez, E. (2021). Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y registros nuevos para Chiapas, Tabasco y México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92.
- Armenteras, D., & Vargas, O. (2016). Patrones del paisaje y escenarios de restauración: acercando escalas. *Acta biológica colombiana*, 21(1Supl), 229-239.
- Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C. E., & Galán-Acedo, C. (2017). La ecología del paisaje en México: logros, desafíos y oportunidades en las ciencias biológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88, 42-51.
- Asokan, A., Anitha, J., Ciobanu, M., Gabor, A., Naaji, A., & Hemanth, D. J. (2020). Image processing techniques for analysis of satellite images for historical maps classification—an overview. *Applied Sciences*, 10(12), 4207.
- Avella, A., García, N., Fajardo-Gutiérrez, F., y González-Melo, A. (2019). Material suplementario Artículo 65859. Patrones de sucesión secundaria en un bosque seco tropical interandino de Colombia: implicaciones para la restauración ecológica. *Caldasia*, 41(1).

- Azcón, J. B., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal*. España, Editorial McGraw-Hill.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., ... & Vasquez Martinez, R. (2004). Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443), 353-365.
- Balvanera, P., & Aguirre, E. (2006). Tree Diversity, Environmental Heterogeneity, and Productivity in a Mexican Tropical Dry Forest 1. *Biotropica*, 38(4), 479-491.
- Balvanera, P., Castillo, A., Avila, P., Caballero, K., Flores, A., Galicia, C., Martínez, L., Saldaña, A., Sánchez, M. Maass, M., Avila, P., Martínez, Y. Miguel, G. y Sarukhán, J. (2011). Marcos conceptuales interdisciplinarios para el estudio de los servicios ecosistémicos en América Latina. El valor ecológico, social y económico de los servicios ecosistémicos. Conceptos, herramientas y estudio de casos, pp: 00.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*, 9(10), 1146-1156.
- Banda, K., Delgado, A., Dexter, K., Linares, R., Oliveira, A., Prado, D., Pullán, M., Quintana, C., Riina, R., Rodriguez, G., Weintritt, J., Acevedo, P., Adarve, J., Alvarez, E., Aranguren, A., Camilo, A., Aymar, G., Castaño, A., Ceballos, N., Cogollo, A., Cuadros, H., Delgado, F., Devia, W., Dueñas, H., Fajardo, L., Fernández, A., Angel, M., Franklin, J., Freid, E., Galleti, L., Gonto, R., Gonzalez, R., Graveson, R., Helmer, E., Idárraga, A., López, R., Marcano, H., Martínez, O., Maturo, H., McDonald, M., McLaren K., Melo O., Mijares, F., Mogni, V., Molina, D., Moreno, N., Nassar, J., Neves, D., Oakley, L., Oatham, M., Olvera, A., Pezzini, F., Reyes, O., Ríos, M.A., Rivera, O., Rodríguez, N., Rojas, A., Sarkinen, T., Sánchez, R., Smith, M., Vargas, C., Villanueva, B. y Pennington, T. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383-1387.
- Bar-Massada, A., Wood, E. M., Pidgeon, A. M., & Radeloff, V. C. (2012). Complex effects of scale on the relationships of landscape pattern versus avian species richness and community structure in a woodland savanna mosaic. *Ecography*, 35(5), 393-411.
- Bastin, J.F., Berrahmouni, N., Grainger, A. et al. 2017. The extent of forest in dryland biomes. *Science* 356:635-638. DOI:10.1126/science.aam6527.
- Becknell, J. M., Kucek, L. K., & Powers, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88-95.
- Beltrán-Rodríguez, L., Valdez-Hernández, J. I., Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A., Pineda-Herrera, E., Maldonado-Almanza, B., ... & Blancas-Vázquez, J. (2018). Estructura y diversidad arbórea de bosques tropicales caducifolios secundarios en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Morelos. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(1), 108-122.
- Benavides, H.B., & León, G.A. (2007). Información técnica sobre gases de efecto invernadero y el cambio climático. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales-IDEAM. Subdirección de Meteorología (Bogotá, Colombia). 96p.
- Benitez, J.M. (2001). Regeneration in tropical rain forest fragments. Pp. 136–145 in Bierregaard, R. O., Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. (eds.). *Lessons from Amazonia: ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven.

- Benitez, J.M. (2006). Effect of Low Vegetation on the Recruitment of Plants in Successional Habitat Types 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 38(2), 171-182.
- Benjamín, J. A., & Maser, O. (2001). Captura de carbono ante el cambio climático. *Madera y bosques*, 7(1), 3-12.
- Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, T. A., Aragão, L. E. O. C., De Camargo, P. B., Cerri, C. E., ... & Barlow, J. (2014). A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global change biology*, 20(12), 3713-3726.
- Best LB, Bergin TM, Freemark KE. 2001. Influence of landscape composition on bird use of rowcrop fields. *J. Wildl. Manage.* 65:442–49
- Bloomfield, G. (2012). Introducción a la perturbación, regeneración y sucesión de bosques tropicales. *Environmental Leadership & Training Initiative*.
- Botequilha, A. L., & Ahern, J. (2002). Applying landscape ecological concepts and metrics in sustainable landscape planning. *Landscape and urban planning*, 59(2), 65-93.
- Botequilha, A. L., Miller, J., Ahern, J., & McGarigal, K. (2012). *Measuring landscapes: A planner's handbook*. Island press.
- Braschler, B., Zschokke, S., Dolt, C., Thommen, G. H., Oggier, P., & Baur, B. (2004). Grain-dependent relationships between plant productivity and invertebrate species richness and biomass in calcareous grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 5(1), 15-24.
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., ... & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of ecology*, 18-34.
- Brown, S. (1997). Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer (Vol. 134). *Food & Agriculture Org.*
- Callaway, R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer Science & Business Media.
- Capers, R. S., Chazdon, R. L., Brenes, A. R., & Alvarado, B. V. (2005). Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*, 93(6), 1071-1084.
- Carlo, T. A., & Morales, J. M. (2016). Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology*, 97(7), 1819-1831.
- Carreiras, J.M., Jones, J., Lucas, R.M., Shimabukuro, Y.E., 2017. Mapping major land cover types and retrieving the age of secondary forests in the Brazilian Amazon by combining single-date optical and radar remote sensing data. *Remote Sens. Environ.* 194, 16–32.
- Carvajal, M., Mota, C., Alcaraz-López, C., Iglesias, M., & Martínez-Ballesta, M. C. (2014). Investigación sobre la absorción de CO₂ por los cultivos más representativos. Accessed Nov.
- Cecon, E., Huante, P., & Rincón, E. (2006). Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian archives of Biology and Technology*, 49(2), 305-312.
- Cecon, E., Olmsted, I., Vázquez-Yanes, C., & Campo-Alves, J. (2002). Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia*, 36(5), 621-631.
- Chaplin-Kramer, R., Ramler, I., Sharp, R., Haddad, N. M., Gerber, J. S., West, P. C., ... & King, H. (2015). Degradation in carbon stocks near tropical forest edges. *Nature communications*, 6(1), 1-6.

- Chase, J. M., & Knight, T. M. (2013). Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. *Ecology letters*, 16, 17-26.
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *science*, 320(5882), 1458-1460.
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. *Tropical forest community ecology*, 10(32), 384-409.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth*. In *Second Growth*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., & Montgomery, R. A. (2002). La adquisición de carbono en las plantas. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Tecnología de Costa Rica.
- Chazdon, R. L., Chao, A., Colwell, R. K., Lin, S. Y., Norden, N., Letcher, S. G., ... & Arroyo, J. P. (2011). A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology*, 92(6), 1332-1343.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., y 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(1478), 273-289.
- Chen, J., Franklin, J. F., & Spies, T. A. (1992). Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological applications*, 2(4), 387-396.
- Chuvieco, E. (2016). *Fundamentals of satellite remote sensing: An environmental approach*. CRC press.
- Clark KR y Gorley RN (2015) *PRIMER v7: user manual/tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, p 296
- Clark, D. B., & Clark, D. A. (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest ecology and management*, 137(1-3), 185-198.
- Clark, D.A. Brown, S. Kicklighter, D. W. Chambers, J. Q. Thomlinson, J. R. Y Ni, J. (2001). Measuring Net Primary Production in Forests. *Concepts and field methods*. *Ecological Applications*. 11(2), pp 371-384.
- Claire, A. J.H., Serrudo, V., Blanco, L., Echazu, Y. C., Flores-Mendez, D. N., Aguirre, E., ... & Pacheco, L. F. Seed dispersal syndromes frequency in an altitudinal gradient from an inter-Andean Bolivian valley.
- Cock, M. C. (2018). Balance facilitación-competencia entre plantas a lo largo de gradientes de estrés biótico y abiótico.
- Corona, R.O.N., Mendoza, A.V.P., y Campo, J. (2021). Assessment of above-ground biomass and carbon loss from a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Environmental Management*, 282, 111973.
- Cudney, S.J., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., y Toledo-Aceves, T. (2021). Scale Dependency of Arboreal Mammals' Responses to Landscape Spatial Changes in a Fragmented Rainforest.
- Cudney-Valenzuela, S. J., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., & Toledo-Aceves, T. (2022). What determines the scale of landscape effect on tropical arboreal mammals?. *Landscape Ecology*, 37(6), 1497-1507.
- Cueto, V. R. (2006). Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *El hornero*, 21(1), 1-13.
- Cushman, S. A., McGarigal, K., & Neel, M. C. (2008). Parsimony in landscape metrics: strength, universality, and consistency. *Ecological indicators*, 8(5), 691-703.

- Cushman, S. A., y McGarigal, K. (2002). Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology*, 17(7), 637-646.
- d'Albertas, F., Costa, K., Romitelli, I., Barbosa, J. M., Vieira, S. A., & Metzger, J. P. (2018). Lack of evidence of edge age and additive edge effects on carbon stocks in a tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 407, 57-65.
- Daniels, A. E., Painter, K., & Southworth, J. (2008). Milpa imprint on the tropical dry forest landscape in Yucatan, Mexico: Remote sensing & field measurement of edge vegetation. *Agriculture, ecosystems & environment*, 123(4), 293-304.
- De Blois, S., Domon, G., & Bouchard, A. (2002). Landscape issues in plant ecology. *Ecography*, 25(2), 244-256.
- Derroire, G., Balvanera, P., Castellanos-Castro, C., Decocq, G., Kennard, D. K., Lebrija-Trejos, E., ... & Healey, J. R. (2016). Resilience of tropical dry forests—a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos*, 125(10), 1386-1397.
- Díaz-Franco, R. (2007). Determinación de ecuaciones alométricas para estimar biomasa y carbono en *Pinus patula* Schl. et Cham. *Madera bosques*, 25-34.
- Dietze, M. C., y Clark, J. S. (2008). Changing the gap dynamics paradigm: vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs*, 78(3), 331-347.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., y Ceballos, G. (2011). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Island Press.
- Doreen, G., Roschewitz, I., Tschardtke, T., & Thies, C. (2006). Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological applications*, 16(5), 2011-2021.
- Dorren, L. K., Maier, B., & Seijmonsbergen, A. C. (2003). Improved Landsat-based forest mapping in steep mountainous terrain using object-based classification. *Forest Ecology and Management*, 183(1-3), 31-46.
- Dronova, I. (2017). Environmental heterogeneity as a bridge between ecosystem service and visual quality objectives in management, planning and design. *Landscape and Urban Planning*, 163, 90-106.
- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequién-Abarca, E., ... & May-Pat, F. (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44(2), 151-162.
- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequién-Abarca, E., ... & May-Pat, F. (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44(2), 151-162.
- Eaton, J.M., Lawrence, D., 2009. Loss of carbon sequestration potential after several decades of shifting cultivation in the Southern Yucatán. *For. Ecol. Manage.* 258 (6), 949–958.
- Eastmond, A., & de Fuentes, A. G. (2006). Impacto de los sistemas agropecuarios sobre la biodiversidad. *Ganadería*, 75, 20-9.
- Echeverría, C., Newton, A. C., Lara, A., Benayas, J. M. R., & Coomes, D. A. (2007). Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 426-439.

- Edwards, D. P., Massam, M. R., Haugaasen, T., & Gilroy, J. J. (2017). Tropical secondary forest regeneration conserves high levels of avian phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 209, 432-439.
- Ellis, E. A., Romero Montero, A., & Hernández Gómez, I. U. (2015). Evaluación y mapeo de los determinantes de deforestación en la Península Yucatán. Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID), The Nature Conservancy (TNC), Alianza México REDD+, México, Distrito Federal.
- Espinosa, C. I., De la Cruz, M., Luzuriaga, A. L., y Escudero, A. (2012). Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas*, 21(1-2).
- Ewel, J. (1980). Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 2-7.
- FAO. 2010. Global resources assessment 2010 – main report. FAO Forestry Paper No. 163. Rome (also available at www.fao.org/docrep/013/i1757e/i1757e.pdf).
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 1-23.
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 1-23.
- Fahrig, L. (2019). Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global Ecology and Biogeography*, 28(1), 33-41.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., ... & Watling, J. I. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity?. *Biological Conservation*, 230, 179-186.
- Figueroa-Navarro, C. M., Ángeles-Pérez, G., Velázquez-Martínez, A., & Santos-Posadas, H. M. D. L. (2010). Estimación de la biomasa en un bosque bajo manejo de *Pinus patula* Schltdl. et Cham. en Zacualtipán, Hidalgo. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 1(1), 105-112.
- Fine, P. V., Ree, R. H., & Burnham, R. J. (2009). The disparity in tree species richness among tropical, temperate and boreal biomes: the geographic area and age hypothesis. *Tropical forest community ecology*, 31-45.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in ecology & evolution*, 11(3), 119-124.
- Fischer, J., Stott, J. y Law, B. (2010) The disproportionate value of scattered trees. *Biol Conserv* 143, 1564–1567.
- Foody, G. M., Cutler, M. E., McMorrow, J., Pelz, D., Tangki, H., Boyd, D. S., & Douglas, I. A. N. (2001). Mapping the biomass of Bornean tropical rain forest from remotely sensed data. *Global Ecology and Biogeography*, 10(4), 379-387.
- Forman, R.T.T. and Godron, M. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York
- Gallardo-Cruz, J. A., Hernández-Stefanoni, J. L., Moser, D., Martínez-Yrizar, A., Llobet, S., & Meave, J. A. (2018). Relating species richness to the structure of continuous landscapes: alternative methodological approaches. *Ecosphere*, 9(5), e02189.
- Fujiki, S., Okada, K.I., Nishio, S., Kitayama, K., 2016. Estimation of the stand ages of tropical secondary forests after shifting cultivation based on the combination of WorldView-2 and time-series Landsat images. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 119, 280–293.

- García, D. (2008). El concepto de escala y su importancia en el análisis espacial. In *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones* (pp. 35-73). Dykinson.
- Gause, G. F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79(2036), 16-17.
- George-Chacón, S. P., Mas, J. F., Dupuy, J. M., Castillo-Santiago, M. A., & Hernández-Stefanoni, J. L. (2021). Mapping the spatial distribution of stand age and aboveground biomass from Landsat time series analyses of forest cover loss in tropical dry forests. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*.
- Gibbs JP. 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations *Biol. Conserv.* 100:15–20
- Gibson, C. C., Ostrom, E., & Ahn, T. K. (2000). The concept of scale and the human dimensions of global change: a survey. *Ecological economics*, 32(2), 217-239.
- Giladi, I., Ziv, Y., May, F., & Jeltsch, F. 2011. Scale-dependent determinants of plant species richness in a semi-arid fragmented agro-ecosystem. *Journal of vegetation Science* 22:983-996. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01309.x>
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, 4(4), 379-391.
- González-Cruz, G., García-Frapolli, E., Casas, Fernández A., Dupuy Rada, J.M., 2015. Responding to disturbances: lessons from a Mayan social-ecological system. *Int. J. Commons* 9, 831–850.
- Granados, C., Serrano, D., & García-Romero, A. (2014). Efecto de borde en la composición y en la estructura de los bosques templados. *Sierra de Monte-Alto, Centro de México. Caldasia*, 36(2), 269-287.
- Griscom, H. P., Connelly, A. B., Ashton, M. S., Wishnie, M. H., y Deago, J. (2011). The structure and composition of a tropical dry forest landscape after land clearance; Azuero Peninsula, Panama. *Journal of Sustainable Forestry*, 30(8), 756-774.
- Griscom, H. P., y Ashton, M. S. (2011). Restoration of dry tropical forests in Central America: a review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1564-1579.
- Guerra, F.M., García, A.R., Cruz, A.M., y Osorio, L.O. (2019). Regional analysis of indirect factors affecting the recovery, degradation and deforestation in the tropical dry forests of Oaxaca, Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 40(3), 387-409.
- Guyot, J. (2011). Estimation du stock de carbone dans la végétation des humides de la Péninsule du Yucatan. *Memoire de fin d'études*. (Tesis de licenciatura no publicada). Agroparis Tech- El Colegio de la Frontera Sur.
- Guzmán, J., y Flórez, A. C. (2019). Fragmentación del paisaje empleando análisis multitemporal de imágenes de satélite Landsat TM y ETM+ en el municipio de Montelíbano, Córdoba-Colombia. *Gestión y Ambiente*, 22(1), 31-41.
- Haddad, N. M. et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. – *Sci. Adv.* 1: E1500052.
- Hanberry, B. B. (2015). Defining heterogeneity as a second level of variation. *Web Ecology*, 15(1), 25-28.

- Hartter, J., Lucas, C., Gaughan, A. E., & Aranda, L. L. (2008). Detecting tropical dry forest succession in a shifting cultivation mosaic of the Yucatán Peninsula, Mexico. *Applied Geography*, 28(2), 134-149.
- Henry, M., Besnard, A., Asante, W. A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., ... & Saint-André, L. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(8), 1375-1388.
- Hernandez-Stefanoni, J. L. (2005). Relationships between landscape patterns and species richness of trees, shrubs and vines in a tropical forest. *Plant Ecology*, 179(1), 53-65.
- Hernández-Stefanoni, J. L., & Dupuy, J. M. (2008). Effects of landscape patterns on species density and abundance of trees in a tropical subdeciduous forest of the Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 255(11), 3797-3805.
- Hernandez-Stefanoni, J. L., & Ponce-Hernandez, R. (2006). Mapping the spatial variability of plant diversity in a tropical forest: comparison of spatial interpolation methods. *Environmental Monitoring and Assessment*, 117(1), 307-334.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Castillo-Santiago, M. Á., Mas, J. F., Wheeler, C. E., Andres-Mauricio, J., Tun-Dzul, F., ... & Dupuy, J. M. (2020). Improving aboveground biomass maps of tropical dry forests by integrating LiDAR, ALOS PALSAR, climate and field data. *Carbon balance and management*, 15(1), 1-17.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J. M., Johnson, K. D., Birdsey, R., Tun-Dzul, F., Peduzzi, A., ... & López-Merlín, D. (2014). Improving species diversity and biomass estimates of tropical dry forests using airborne LiDAR. *Remote Sensing*, 6(6), 4741-4763.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J. M., Tun-Dzul, F., & May-Pat, F. (2011). Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology*, 26(3), 355-370.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., Rocchini, D., Bello-Pineda, J., & López-Martínez, J. O. (2012). Modeling α - and β -diversity in a tropical forest from remotely sensed and spatial data. *International journal of applied earth observation and geoinformation*, 19, 359-368.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Reyes-Palomeque, G., Castillo-Santiago, M. Á., George-Chacón, S. P., Huechacona-Ruiz, A. H., Tun-Dzul, F., ... & Dupuy, J. M. (2018). Effects of sample plot size and GPS location errors on aboveground biomass estimates from LiDAR in tropical dry forests. *Remote Sensing*, 10(10), 1586.
- Herse, M. R., With, K. A., & Boyle, W. A. (2018). The importance of core habitat for a threatened species in changing landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 55(5), 2241-2252.
- Hesselbarth, M. H., Nowosad, J., Signer, J., & Graham, L. J. (2019). Open-source tools in R for landscape ecology. *Current Landscape Ecology Reports*, 6(3), 97-111.
- Hill, J. L., & Curran, P. J. (2003). Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of biogeography*, 30(9), 1391-1403.
- Houghton, R. A., Hall, F., & Goetz, S. J. (2009). Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114(G2).
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B., & Jaramillo, V. J. (1999). Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology*, 80(6), 1892-1907.

- Hutchings, M. J., & John, E. A. (2004). The effects of environmental heterogeneity on root growth and root/shoot partitioning. *Annals of Botany*, 94(1), 1-8.
- Hutchinson, G. E. 1978. An introduction to population biology. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Population studies: animal ecology and demography. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427.
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale?. *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 52-63.
- Jackson, H.B., y Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale?. *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 52-63.
- Comprehensive Review on Pixel Oriented and Object Oriented Methods for Information Extraction from
- Jawak, S.D., Luis, A.J., Panditrao, S.N., Khopkar, P.S. y Jadhav, P.S. (2013) Advancement in Landcover Classification Using Very High Resolution Remotely Sensed 8-Band WorldView-2 Satellite Data. *International Journal of Earth Sciences and Engineering*, 6, 1742-1749.
- Jawak, S.D. y Luis, A.J. (2011) Applications of WorldView-2 Satellite Data for Extraction of Polar Spatial Information and DEM of Larsemann Hills, East Antarctica. *International Conference on Fuzzy Systems and Neural Computing (FSNC 2011)*, Hong Kong, 20-21 February 2011, Vol. 3, 148-151.
- Jim, O., Jeff, W., Daniel, T., y Ollivier, G. (2014). Tropical Dry Forest Under Threat & Under-Researched. <http://www.cifor.org/publications>
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Borcard, D., Legendre, P., Clark, D. B., & Olivas, P. C. (2008). Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155(3), 593-604.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Calvo-Alvarado, J. C., Quesada, M., Rivard, B., y Janzen, D. H. (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest ecology and management*, 200(1-3), 227-247.
- Karlson, M., Ostwald, M., Reese, H., Bazié, H. R., & Tankoano, B. (2016). Assessing the potential of multi-seasonal WorldView-2 imagery for mapping West African agroforestry tree species. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 50, 80-88.
- Kattan, G., Naranjo, L. G., & PARA, H. (2008). Regiones biodiversas. Herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas. WCS, Colombia.
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., ... & Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology letters*, 10(4), 299-314.
- Lamb, D., P.D. Erksine, y J.A. Parotta, 2005. "Restoration of tropical forest landscapes". *Science*, 310: 1628–1632.
- Lara-Ponce, E., Valdés-Vega, J. L., Medina-Torres, S. M., & Martínez-Ruíz, R. (2017). Situación de la agricultura de mayos y mestizos del Norte de Sinaloa, México. *Agricultura, sociedad y desarrollo*, 14(4), 577-597.
- Lasso, N. L. (2015). La facilitación como un mecanismo que incrementa la diversidad vegetal en ambientes extremos. *Intropica*, 93-99.

- Laumonier, Y., Edin, A., Kanninen, M., & Munandar, A. W. (2010). Landscape-scale variation in the structure and biomass of the hill dipterocarp forest of Sumatra: Implications for carbon stock assessments. *Forest ecology and management*, 259(3), 505-513.
- Laurance WF, Vasconcelos HL, Lovejoy TE (2000) Forest loss and fragmentation in the Amazon: implications for wildlife conservation. *Oryx* 34:39–45
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., & Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422-431.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., & Bongers, F. (2011). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., y Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F., y Poorter, L. (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91(2), 386-398.
- Linares, R.P., Oliveira-Filho, A. T., y Pennington, R. T. (2011). Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. In *Seasonally dry tropical forests* (pp. 3-21). Island Press, Washington, DC.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. (2015). Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96(5), 1242-1252.
- López-Jiménez, L. N., Durán-García, R., y Dupuy-Rada, J. M. (2019). Recuperación de la estructura, diversidad y composición de una selva mediana subperennifolia en Yucatán, México. *Madera y bosques*, 25(1).
- López-Martínez, J. O., Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J. M., & Meave, J. A. (2013). Partitioning the variation of woody plant β -diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 24(1), 33-45.
- Lucas, R.M., Honzak, M., Curran, P.J., Foody, G.M., Milne, R., Brown, T., Amaral, S., 2000. Mapping the regional extent of tropical forest regeneration stages in the Brazilian Legal Amazon using NOAA AVHRR data. *Int. J. Remote Sens.* 21, 2855–2881.
- Lumley, T., & Lumley, M. T. (2013). Package 'leaps'. Regression subset selection. Thomas Lumley Based on Fortran Code by Alan Miller. Available online: <http://CRAN.R-project.org/package=leaps> (Accessed on 18 March 2018).
- Lustig, A., Stouffer, D. B., Doscher, C., & Worner, S. P. (2017). Landscape metrics as a framework to measure the effect of landscape structure on the spread of invasive insect species. *Landscape Ecology*, 32(12), 2311-2325.
- Lustig, A., Stouffer, D. B., Roigé, M., & Worner, S. P. (2015). Towards more predictable and consistent landscape metrics across spatial scales. *Ecological Indicators*, 57, 11-21.
- Ma, S., Wang, X., Miao, W. et al. 2021. Relative influence of environmental, stand factors and functional traits on allocation of forest productivity during the restoration of subtropical forests in central China. *Forest Ecology and Management* 482:118814. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118814>

- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V., García F., Martínez, A., Cotler, H., Lopez, J., Perez, A., Burquez, A., Tinoco, C., Cebollas, G., Barraza, L., Ayala, R. y Sarukhán, J. (2005). Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and society*, 10(1).
- MacFadyen, S., Hui, C., Verburg, P. H., & Van Teeffelen, A. J. (2016). Quantifying spatiotemporal drivers of environmental heterogeneity in Kruger National Park, South Africa. *Landscape Ecology*, 31(9), 2013-2029.
- Maestre, F. T., Valladares, F., & Reynolds, J. F. (2006). The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant–plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology*, 94(1), 17-22.
- Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Meyer, L., Martins, S.V. & Meira-Neto, J.A.A. (2015) Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, 24, 2305–2318.
- Magurran, A. E. (1998). Measuring richness and evenness. *Trends in ecology & evolution*, 13(4), 165-166.
- Magurran, A. E. (2003). *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons.
- Mariaca, M. R. (2015). La milpa Maya yucateca en el siglo XVI: evidencias etnohistóricas y conjeturas. *Etnobiología*, 13 (1), 1-25.
- Martin, A. E. (2018). The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports*, 3(1), 23-33.
- Martin, A.E. (2018). The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports*, 3(1), 23-33.
- Martínez, M.R., y García, X.O. (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, (80), 69-84.
- Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Villa, F. A., Mora, F., Maass, J. M., y Méndez, S. M. V. (2018). Effects of long-term inter-annual rainfall variation on the dynamics of regenerative communities during the old-field succession of a neotropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 426, 91-100.
- Martinez-Yrizar, A., Sarukhan, J., Perez-Jimenez, A., Rincon, E., Maass, J. M., Solis-Magallanes, A., & Cervantes, L. (1992). Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 8(1), 87-96.
- Matteucci, S. D. (2006). *Ecología de Paisajes. Filosofía, conceptos y métodos. Crecimiento urbano y sus consecuencias sobre el entorno rural. El caso de la ecorregión pampeana*, 1-12.
- Mayle, F.E. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest hypothesis in the light of palaeoecological and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science* 19: 713–20.
- Maza-Villalobos, S. (2012). TESIS (Doctoral dissertation, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO).
- McGarigal K., Cushman S.A., Neel M.C. and Ene E. 2002. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst, Massachusetts, USA.

- Meave, J. A., Romero-Romero, M. A., Salas-Morales, S. H., Pérez-García, E. A., y Gallardo-Cruz, J. A. (2012). Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*, 21(1-2).
- Méndez-González, J., Luckie-Navarrete, S. L., Capó-Arteaga, M. Á., & Nájera-Luna, J. A. (2011). Ecuaciones alométricas y estimación de incrementos en biomasa aérea y carbono en una plantación mixta de *Pinus devoniana* Lindl. y *P. pseudostrobus* Lindl., en Guanajuato, México. *Agrociencia*, 45(4), 479-491.
- Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E., & Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species?. *Landscape ecology*, 31(6), 1177-1194.
- Miles, L., A.C. Newton, R.S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, and J.E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491–505.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of biogeography*, 33(3), 491-505.
- Miranda, E. A.P. (2014). Comparación de la estructura y composición de la vegetación en dos paisajes con bosques tropicales seco de la península de Yucatán (Doctoral dissertation, Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, CICY).
- Mitchard, E. T. (2018). The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature*, 559(7715), 527-534.
- Mittelbach, G. G., & McGill, B. J. (2019). *Community ecology*. Oxford University Press.
- Monedero, C., & Gutiérrez, M. (2001). Análisis cuantitativo de los patrones espaciales de la cobertura vegetal en el geosistema montañoso tropical El Ávila. *Ecotrópicos*, 14(1), 19-30.
- Morales, L. A. D. (2018). Heterogeneidad del paisaje y diversidad de especies arbóreas en un boque tropical. Desarrollo y validación de una propuesta metodológica. *Ecosistemas*, 27(1), 105-115.
- Moreira, E.F., Boscolo, D., & Viana, B.F. 2015. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PloS one* 10:e0123628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Moreno, C. E. (2000). Métodos para medir la biodiversidad. Volumen 1. Manuales y tesis SEA.
- Morláns, M. C. (2005). *Introducción a la Ecología del Paisaje*. Área ecológica. Catamarca: Editorial Científica Universitaria, Universidad Nacional de Catamarca.
- Murphy, P.G., y Lugo, A.E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1), 67-88.
- Murmu, S., y Biswas, S. (2015). Application of fuzzy logic and neural network in crop classification: a review. *Aquatic Procedia*, 4, 1203-1210.
- Nagendra, H., & Rocchini, D. (2008). High resolution satellite imagery for tropical biodiversity studies: the devil is in the detail. *Biodiversity and conservation*, 17(14), 3431-3442.
- Návar, J., Méndez, E., Nájera, A., Graciano, J., Dale, V., & Parresol, B. (2004). Biomass equations for shrub species of Tamaulipan thornscrub of North-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 59(4), 657-674.
- Navarro, J. A., Goberna, M., & Verdu, M. (2019). La facilitación entre plantas como herramienta de restauración de diversidad y funciones ecosistémicas. *Ecosistemas*, 28(2), 20-31.

- Navarro-Cerrillo, R. M., González-Ferreiro, E., García-Gutiérrez, J., Ruiz, C. J. C., & Hernández-Clemente, R. (2017). Impact of plot size and model selection on forest biomass estimation using airborne LiDAR: A case study of pine plantations in southern Spain. *Journal of Forest Science*, 63(2), 88-97.
- Nicasio-Arzeta, S., Zermeño-Hernández, I. E., Maza-Villalobos, S., & Benítez-Malvido, J. (2021). Landscape structure shapes the diversity of tree seedlings at multiple spatial scales in a fragmented tropical rainforest. *PloS one*, 16(7), e0253284.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120(3), 321-326.
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J., & Crisci, J. V. (2020). Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R.
- Phillips, O. L., Rose, S., Mendoza, A. M., & Vargas, P. N. (2006). Resilience of southwestern Amazon forests to anthropogenic edge effects. *Conservation biology*, 20(6), 1698-1710.
- Pickett, S. T., Cadenasso, M. L., & Meiners, S. J. (2005). Vegetation dynamics. *Vegetation ecology*, 172-198.
- Plexida, S. G., Sfougaris, A. I., Ispikoudis, I. P., & Papanastasis, V. P. (2014). Selecting landscape metrics as indicators of spatial heterogeneity—A comparison among Greek landscapes. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 26, 26-35.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda-Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukilo, V., Brancalion, P., Broadbent, N., Chazdon, L., Craven, D., Almeida, J., Cabral, G., Jong, B., Denslow, J., Dent, H., De Walt, S., Dupuy, J.M., Durán, S., Espírito-Santo, M., Fandino, M., César, R., Hall J., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac, C., Junqueira, A., Kennard, D., Letcher, S., Licona, J., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunez, Y., Ochoa, S., Oliveira, A., Orihuela, E., Peña, Claros, M., Pérez, E., Piotta, D., Powers, J., Rodríguez, J., Romero, E., Ruiz, J., Saldarriaga, J., Sanchez Azoifeifa, A., Schwartz, N., Steininger, M., Swenson, N., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M. Vester, H., Vicentini, Al., Vieira, I., Vizcarra, T., Williamson, B. y Rozendaal, D. (2016) Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530(7589), 211-214.
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., ... & Peña-Claros, M. (2015). Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1314-1328.
- Portillo-Quintero, C. A., y Sánchez-Azoifeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological conservation*, 143(1), 144-155.
- Portillo-Quintero, C., Sanchez-Azoifeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., y do Espirito Santo, M.M. (2015). The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Regional Environmental Change*, 15(6), 1039-1049.
- Puc-Kauil, R., Ángeles-Pérez, G., Valdéz-Lazalde, J. R., Reyes-Hernández, V. J., Dupuy-Rada, J. M., Schneider, L., ... & García-Cuevas, X. (2020). Allometric equations to estimate above-ground biomass of small-diameter mixed tree species in secondary tropical forests. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 13(3), 165.
- Quesada, M., G. A. Sanchez-Azoifeifa, M. Alvarez-Añorve, K.E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon,

- M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L. P. C. Morellato, J. S. Powers, F.D. S. Neves, V. Rosas Guerrero, R. Sayago and G. Sanchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *For. Ecol. Manage.* 258: 1014–1024.
- Ramírez, G.R, Dupuy Rada, J. M., Ramírez y Avilés, L., & Solorio Sánchez, F. J. (2017). Evaluación de ecuaciones alométricas de biomasa epigea en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán. *Madera y bosques*, 23(2), 163-179.
- Requena, D.S., Rozendaal, D. M., De Sy, V., Phillips, O. L., Alvarez-Dávila, E., Anderson-Teixeira, K., Araujo, A., Arroyo, L., Baker, T., Bongers, F., Brienen, R., Carter, S., Cook, S., Feldpausch, Ted., Griscom, B., Harris, N., Herault, B., Honorio, E., Leavit, S., Lewis, S., Marimon, B., Monteagudo, A., Kassi, J., N'Guessan, A., Poorter, L., Qie, L., Rutishauper, E., Sist, P., Sonke, B., Sillivan, M., Vilanova, E., Wang, M., Martius, C. y Herold, M. (2019). Estimating aboveground net biomass change for tropical and subtropical forests: Refinement of IPCC default rates using forest plot data. *Global change biology*, 25(11), 3609-3624.
- Reyes-Palomeque, G., Dupuy, J. M., Johnson, K. D., Castillo-Santiago, M. A., & Hernández-Stefanoni, J. L. (2019). Combining LiDAR data and airborne imagery of very high resolution to improve aboveground biomass estimates in tropical dry forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 92(5), 599-615.
- Rivarola, M. D. (2018). Protected Areas: When Good Intentions are not Enough.
- Rocchini, D. (2007). Effects of spatial and spectral resolution in estimating ecosystem α -diversity by satellite imagery. *Remote sensing of Environment*, 111(4), 423-434.
- Rocchini, D., Balkenhol, N., Carter, G. A., Foody, G. M., Gillespie, T. W., He, K. S., ... & Neteler, M. (2010). Remotely sensed spectral heterogeneity as a proxy of species diversity: recent advances and open challenges. *Ecological Informatics*, 5(5), 318-329.
- Rocchini, D., Hernández-Stefanoni, J. L., & He, K. S. (2015). Advancing species diversity estimate by remotely sensed proxies: a conceptual review. *Ecological informatics*, 25, 22-28.
- Rocha-Santos, L., Pessoa, M. S., Cassano, C. R., Talora, D. C., Orihuela, R. L., Mariano-Neto, E., ... & Cazetta, E. (2016). The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biological Conservation*, 196, 1-9.
- Rozendaal, D. M., & Chazdon, R. L. (2015). Demographic drivers of tree biomass change during secondary succession in northeastern Costa Rica. *Ecological Applications*, 25(2), 506-516.
- Rozendaal D. M. A., N. Ascarrunz, F. Bongers, T. M. Aide, E. Alvarez-Dávila, P. H. S. Brancalion, P. Balvanera, J. M. Becknell, T. V. Bents, R. G. César, G. A. L. Cabral, S. Calvo-Rodriguez, J. Chave, J. S. Almeida-Cortez, R. L. Chazdon, R. Condit, J. S. Dallinga, D. H. Dent, B. de Jong, A. de Oliveira, J. S. Denslow, M. M. Espírito-Santo, Saara J. DeWalt, J. M. Dupuy, S. M. Durán, L. P. Dutrieux, H. García, M. C. Fandino, G. W. Fernandes, B. Finegan, J. L. Hernández-Stefanoni, M. Martínez-Ramos, J. C. Licona, E. Lebrija-Trejos, E. Marín-Spiotta, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. C. G. Mesquita, N. Norden, F. Mora, S. C. Müller, R. Muñoz, S. N. Oliveira Neto, R. Ostertag, Y. R. F. Nunes, S. OchoaGaona, E. Ortiz-Malavassi, J. S. Powers, M. Peña-Claros, E. A. Pérez-García, D. Piotto, J. Rodríguez-Velázquez, J. Aguilar-Cano, S. Rodríguez-Buritica, A. Sanchez-Azofeifa, M. A. Romero-Romero, J. Ruíz, W. W. Thomas, A. Silva de Almeida, W. L. Silver, N. B. Schwartz, M. van Breugel, M. Toledo, M. Uriarte, E. V. S. Sampaio, M. D. M. Veloso, H. van der Wal, Sebastião Venâncio Martins, G. B. Williamson, H. F. M. Vester, A. Vicentini, I. C. G. Vieira, P. Villa, K. J. Zanini, J. Zimmerman,

- L. Poorter, 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5: eaau3114. DOI: 10.1126/sciadv.aau3114.
- Rutledge, D. T. (2003). Landscape indices as measures of the effects of fragmentation: can pattern reflect process?. *DOC Science internal series*
- Saénez, I. P. (2020). Dinámica estacional y sucesional de especies leñosas en un bosque tropical seco en Yucatán (Doctoral dissertation, Centro de Investigación Científica de Yucatán).
- Sanaei, A., Granzow-de la Cerda, Í., & Cayuela, L. (2018). Grain size affects the relationship between species richness and above-ground biomass in semi-arid rangelands. *Plant Ecology & Diversity*, 11(4), 489-499.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., Jordano, P., Meave, J. A., & Martínez-Ramos, M. (2019). The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both response variables and landscape predictor. *Landscape Ecology*, 34(5), 1069-1080.
- Schneider, D. C. (1994). *Quantitative ecology: spatial and temporal scaling*. Elsevier.
- Sfair, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., & Tabarelli, M. (2016). Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological applications*, 26(6), 1816-1826.
- Terán, S., y Heilskov, C.R. 1994. La milpa de los mayas. La agricultura de los mayas prehispánicos y actuales en el noreste de Yucatán. Mérida, Yucatán. UNAM
- Silva, C. H., Aragão, L. E., Fonseca, M. G., Almeida, C. T., Vedovato, L. B., & Anderson, L. O. (2018). Deforestation-induced fragmentation increases forest fire occurrence in central Brazilian Amazonia. *Forests*, 9(6), 305.
- Silva, F. M.A., & Návar, J. D. J.C. (2009). Estimación de factores de expansión de carbono en comunidades forestales templadas del norte de Durango, México. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 15(2), 155-163.
- Smith, T. M., & Smith, R. L. (2007). *Ecología*. Pearson Educación.
- Somerfield, P. J. (2008). Identification of the Bray-Curtis similarity index: Comment on Yoshioka (2008). *Marine Ecology Progress Series*, 372, 303-306.
- Sonco Suri, R. (2013). Estudio de la diversidad alfa (α) y beta (β) en tres localidades del bosque montano en la región de Madidi, La Paz-Bolivia (Doctoral dissertation).
- Stan, K., & Sanchez-Azofeifa, A. (2019). Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests*, 10(5), 443.
- Steffan I, Münzenberg U, Bürger C, Thies C, Tscharncke T. 2002. Scaledependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421–32
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*, 17(7), 866-880.
- Steur, G., Verburg, R.W., Wassen, M.J. et al. 2020. Shedding light on relationships between plant diversity and tropical forest ecosystem services across spatial scales and plot sizes. *Ecosystem Services* 43:101107. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101107>.
- Sun, C., Cao, S., Sanchez-Azofeifa, G.A., 2019. Mapping tropical dry forest age using airborne waveform LiDAR and hyperspectral metrics. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 83, 101908.
- Sunderland, T., Apgaua, D., Baldauf, C., Blackie, R., Colfer, C., Cunningham, A. B., Dexter, K., Djoudi, H., Gauter, D., Gumbo, D., Ickowitz, A., Kassa, H., Parthasarathy, N., Pennington, R.T., Paumgarten, F. Pulla, S., Sola, P., Tng, D., Waeber, P. y Wilmé, L. (2015). Global dry forests: a prologue. *International Forestry Review*, 17(2), 1-9.

- Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. (2010). Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 21(4), 796-801.
- Tomimatsu, H., & Ohara, M. (2004). Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation*, 117(5), 509-519.
- Torres, R., & Momsen, J. (2005). Planned tourism development in Quintana Roo, Mexico: Engine for regional development or prescription for inequitable growth?. *Current Issues in Tourism*, 8(4), 259-285.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173-181.
- Trejo, I. (2015). BOSQUES TROPICAIS SECOS. OKARA: Geografia em debate, 261-274.
- Trucíos, R.C., Rivera, M.G., Delgado, G.R., Estrada, J.A., y Cerano, J.A. (2013). Análisis sobre cambio de uso de suelo en dos escalas de trabajo. *Terra Latinoamericana*, 31(4), 339-346.
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecol. Appl.* 12:354–63
- Turner li, B. L., Villar, S. C., Foster, D., Geoghegan, J., Keys, E., Klepeis, P., ... & Vance, C. (2001). Deforestation in the southern Yucatán peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology and Management*, 154(3), 353-370.
- Turner, M. G., & Gardner, R. H. (2015). Landscape metrics. In *Landscape Ecology in Theory and Practice* (pp. 97-142). Springer, New York, NY.
- Turner, M. G., Dale, V. H., & Gardner, R. H. (1989). Predicting across scales: theory development and testing. *Landscape ecology*, 3(3), 245-252.
- Urquiza-Haas, T., Dolman, P. M., & Peres, C. A. (2007). Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: Effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 247(1-3), 80-90.
- Uuemaa, E., Antrop, M., Roosaare, J., Marja, R., & Mander, Ü. (2009). Landscape metrics and indices: an overview of their use in landscape research. *Living reviews in landscape research*, 3(1), 1-28.
- Valdés, M.A.R. (2011). Efectos de la pérdida y fragmentación de hábitat en la ecología de poblaciones de *Primula vulgaris* L. en bosques cantábricos.
- Valverde, T. V., Meave, J.A., Carabias J.L. y Cano-Santana, Z. (2005). Ecología y medio ambiente. Pearson Educación.
- Van Bloem, S., Lugo, A. E., y Murphy, P. G. (2004). Regional Forest Types-Tropical Dry Forests.
- van Rossum G. 1995. Python tutorial, Technical Report CS-R9526, Centrum voor Wiskunde en Informatica (CWI), Amsterdam.
- Vázquez, G., Galindo-González, J., Flores-Peredo, R., Lorea-Hernández, F. G., Hernandez, V., & Morales-Mavil, J. R. (2011). La fragmentación del paisaje y la pérdida del hábitat, sus efectos sobre comunidades de murciélagos. *La biodiversidad en Veracruz, estudio del Estado*, 2, 601-609.
- Vila, J., Varga, D., Llausàs i Pascual, A., & Ribas Palom, A. (2006). Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscape ecology). Una interpretación desde la geografía. *Documents d'Anàlisi Geogràfica*, 2006, núm. 48, p. 151-166.

- Vieira, I.C.G., de Almeida, A.S., Davidson, E.A., Stone, T.A., de Carvalho, C.J.R., Guerrero, J.B., 2003. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sens. Environ.* 87 (4), 470–481.
- Villard, M.-A., & Metzger, J. P. (2014). Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, 51, 309– 318.
- Wang, X., Blanchet, F. G., & Koper, N. (2014). Measuring habitat fragmentation: an evaluation of landscape pattern metrics. *Methods in ecology and evolution*, 5(7), 634-646.
- Wang, J., Li, L., Zhang, T. et al. 2021. Optimal grain size based landscape pattern analysis for Shanghai using Landsat images from 1998 to 2017. *Polish Journal of Environmental Studies*, 30:2799-2813. <https://doi.org/10.15244/pjoes/129702>.
- Westoby, M., Rice, B., & Howell, J. 1990. Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecology* 71:1307-1315. <https://doi.org/10.2307/1938268>
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J., & Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of biogeography*, 28(4), 453-470.
- Wiegand, T., Uriarte, M., Kraft, N. J., Shen, G., Wang, X., & He, F. (2017). Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: Insights into plant community assembly processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 329-351.
- Wilson, S. D. (2000). Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, 53-69.
- Wu, J., He, C., Huang, G., & Yu, D. (2013). Urban landscape ecology: Past, present, and future. In *Landscape ecology for sustainable environment and culture* (pp. 37-53). Springer, Dordrecht.
- Xu, C., Zhao, S., & Liu, S. 2020. Spatial scaling of multiple landscape features in the conterminous United States. *Landscape Ecology* 35:223-247. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00937-1>
- Zhang, Y., Chen, H.Y., 2015. Individual size inequality links forest diversity and aboveground biomass. *J. Ecol.* 103 (5), 1245–1252.
- Zhong, B., Ma, P., Nie, A., Yang, A., Yao, Y., Lü, W., ... & Liu, Q. (2014). Land cover mapping using time series HJ-1/CCD data. *Science China Earth Sciences*, 57(8), 1790-1799.