



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**CARACTERIZACIÓN Y MODELIZACIÓN DE LOS  
PATRONES FENOLÓGICOS DE LA VEGETACIÓN EN  
BOSQUES TROPICALES SECOS DE LA PENÍNSULA  
DE YUCATÁN**

Tesis que presenta

**ASTRID HELENA HUECHACONA RUIZ**

En opción al título

**DOCTOR EN CIENCIAS**

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2021

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 **Astrid Helena Huechacona Ruiz** titulado “**Caracterización y modelización de los patrones fenológicos de la vegetación en bosques tropicales secos de la península de Yucatán**” fue realizado en los laboratorios de Sistemas de Información Geográfica y Ecología de la Unidad de Recursos Naturales, en la línea Cambio Global en Ecosistemas Neo-tropicales, del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección de los **Dres. Juan Manuel Dupuy Rada y José Luis Hernández Stefanoni**, pertenecientes al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas dentro de la opción de Recursos Naturales de este Centro.

Atentamente.



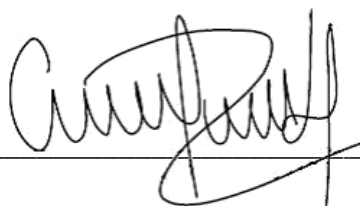
---

**Dra. Cecilia Hernandez Zepeda**  
**Directora de Docencia**

Mérida, Yucatán, México, a 29 de junio de 2021

## 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.



---

Astrid Helena Huechacona Ruiz

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, bajo la dirección de los Dres. Juan Manuel Dupuy Rada y José Luis Hernández Stefanoni.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca número 302574 otorgada mediante convenio con el Instituto Interamericano de Cooperación Agrícola (IICA) para la realización de mis estudios de Doctorado y por la beca mixta de movilidad al extranjero número 291250.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) y en especial a los investigadores de la Unidad de Recursos Naturales que hicieron parte fundamental de mi formación académica y profesional.

Al Dr. José Luis Hernández Stefanoni y al Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, directores del trabajo, por toda la confianza, paciencia y permanente motivación y colaboración para la realización y culminación de este trabajo de investigación.

A la Dra. Casandra Reyes García y a la Dra. Jennifer Powers, miembros de comité tutorial, por todo el apoyo y los valiosos aportes al desarrollo de esta investigación. Al Dr. José Luis Andrade Torres, al Dr. Gregorio Ángeles Pérez y al Dr. Jorge Omar López Martínez, miembros del comité evaluador, por su colaboración en la revisión y corrección del documento final de esta tesis.

A la Dra. Jennifer Powers y a la Dra. Naomi Schwartz por abrirme las puertas y permitir el desarrollo de mi estancia de investigación en la Universidad de Minnesota, por toda su amabilidad y por el conocimiento que me aportaron durante el desarrollo de esta.

A los técnicos de la Unidad de Recursos Naturales, especialmente a Filogonio May Pat, Fernando de Jesús Tun Dzul y Francisco Chi May por su valioso apoyo en la obtención de los datos de campo, y a Celene Marisol Espadas Manrique y a Roberth Armando Us Santamaría por su apoyo en la obtención de los datos de las estaciones meteorológicas.

A Karla Reynoso Preisser, secretaria de la Unidad de Recursos Naturales por su enorme disposición y amabilidad para apoyar y resolver todas las circunstancias y trámites administrativos que se presentan, así como por su gran carisma y valiosa amistad.

A la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic y su personal, por las facilidades brindadas durante la realización de este trabajo. Especialmente agradezco a Mario, Santos, Erik y demás personas

del ejido de Xkobenhaltún por su enorme disposición y amabilidad para el desarrollo del trabajo de campo, además de su gran amistad.

A compañeros de la Unidad de Recursos Naturales por sus aportes en los diferentes espacios de intercambio de conocimiento. Especialmente a Katya, Diana, Laura, Gabriela, Dinosca, Stephanie, Irina, Claudia, Mary, César, Irving y Lalo, quienes más que amigos se convirtieron en una extensión de mi familia y siempre estuvieron dispuestos a apoyarme incondicionalmente en todas las circunstancias.

A mi familia, por estar siempre conmigo en todos los momentos de mi vida. Mil palabras no bastarían para agradecer toda su confianza y apoyo en lo moral y en lo sentimental, fomentando en mí el deseo de superación y el anhelo de triunfo en la vida. A Iván, por su inagotable paciencia y constante apoyo.

Finalmente, este trabajo no se habría podido realizar sin la colaboración de todos aquellos que de una u otra manera hicieron parte de su culminación; resulta difícil mencionar o dar con justicia todos los créditos y méritos a quienes se lo merecen. Por tanto, quiero agradecerles a todos ellos cuanto han hecho por mí, para que este trabajo saliera adelante de la mejor forma posible.

## **DEDICATORIAS**

Más que esta Tesis de Grado, este último esfuerzo es parte esencial de mi vida y una etapa más dentro de mi formación personal y profesional. Como testimonio de agradecimiento por su comprensión y sabios consejos que hoy dan sus frutos en la culminación de esta meta, esta va dedicada:

A mi hija, por ser el motor de mi vida. Alicia: liberas mi mente de las adversidades que se presentan y me impulsas a superarme cada día.

A mis padres por darme la vida y encaminarme a perseguir y alcanzar mis sueños, por apoyarme ante cualquier adversidad, depositando su entera confianza en mí.

Y, por último, a mí misma por no dejarme vencer, ya que en ocasiones el principal obstáculo se encuentra dentro de uno.

---

---

**ÍNDICE**

<b>ÍNDICE DE FIGURAS.....</b>	<b>V</b>
<b>ÍNDICE DE TABLAS .....</b>	<b>IX</b>
<b>ABREVIATURAS.....</b>	<b>XI</b>
<b>RESUMEN .....</b>	<b>13</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>15</b>
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>CAPÍTULO I.....</b>	<b>5</b>
1.1 ANTECEDENTES GENERALES .....	5
1.1.1. FENOLOGÍA VEGETAL .....	5
1.1.2. MÉTODOS DE ESTUDIO DE LA FENOLOGÍA VEGETAL.....	6
1.1.3. USO DE LA PERCEPCIÓN REMOTA PARA EL MONITOREO DE LA FENOLOGÍA VEGETAL.....	7
1.1.4. BOSQUES TROPICALES SECOS COMO MODELO DE ESTUDIO DE LA FENOLOGÍA VEGETAL.....	11
1.1.5. PATRONES FENOLÓGICOS EN LOS BOSQUES TROPICALES SECOS .....	13
1.1.6. FACTORES QUE INFLUENCIAN LOS PATRONES FENOLÓGICOS EN LOS BOSQUES TROPICALES SECOS	16
1.1.7. EFECTO DE LA SUCESIÓN EN LA FENOLOGÍA VEGETAL DE BOSQUES TROPICALES SECOS .....	17
1.2 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	20
1.3 HIPÓTESIS .....	20
1.4 OBJETIVOS .....	22
1.4.1. OBJETIVO GENERAL .....	22
1.4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	22
1.5 ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	22



---

<b>CAPÍTULO II</b> .....	<b>25</b>
MAPPING TREE SPECIES DECIDUOUSNESS OF TROPICAL DRY FORESTS COMBINING REFLECTANCE, SPECTRAL UNMIXING, AND TEXTURE DATA FROM HIGH-RESOLUTION IMAGERY .....	25
2.1. INTRODUCTION.....	26
2.2. MATERIALS AND METHODS.....	29
2.2.1. STUDY AREA.....	29
2.2.2. FIELD DATA AND CALCULATION OF LEAFLESS TREES SPECIES .....	30
2.2.3. REMOTELY SENSED DATA AND IMAGERY PROCESSING.....	31
2.2.4. DATA ANALYSIS .....	32
2.3. RESULTS.....	34
2.3.1. PATTERNS OF TREE SPECIES DECIDUOUSNESS.....	34
2.3.2. MODELLING TREE SPECIES DECIDUOUSNESS AND MODEL VALIDATIONS.....	34
2.3.3. RELATIONSHIPS BETWEEN PREDICTOR VARIABLES AND TREE SPECIES DECIDUOUSNESS .....	35
2.3.4. VARIANCE PARTITIONING OF TREE SPECIES DECIDUOUSNESS .....	37
2.3.5. MAPPING THE SPATIAL DISTRIBUTION OF TREE SPECIES DECIDUOUSNESS AND ITS UNCERTAINTY	37
2.4. DISCUSSION .....	39
2.5. CONCLUSIONS .....	42
<b>CAPÍTULO III</b> .....	<b>43</b>
FENOLOGÍA VEGETATIVA Y REPRODUCTIVA EN UN BOSQUE TROPICAL SECO SUBCADUCIFOLIO EN YUCATÁN, MÉXICO .....	43
3.1. INTRODUCCIÓN .....	43
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	45

---

3.2.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	45
3.2.2. SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO .....	47
3.2.3. MONITOREO FENOLÓGICO DE LA VEGETACIÓN.....	48
3.2.4. ANÁLISIS DE DATOS .....	51
3.3. RESULTADOS.....	52
3.3.1. VARIABILIDAD INTRA E INTERANUAL DE LA CADUCIDAD FOLIAR Y SU RELACIÓN CON LA EDAD DE SUCESIÓN Y LA POSICIÓN TOPOGRÁFICA .....	53
3.3.2. PATRONES FENOLÓGICOS DE LAS ESPECIES DOMINANTES Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES.....	55
3.4. DISCUSIÓN .....	72
3.5. CONCLUSIONES .....	76
<b>CAPÍTULO IV .....</b>	<b>79</b>
DISCUSIÓN GENERAL.....	79
<b>CAPÍTULO V .....</b>	<b>85</b>
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	85
5.1. CONCLUSIONES .....	85
5.2. PERSPECTIVAS.....	86
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>87</b>



---

**ÍNDICE DE FIGURAS**

Figura 1.1 Métricas fenológicas en una trayectoria anual de un índice de vegetación obtenido a partir de imágenes satelitales. VI: Índice de Vegetación (Tomado de Zhang <i>et al.</i> 2012).....	9
Figura 1.2 Distribución global de los bosques tropicales secos (Tomado de Miles <i>et al.</i> , 2006). .....	11
Figure 2.1 Location of the study area showing the three sites (a) as well as the distribution of plots for each type of tropical dry forest: deciduous (b), semi-deciduous (c), and semi-evergreen forest (d) and a false color composite of the study area using green, red, and near-infrared bands from Sentinel-2 imagery. ICM: intensive carbon monitoring, NFI: national forest inventory.....	30
Figure 2.2 Model validation analyses of the best-fitted model for predicting tree species deciduousness. The graph shows predicted versus observed tree species deciduousness. The dashed red line shows 1:1 reference line and the bold line is the regression line. ....	35
Figure 2.3 Predictor importance ranking derived from the best random forest model. (a) The rank is based on the increase of mean square error (% Inc. MSE) when the explanatory variable is removed. (b) Pearson's correlation coefficients between explanatory variables and tree species deciduousness measured in the field. All correlations were significant ( $p < 0.001$ ).....	36
Figure 2.4 Results of the variance partitioning analysis for predicting tree species deciduousness from spectral and texture information calculated from Sentinel-2 imagery. The spectral information includes reflectance of spectral band, NDVI, and SMA deciduousness fraction. ....	37
Figure 2.5 Maps of tree species deciduousness for each vegetation type: (a) deciduous (El Palmar), (b) semi-deciduous (Kaxil Kiuic), and (c) semi-evergreen (Felipe Carrillo Puerto: FCP). Areas in white correspond to non-forest covers, mostly agricultural lands and human settlements. .....	38
Figure 2.6 Frequency distribution of estimated tree species deciduousness in a 3600 km <sup>2</sup> window of three types of tropical dry forest: deciduous (a), semi-deciduous (b), and semi-evergreen (c). .....	38
Figure 2.7 Deciduousness uncertainty maps for each vegetation type: (a) deciduous (El Palmar), (b) semi-deciduous (Kaxil Kiuic), and (c) semi-evergreen (Felipe Carrillo Puerto: FCP).....	39

Figura 3.1 Distribución de las parcelas de 400 m <sup>2</sup> en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuc y zonas aledañas. ....	47
Figura 3.2 Variables climáticas observadas para el área de estudio durante el periodo comprendido entre octubre de 2017 y septiembre de 2019: temperatura promedio (líneas) y precipitación total (barras). Las áreas sombreadas corresponden a las temporadas de sequía. Los datos fueron proporcionados por la Comisión Nacional del Agua – CONAGUA y corresponden a la estación meteorológica del municipio de Xul. ....	53
Figura 3.3 Diagrama de cajas representando la mediana y los percentiles 25 y 75 del porcentaje de especies deciduas entre categorías de edad de sucesión a) y categorías de posición topográfica b) en un bosque tropical seco subcaducifolio. ....	53
Figura 3.4 Variación temporal en el porcentaje de individuos deciduos entre categorías de edad de sucesión a) y categorías de posición topográfica b) en un bosque tropical seco subcaducifolio. Las líneas horizontales representan el valor promedio del porcentaje de especies deciduas para cada categoría. ....	54
Figura 3.5. Histogramas circulares de la foliación para las especies dominantes. Cada barra representa el índice de intensidad de Fournier registrado para cada especie en cada uno de los meses evaluados. Las flechas rojas representan el vector medio. *: ángulo medio $\mu$ estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ). ....	60
Figura 3.6. Histogramas circulares de la defoliación para las especies dominantes. Cada barra representa el índice de intensidad de Fournier registrado para cada especie en cada uno de los meses evaluados. Las flechas rojas representan el vector medio. *: ángulo medio $\mu$ estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ). ....	62
Figura 3.7 Histogramas circulares de la floración para las especies dominantes. Cada barra representa el índice de intensidad de Fournier registrado para cada especie en cada uno de los meses evaluados. Las flechas rojas representan el vector medio. *: ángulo medio $\mu$ estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ). ....	65
Figura 3.8. Histogramas circulares de la fructificación para las especies dominantes. Cada barra representa el índice de intensidad de Fournier registrado para cada especie en cada uno de los meses evaluados. Las flechas rojas representan el vector medio. *: ángulo medio $\mu$ estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ). ....	66

---

---

Figura 3.9 Índice de actividad para la fenología vegetativa y reproductiva de las especies dominantes en un bosque tropical seco subcaducifolio.....	67
Figura 3.10 Diagrama de cajas representando la mediana y la duración en meses de la fenología vegetativa y reproductiva de las especies dominantes en un bosque tropical seco subcaducifolio. .....	70



---

**ÍNDICE DE TABLAS**

Table 2.1 Sentinel 2 multi spectral instrument images used in this study. ....	31
Table 2.2 Summary statistics of the tree species deciduousness weighed by basal area sampled at field in 1 ha forest inventory plots, measured as percentage. ....	34
Table 2.3 Evaluation statistics for predicting tree species deciduousness from spectral data (bands, normalized difference vegetation index (NDVI), and spectral mixture analysis (SMA) texture variables and both sets of data using random forest.....	35
Tabla 3.1 Especies seleccionadas para seguimiento fenológico a nivel de especie.....	49
Tabla 3.2 Parámetros del análisis de estadística circular para las especies más representativas. n: número de individuos monitoreados, $\mu$ : ángulo medio, r: longitud del vector medio. *: ángulo medio $\mu$ estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ). Para cada especie se presentan los dos años de evaluación: la fila en color blanco corresponde al primer año, mientras que la fila en color gris corresponde al segundo año de evaluación. ....	56
Tabla 3.3 Clasificación de las especies de acuerdo con el hábito foliar observado durante el periodo de estudio en términos del porcentaje de pérdida de cobertura foliar: 1) Decidua: 76-100%, 2) Semidecidua: 51-75% 3) Brevidecidua: 26-50% y 4) Perennifolia: 0-25%.....	68
Tabla 3.4 Parámetros de regresión múltiple entre la fenología vegetativa y las variables ambientales observadas durante el periodo de estudio ( ) variables con $p < 0.1$ * variables con $p < 0.05$ ; ** variables con $p < 0.01$ ; *** variables con $p < 0.001$ .....	69
Tabla 3.5 Parámetros de regresión múltiple entre la fenología reproductiva y las variables ambientales observadas durante el periodo de estudio ( ) variables con $p < 0.1$ * variables con $p < 0.05$ ; ** variables con $p < 0.01$ ; *** variables con $p < 0.001$ .....	70
Tabla 3.6 Frecuencia y duración de la floración de las especies más representativas del sitio de estudio acorde a las definiciones propuestas por Newstrom et al. (1994). Frecuencia: 1) Continua: durante todo el año, 2) Sub-anual: múltiples fases irregulares por año, 3) Anual: Una sola fase importante por año y 4) Supra-anual: ciclos multianuales. Duración: 1) Breve: Sólo 1 mes, 2) Intermedia: entre 2 y 4 meses, 3) Extendida: más de 5 meses de duración. ( ): duración en meses. ....	71





## ABREVIATURAS

**AIC:** Akaike Information Criterion

**AVHRR:** Advanced Very High Resolution Radiometer

**BTH:** Bosques Tropicales Húmedos

**BTS:** Bosques Tropicales Secos

**DAP:** Diámetro a la Altura del Pecho

**DPV:** Déficit de Presión de Vapor

**ENSO:** El Niño Southern Oscillation

**EVI:** Enhanced Vegetation Index

**FPAR:** Fraction of Photosynthetically Active Radiation

**GLCM:** Gray-Level Co-occurrence Matrix

**MODIS:** Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer

**MSI:** Multi Spectral Instrument

**NDVI:** Normalized Difference Vegetation Index

**NFI:** National Forest Inventory

**RMSE:** Root Mean Square Error

**SMA:** Spectral Mixture Analysis

**SMIC:** Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono

**VIF:** Valor de Inflación de la Varianza



---

## RESUMEN

La fenología vegetal se refiere al estudio de las fases periódicas y repetitivas del ciclo de vida de las plantas y su variación a lo largo del año en relación con los factores bióticos y abióticos. La fenología es un componente muy importante de comunidades biológicas, dado que influye en diferentes características de las especies vegetales, así como en la estructura y composición de especies de las comunidades y sus interacciones bióticas. De este modo, los estudios fenológicos son un componente clave en el entendimiento de los ecosistemas y el monitoreo del cambio global. Sin embargo, estos son escasos y los factores que determinan estos patrones aún no están bien entendidos, especialmente en los bosques tropicales secos. Por lo tanto, en este trabajo se evaluaron los patrones fenológicos de la vegetación en bosques tropicales secos de la península de Yucatán en diferentes escalas espaciotemporales. A una escala regional, se estimó y se mapeó la caducidad foliar utilizando imágenes satelitales de alta resolución espacial, encontrando que las métricas derivadas de estas imágenes permiten predecir acertadamente los patrones de distribución espacial de la proporción de especies deciduas en los tres tipos principales de bosque tropical seco dentro del gradiente ambiental de la península de Yucatán. A una escala local, en un bosque tropical seco subcaducifolio se realizó el monitoreo de las especies leñosas durante dos años para describir y comparar los patrones fenológicos a nivel de comunidad y a nivel de especie. En ambos niveles se observó una marcada estacionalidad, con una disminución drástica de la cobertura foliar y una mayor actividad de la fenología reproductiva durante la temporada de sequía la cual fue consistente con el régimen de precipitación. A nivel de comunidad se determinó el efecto de la edad de sucesión y de la posición topográfica en la fenología vegetativa, encontrando que en etapas tempranas de sucesión y en sitios ubicados en planicie hay una mayor proporción de especies deciduas. A nivel de especie se encontró una amplia variabilidad intra e interespecífica en la intensidad, sincronía y duración de la fenología vegetativa y reproductiva, la cual puede estar influenciada por los caracteres funcionales asociados a estas y su posible variabilidad intraespecífica, lo que a su vez puede determinar la sensibilidad de las especies a los cambios ambientales y, por ende, la amplia variabilidad observada en años con condiciones climáticas contrastantes.

---



---

## ABSTRACT

Plant phenology refers to the study of the periodic and repetitive phases of the life cycle of plants and their variation throughout the year in relation to biotic and abiotic factors. Phenology is an important component of biological communities, since it influences different characteristics of plant species, as well as the structure and species composition of communities and their biotic interactions. Thus, phenological studies are a key component in understanding ecosystems and monitoring global change. However, these studies are rare and the factors that determine these patterns are not yet well understood, especially in tropical dry forests. Therefore, this work aims to evaluate the phenological patterns in tropical dry forests of the Yucatan peninsula at different spatial and temporal scales. At regional scale, deciduousness was estimated and mapped using high spatial resolution satellite imagery, finding that the metrics derived from these images allow accurately predicting the spatial distribution patterns of the proportion of deciduous species in the three main types of tropical dry forest, within the environmental gradient of the Yucatan peninsula. At a local scale, in a semi-deciduous tropical dry forest, woody species were monitored for two years to describe and compare phenological patterns at the community level and at the species level. A marked seasonality was observed at both levels, with a drastic decrease in foliar cover and a greater activity of reproductive phenology during the dry season, which was consistent with the precipitation regime. At the community level, the effect of successional age and topographic position on vegetative phenology was determined, finding that in early stages of succession and sites located in plains there is a higher proportion of deciduous species. At the species level, a wide intra- and interspecific variability in the intensity, synchrony and duration of vegetative and reproductive phenology was found, which may be influenced by the functional traits associated with these and their possible intraspecific variability, which in turn would determine the sensitivity of the species to environmental changes and, therefore, the wide variability observed in years with contrasting climatic conditions.

---



## INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secos (BTS) corresponden al segundo tipo de bosque tropical más extenso a nivel mundial (Dirzo *et al.*, 2011; Miles *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1986). Asimismo, la biodiversidad de estos bosques comprende aspectos relevantes, como un alto número de especies endémicas (Linares-Palomino *et al.*, 2010; Kalacska *et al.*, 2004), una gran diversidad de formas de vida y grupos funcionales de plantas y animales (Dirzo y Raven, 2003) y una diversidad beta elevada (Banda-R *et al.*, 2016). Desafortunadamente, este tipo de bosque es uno de los ecosistemas más amenazados en el mundo debido a la intensa perturbación antropogénica (Griscom y Ashton, 2011; Miles *et al.*, 2006; Hoekstra *et al.*, 2005; Gentry, 1992; Janzen, 1988). Por ejemplo, casi la mitad de los bosques tropicales secos en el mundo se ha convertido a otros usos de la tierra (Hoekstra *et al.*, 2005). En México, solo queda el 27% de la cobertura original de bosque tropical seco (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Trejo y Dirzo, 2000) y en la península de Yucatán, la mayoría de los bosques tropicales secos son vegetación secundaria en diferente estado sucesional (Barrera-Bassols y Toledo, 2005; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Gómez-Pompa *et al.*, 1987).

Los bosques tropicales secos se caracterizan por crecer en zonas con una temperatura media anual superior a 17 °C, precipitaciones que oscilan entre 250 y 2000 mm y una relación anual entre la evapotranspiración potencial y la precipitación superior a 1 (Murphy y Lugo, 1986). Sin embargo, el carácter más distintivo de estos bosques es una estación seca pronunciada durante 4 a 6 meses en la que la precipitación es inferior a 100 mm, generando un déficit hídrico (Gotsch *et al.*, 2010), el cual determina la estructura y composición de estos ecosistemas, así como los patrones fenológicos de la vegetación (Eamus y Prior, 2001).

Para sobrellevar esta sequía estacional, gran parte de las especies vegetales en los bosques tropicales secos exhiben una fenología distintiva, es decir, la pérdida de cobertura foliar durante la estación seca, seguida de la producción de follaje nuevo durante la estación lluviosa (Borchert, 1996; Reich, 1995). La variación espacial y temporal de esta pérdida de cobertura vegetal tiene efectos significativos sobre el funcionamiento de estos ecosistemas, toda vez que determina el momento y la duración de la actividad fotosintética de las especies vegetales, influyendo a su vez en el balance de carbono, energía y agua (Singh y Kushwaha, 2016). Además, las especies de árboles exhiben un amplio rango fenológico, tanto en el porcentaje de árboles que pierden sus hojas, como en la duración del periodo sin hojas. De este modo, la gran diversidad de



especies en estos ecosistemas impone un gran reto en la caracterización de la fenología de la vegetación, toda vez que cada especie responde de forma particular a los diferentes factores y, por lo tanto, existe una gran variedad de patrones fenológicos (Morellato, Camargo, *et al.*, 2010; Primack *et al.*, 2009; Parmesan, 2007; Sakai, 2001; Newstrom, Frankie y Baker, 1994).

En los últimos años, los estudios de fenología han retomado importancia, ya que se consideran como uno de los indicadores más sensibles las respuestas de los organismos a las condiciones ambientales, lo que a su vez representa un indicador útil para modelizar cómo los bosques responderán a cambios futuros (Morellato *et al.*, 2018; Bohlman, 2010; Preuhsler *et al.*, 2006; Chuine y Beaubien, 2001). Además, los estudios fenológicos proveen información sobre los ciclos biológicos de plantas y comunidades vegetales, buscando establecer las posibles causas de estas respuestas en relación con factores bióticos y abióticos (Talora y Morellato, 2000). Sin embargo, los estudios fenológicos en zonas tropicales siguen siendo escasos y limitados a ciertos ecosistemas (Mantovani *et al.*, 2003). Particularmente, el estudio de la fenología en bosques tropicales secos se encuentra en etapas iniciales, dado que históricamente los estudios fenológicos se han concentrado en bosques tropicales húmedos (Abernethy *et al.*, 2018; Allen *et al.*, 2017; Pau *et al.*, 2011). De este modo, conocer los patrones espaciales y temporales de la fenología de la vegetación, así como los factores que los determinan es uno de los principales desafíos en la investigación ecológica actual en los bosques tropicales secos (Mendoza *et al.*, 2017; Valdez-Hernández, 2015).

La fenología de las plantas de los bosques tropicales generalmente se ha relacionado con los patrones de precipitación. De este modo, algunos estudios han intentado relacionar la producción de flores y frutos con la alternancia de las temporadas de lluvias y de sequía (Reich, 1995; van Schaik *et al.*, 1993). Algunos estudios han considerado otros factores importantes, como el fotoperiodo y la intensidad de la radiación solar (Borchert *et al.*, 2015; Calle *et al.*, 2010; van Schaik *et al.*, 1993). Sin embargo, estos factores no han sido estudiados en profundidad, por lo que el entendimiento de los factores ambientales que controlan la fenología de bosques tropicales sigue siendo escaso (Mendoza *et al.*, 2017).

Tradicionalmente, los patrones fenológicos de la vegetación se han estudiado con base en observaciones cualitativas o semicuantitativas de las diferentes fenofases (foliación, floración y fructificación) mediante el monitoreo directo en campo. Esta técnica tiene el inconveniente de exigir grandes cantidades de recursos y tiempo, además de estar limitada a pequeñas extensiones espaciales (Hanes *et al.*, 2014). En los últimos años, el uso de los sensores remotos

ha contribuido al resurgimiento del estudio de la fenología representando ventajas significativas frente a estudios que usan de manera exclusiva datos de campo, dado que abarca grandes extensiones de terreno y permite la caracterización de la vegetación en zonas con difícil acceso, siendo una herramienta eficiente y de bajo costo. Además, el uso de sensores remotos ha mostrado gran potencial para monitorear de forma continua la dinámica de la vegetación mediante observaciones repetidas en el tiempo, ofreciendo la oportunidad de un monitoreo fenológico global, el cual no es posible por otro medio (Ganguly *et al.*, 2010).

En esta investigación se determinaron los patrones fenológicos de la vegetación de bosques tropicales secos a través de diferentes escalas espaciotemporales. A escala regional, a partir de datos de campo y de imágenes satelitales de alta resolución espacial se estimó la caducidad foliar, y se generó un modelo para mapear distribución espacial de la proporción de especies deciduas en los tres principales tipos de bosque tropical seco de la península de Yucatán. A escala local, se realizó el monitoreo de la vegetación leñosa a fin de caracterizar y comparar los patrones fenológicos a nivel de comunidad y a nivel de especie, así como para determinar la influencia de la edad de sucesión, la posición topográfica y las variables ambientales en dichos patrones.



## CAPÍTULO I

### 1.1 ANTECEDENTES GENERALES

#### 1.1.1. Fenología vegetal

La fenología vegetal refiere al estudio de la sincronización de los eventos biológicos periódicos y repetitivos del ciclo de vida de las plantas y su variación temporal a lo largo del año, tales como las épocas de floración y fructificación, la cantidad de follaje, el brote y caída de hojas y frutos, las causas de su sincronización con respecto a los factores bióticos y abióticos, y la interrelación entre las fases de una misma o de diferentes especies (Preuhsler *et al.*, 2006; Mantovani *et al.*, 2003; Talora y Morellato, 2000).

Los factores ambientales que enfrentan las plantas en cuanto a disponibilidad de recursos, tales como luz, agua y nutrientes, son heterogéneos tanto en el tiempo como en el espacio y esto trae como resultado comportamientos diferenciales en cuanto a los procesos vitales de las plantas, incluyendo la fenología (Huante *et al.*, 2002). La variación en las condiciones ambientales, además de modelar los patrones fenológicos de las especies, afecta significativamente los aspectos morfológicos, anatómicos y de composición química de las plantas, sus hojas, flores y frutos, ocasionando con ello diferencias temporales y estacionales en el tamaño, cantidad y características de las hojas, flores, frutos y/o semillas (Frankie *et al.*, 1974). De este modo, los estudios fenológicos constituyen uno de los indicadores más sensibles de cómo las plantas responden a las condiciones ambientales y, por tanto, a los cambios climáticos, motivo por el cual estos estudios han tomado una mayor importancia (Preuhsler *et al.*, 2006; Chuine y Beaubien, 2001). Sin embargo, para poder determinar la magnitud de los efectos del cambio climático sobre la condición fenológica de los bosques es necesario el conocimiento detallado de la fenología de las especies.

La fenología vegetal es un componente muy importante de las poblaciones y comunidades biológicas, dado que afecta varias características de las especies vegetales, de la composición y estructura de la vegetación y de las interacciones ecológicas entre plantas y animales, tales como la polinización, la herbivoría y la dispersión de semillas. Por lo tanto, la investigación de los patrones fenológicos del crecimiento y la reproducción de las plantas es fundamental para comprender los procesos relacionados con la productividad, la sucesión vegetal y el funcionamiento de los ecosistemas (Newstrom, Frankie y Baker, 1994). La variación

intraespecífica en la intensidad, duración, frecuencia, regularidad y sincronía de las fenofases vegetativa y reproductiva puede afectar el crecimiento, desarrollo, productividad, reproducción, establecimiento y estructura genética de las poblaciones de plantas en hábitats perturbados bajo sucesión (Herrerías-Diego *et al.*, 2006; Newstrom, Frankie y Baker, 1994).

### 1.1.2. Métodos de estudio de la fenología vegetal

Tradicionalmente, los patrones fenológicos de la vegetación se han estudiado mediante observaciones directas de la foliación, defoliación floración y fructificación en individuos o comunidades, los cuales utilizan una escala de medida que puede ser cualitativa, cuantitativa o semicuantitativa para caracterizar la magnitud o intensidad de cada uno de estos eventos fenológicos (Bullock, 2002; Bullock y Solis-Magallanes, 1990). Diferentes autores han desarrollado diversos métodos para coleccionar, analizar y representar gráficamente los datos fenológicos, los cuales varían ampliamente en cuanto al tiempo requerido para la recolección de datos y la precisión de la información. Esta gran diversidad de métodos utilizados en el estudio fenológico ha resultado en una falta de estandarización en la metodología de muestreo y evaluación de los patrones fenológicos, dificultando la comparación entre diferentes estudios (D' Eça-Neves y Morellato, 2004).

La técnica de observación directa de los eventos fenológicos implica mucho tiempo y costos elevados en la caracterización de ecosistemas terrestres, por lo tanto, su implementación a gran escala se hace poco viable. Además, la falta de datos espaciales y temporalmente extensos limita las evaluaciones de la fenología vegetal a grandes escalas espaciales (por ejemplo, continental, global). De este modo, se ha planteado la necesidad de utilizar métodos alternativos (Ochoa-Gaona y de la Cruz-Arias, 2002; Borchert, 1994).

Durante los últimos años, el uso de los sensores remotos ha representado ventajas significativas en el monitoreo fenológico, dado que abarca grandes extensiones de terreno y permite la caracterización de la vegetación en zonas con difícil acceso, convirtiéndose en una herramienta eficiente y de bajo costo (Zhang *et al.*, 2012). Además, el uso de sensores remotos ha mostrado gran potencial para monitorear de forma continua la dinámica de la vegetación mediante observaciones repetidas en el tiempo, ofreciendo la oportunidad de un monitoreo fenológico global, el cual no es posible por otro medio (Ganguly *et al.*, 2010). De este modo, la percepción remota se ha convertido en un mecanismo ampliamente utilizado para el monitoreo de la vegetación a grandes extensiones de terreno.

---

### 1.1.3. Uso de la percepción remota para el monitoreo de la fenología vegetal

La percepción remota se define como la ciencia y arte de obtener información útil sobre los objetos, áreas o fenómenos bajo investigación mediante análisis de datos adquiridos por dispositivos que no están en contacto directo con el objeto de investigación (Lillesand *et al.*, 2015). Estos dispositivos son sensores remotos que detectan la energía reflejada o emitida desde la Tierra como radiación electromagnética (Jensen, 2005). El espectro electromagnético varía desde ondas de radio a las longitudes de onda más largas con frecuencias más cortas hasta radiación de microondas seguida por radiación infrarroja, visible y ultravioleta. Estas longitudes de onda se absorben y se dispersan de forma diferente, tanto al interior de la atmósfera como al interactuar con la superficie de un objeto o región de interés. Detectar e interpretar la energía electromagnética en las diferentes longitudes de onda es la esencia de la percepción remota (Lavender y Lavender, 2015).

Los sensores remotos pueden clasificarse en dos grupos principales: los sensores pasivos, que miden la radiación emitida naturalmente o reflejada por el objeto o región de interés en la Tierra, donde la irradiación es a menudo proporcionada por el sol, y los sensores activos, los cuales emiten energía hacia el objeto en la Tierra y luego detectan y miden la fuerza y el tiempo que tarda la señal en retornar (Lavender y Lavender, 2015).

La percepción remota ha demostrado ser una herramienta robusta para representar diferentes atributos de la vegetación, tales como la cobertura vegetal, el tipo de vegetación, la diversidad de especies, la biomasa, el índice de área foliar, la producción primaria neta, la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel (FPAR), la evapotranspiración y la fenología (Zhang *et al.*, 2012). Además, la percepción remota brinda la oportunidad de medir y monitorear la vegetación de forma continua en grandes escalas espaciales, permitiendo el monitoreo global (Ganguly *et al.*, 2010).

Dependiendo del objeto de la investigación (por ejemplo, tipo de cobertura terrestre, propiedad del ecosistema, proceso del ecosistema, grupos funcionales o especies individuales), algunos sensores son más adecuados que otros, lo cual a menudo está relacionado con cuestiones de escala. Al identificar las propiedades específicas de los ecosistemas, algunos datos espectrales derivados de los sensores también son más útiles que otros (por ejemplo, clasificación de imágenes, índices espectrales, análisis de textura). La capacidad de resolver propiedades y procesos depende de la resolución espacial (determinada por el tamaño de la unidad mínima de

observación) y espectral (la amplitud de las regiones del espectro electromagnético que registra) del sensor, en algunos casos del número de imágenes y el tiempo puede ser un factor muy importante (resolución temporal), como en el caso de los estudios fenológicos (G. A. Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005; Turner *et al.*, 2003).

La observación fenológica de la vegetación a partir de sensores remotos se define como fenología de superficie (M. A. White *et al.*, 2005). Los estudios de fenología de superficie pueden clasificarse en dos tipos: espaciales y temporales. Sin embargo, aunque existe gran cantidad de estudios de fenología de superficie, la gran mayoría de estos se centran en los patrones temporales, más que en los patrones espaciales (Bohlman, 2010; Xiao *et al.*, 2006; Ito *et al.*, 2008).

Los estudios centrados en patrones temporales se fundamentan en el uso de índices de vegetación (IV) que se basan en la reflectancia en longitudes de onda corta del espectro electromagnético y representan el verdor de la vegetación, el cual es una propiedad compuesta del contenido de clorofila en las hojas, el área foliar, la cobertura y estructura del dosel de la vegetación.

El índice de vegetación más conocido y utilizado es el Índice de Vegetación Normalizado (NDVI). Este índice fue formulado por Rouse *et al.* (1974) por medio de la siguiente ecuación:

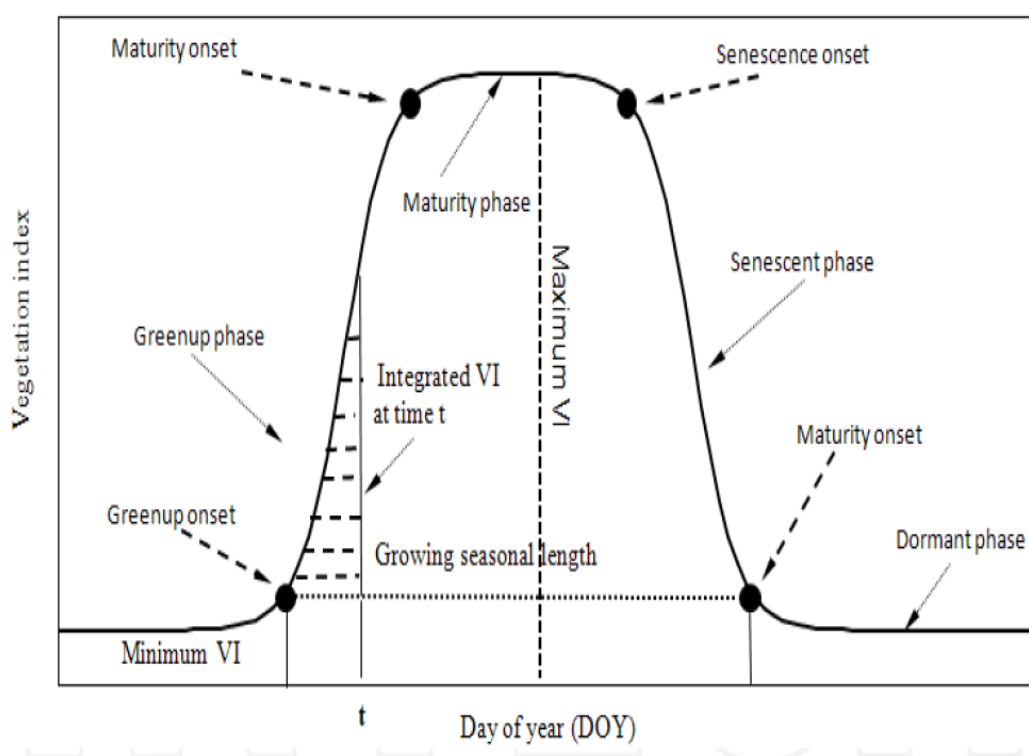
$$NDVI = \frac{NIR - Red}{NIR + Red}$$

donde *NIR* corresponde a la banda espectral del infrarrojo cercano y *Red* corresponde a la banda roja en la porción visible del espectro electromagnético.

La estimación de los eventos fenológicos a partir de series de tiempo de índices de vegetación obtenidos de datos satelitales se compone principalmente de dos pasos: 1) modelar la trayectoria temporal del índice de vegetación, lo cual consiste en reducir la información de componentes no vegetativos, y 2) identificar el tiempo de los eventos fenológicos. A escalas regionales y globales se han desarrollado diversos métodos para identificar el tiempo de los eventos fenológicos (métricas) a partir de trayectorias modeladas de índices de vegetación. El método más utilizado es la técnica basada en la búsqueda de valores umbrales en la serie de tiempo del índice de vegetación en el cual los valores superan un valor objetivo definido (Bradley y Mustard, 2008;

Jönsson y Eklundh, 2002). Como resultado, las métricas fenológicas son definidas de acuerdo con los ciclos estacionales de la vegetación (Zhang *et al.*, 2012).

A grandes rasgos, un ciclo estacional de crecimiento de la vegetación consiste en una fase de incremento del verdor, una fase de madurez, una fase senescente y una fase latente (Figura 1.1). Es importante señalar que, debido a la complejidad de los ciclos fenológicos a nivel global, puede haber más de un grupo de métricas fenológicas dentro de un periodo de un año. El crecimiento de la vegetación puede experimentar uno o más ciclos, y/o puede incluir un ciclo incompleto durante un año (Zhang *et al.*, 2012).



**Figura 1.1** Métricas fenológicas en una trayectoria anual de un índice de vegetación obtenido a partir de imágenes satelitales. VI: Índice de Vegetación (Tomado de Zhang *et al.* 2012).

Estos estudios han sido útiles para explorar cómo el verdor varía temporalmente con diferentes variables ambientales, tales como la precipitación, la temperatura y la radiación solar, constituyéndose en una herramienta valiosa para predecir la respuesta de los bosques al cambio climático (Bohlman, 2010).

Aunque escasos, otros estudios se han centrado en los patrones espaciales, basándose principalmente en la cuantificación de la vegetación decidua y su variación a lo largo de



gradientes ambientales. Una de las principales metodologías utilizadas para tal fin consiste en la cuantificación de la pérdida de cobertura foliar por unidad de área posterior clasificación de los píxeles de la imagen a partir de la diferenciación de umbrales de índices de vegetación y la (Cuba *et al.*, 2013; Lawrence, 2005). Sin embargo, uno de los principales inconvenientes que representa esta técnica es que la reflectancia de cada píxel de la imagen proviene, por lo general, de diferentes elementos puros con respuestas espectrales distintas, los cuales son representados en diferentes proporciones. Uno de los métodos más utilizados para solventar este inconveniente es el análisis de mezcla espectral (SMA, por sus siglas en inglés), el cual asume que la reflectancia de cada píxel de la imagen corresponde a la combinación lineal de las respuestas espectrales de un conjunto de espectros puros o miembros finales que están representados en este. Este método permite extraer la información de la fracción correspondiente a cada espectro puro (Adams y Gillespie, 2006).

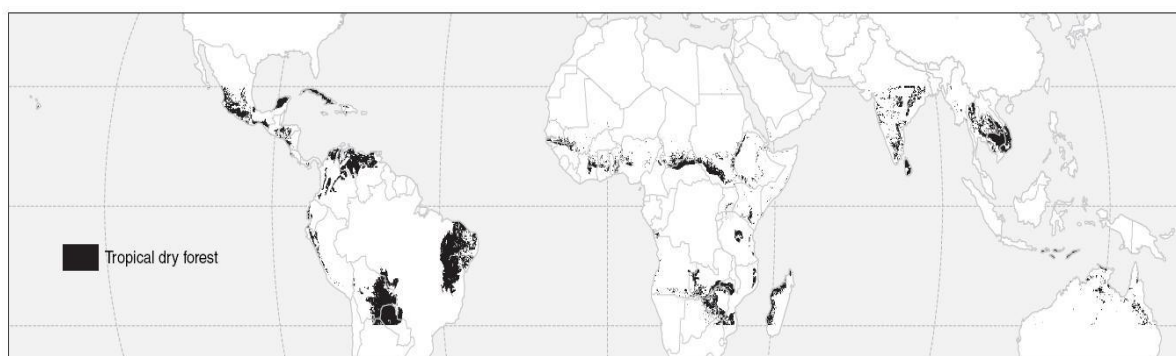
Una técnica que ha sido utilizada ampliamente para mejorar la precisión de la estimación de diferentes características de la vegetación es el análisis de textura de la imagen, el cual consiste en la cuantificación de la variabilidad de los valores de reflectancia, sus píxeles vecinos y su arreglo espacial en un área determinada (Haralick *et al.*, 1973). El análisis de textura se puede calcular con base en estadísticas de primer orden o de ocurrencia (media, desviación estándar, varianza, entre otras) y en estadísticas de segundo orden o medidas de coocurrencia. Las medidas de textura de primer orden se calculan a partir de los valores de reflectancia originales de la imagen, mientras que las medidas de textura de segundo orden toman en cuenta las relaciones entre grupos de pares de píxeles adyacentes. Estas últimas, generalmente se calculan con base en una matriz de coocurrencia de niveles de grises (GLCM, por sus siglas en inglés) y brindan una aproximación a la probabilidad conjunta de un par de grupos de píxeles (Haralick *et al.*, 1973). Sin embargo, hasta el momento no se conocen estudios que evalúen el potencial de esta técnica en el mejoramiento de la estimación de la vegetación decidua.

Una de las fuentes de información más utilizada en el estudio de la fenología de superficie son las imágenes satelitales (Tuomisto *et al.*, 1994). De este modo, la mayoría de los estudios han utilizado datos multitemporales de sensores con baja resolución espacial tales como el AVHRR (1 Km) y el sensor MODIS (250 m). Otros sensores satelitales como Landsat TM, el cual tiene una resolución espacial de 30 m tiene una limitante relacionada con la cobertura de nubes, la cual está vinculada principalmente a la resolución temporal del sensor (Nelson *et al.*, 2009). El uso de estas imágenes para evaluar la fenología de la vegetación presenta un serio problema al momento de validar la información de la imagen con observaciones en campo. Esto es debido

principalmente a la diferencia en las escalas en ambos tipos de metodologías. En campo, las unidades de muestreo corresponden a árboles individuales, los cuales no son detectables en estas imágenes satelitales (Bradley y Mustard, 2008). Sin embargo, son muy pocos los estudios que utilizan imágenes de alta resolución espacial (Viennois *et al.*, 2013).

#### 1.1.4. Bosques Tropicales Secos como modelo de estudio de la fenología vegetal

Los bosques tropicales de 7 a 10% de la superficie terrestre del planeta, son los ecosistemas terrestres con la mayor diversidad de especies y riqueza florística, albergando cerca de la mitad de las especies de los ecosistemas terrestres, y constituyen importantes fuentes de productos forestales y servicios ambientales (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Quesada *et al.*, 2009; Smith *et al.*, 1997). Estos bosques incluyen los bosques tropicales secos (BTS), los cuales ocupan aproximadamente un 42% de la vegetación de las zonas tropicales y subtropicales del mundo y el 47% del área forestal en América Latina (Houghton, 2005); se desarrollan en amplias zonas de los continentes africano y asiático, algunas áreas de Sudamérica y la mayor parte de la costa del Pacífico de América Central, lo que representa el segundo tipo más grande de bosque tropical a nivel mundial (Figura 1.2) (Dirzo *et al.*, 2011; Miles *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1986). Sin embargo, aunque la distribución de los bosques tropicales secos a nivel mundial es amplia, no se presenta de forma continua, sino en forma de fragmentos de diferente tamaño (Banda-R *et al.*, 2016; Linares-Palomino *et al.*, 2011; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). México alberga el 38% de los BTS del continente americano, siendo este tipo de bosque uno de los cuatro tipos de vegetación más extensos en el país, alcanzando entre el 8 y el 14% del territorio mexicano (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Trejo y Dirzo, 2000), y es el tipo de vegetación dominante en la península de Yucatán (D. A. White y Hood, 2004; García-Oliva *et al.*, 2002).



**Figura 1.2** Distribución global de los bosques tropicales secos (Tomado de Miles *et al.*, 2006).

Los BTS se caracterizan, entre otras cosas, por tener una temperatura promedio anual mayor o igual a 25°C, una precipitación media anual que oscila entre 500 y 2000 mm y porque el balance anual entre la evapotranspiración potencial y la precipitación excede la unidad (Murphy y Lugo, 1986). En estos bosques, cerca del 80% de la precipitación anual ocurre en un periodo de entre 4 y 7 meses, a lo largo de los cuales la media de precipitación puede sobrepasar los 200 mm por mes y un periodo de sequía de entre 5 a 6 meses en los que la precipitación raramente supera 10 mm mensuales (M. Maass y Burgos, 2011), lo que crea un déficit hídrico en las plantas (Gotsch *et al.*, 2010). Además, existe una elevada variación interanual en cuanto a la cantidad y temporalidad de las lluvias ocasionada, entre otros factores, por la acción de fenómenos meteorológicos como ENSO (El-Niño Southern Oscillation) y la Oscilación Decadal del Pacífico en Mesoamérica (Best y Kessler, 1995).

Otra característica importante de los BTS es su alta biodiversidad. Si bien es cierto que la riqueza de especies no es comparable con la de los bosques tropicales húmedos, la biodiversidad de los bosques tropicales secos comprende otros aspectos de gran importancia, como un alto número de especies endémicas (Linares-Palomino *et al.*, 2011; Kalacska *et al.*, 2004), una gran diversidad de formas de vida y grupos funcionales de plantas y animales (Dirzo y Raven, 2003) y una diversidad beta elevada (Banda-R *et al.*, 2016).

En los BTS abundan los árboles y arbustos de tamaño pequeño, y la presencia de árboles grandes es ocasional, motivo por el cual no poseen una estratificación muy marcada (Becknell *et al.*, 2012; Sabogal, 1992). El dosel suele estar dominado por especies deciduas de copa ancha (Osborne, 2012). La biomasa aérea de los BTS es menor que la de otros tipos de bosques tropicales; sin embargo, los primeros desarrollan gran biomasa subterránea (Castellanos *et al.*, 1991; Kummerow *et al.*, 1990).

Los bosques tropicales secos son uno de los ecosistemas más amenazados en el mundo (Griscom y Ashton, 2011; Miles *et al.*, 2006; Hoekstra *et al.*, 2005; Gentry, 1992; Janzen, 1988). Su ubicación y accesibilidad hacen que este tipo de bosque sea más susceptible a disturbios antropogénicos, lo que ha provocado importantes cambios en su cobertura a gran escala (McLaren *et al.*, 2005; Gerhardt y Hytteborn, 1992; Murphy y Lugo, 1986), y que la reduce a áreas agrícolas o de pastizales con algunos fragmentos de vegetación o mosaicos de bosques en diferentes edades de sucesión (Sabogal, 1992).

---

El cambio del uso del suelo al que son sometidos los bosques tropicales y el posterior abandono de los terrenos convertidos han dado como resultado un incremento de los bosques secundarios (Rueda, 2010; Quesada *et al.*, 2009; Ochoa-Gaona *et al.*, 2007). Se estima que el 60% de todos los bosques tropicales son secundarios o degradados (FAO, 2010). En México, se ha reportado que el 27% de la cobertura total de bosques tropicales secos corresponde a zonas degradadas y alteradas, otro 46% ha sido completamente transformado para otros usos o está severamente degradado, y únicamente 27% corresponde a la cobertura original (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Trejo y Dirzo, 2000).

El principal agente de cambio de la cobertura del suelo en la región tropical es la agricultura. En Mesoamérica, el principal sistema de manejo agrícola es el de roza-tumba y quema. Este sistema se basa en la rotación de cultivos y el posterior descanso de la zona (barbecho), después de un proceso de desmonte. El subsecuente establecimiento del bosque secundario durante el periodo de barbecho ha creado un mosaico de paisajes de milpas en uso y rodales de bosque en diferentes etapas de sucesión (Daniels *et al.*, 2008; Olmsted *et al.*, 1999). Debido a la larga historia de agrosilvicultura que los mayas han practicado en la zona desde hace más de 2000 años, la Península de Yucatán está constituida prácticamente en su totalidad por vegetación secundaria (Barrera-Bassols y Toledo, 2005; Rico-Gray y García-Franco, 1992; Gómez-Pompa *et al.*, 1987).

Los bosques secundarios están aumentando en extensión y son un importante tipo de cobertura en la región tropical. Estos bosques tienen una gran importancia ecológica en términos de los servicios ambientales y de la conservación de la biodiversidad (J. M. Maass *et al.*, 2005; Guariguata y Ostertag, 2001). Los bosques secundarios acumulan biomasa rápidamente durante los primeros 20 a 30 años, de modo que también son un sumidero importante de carbono (Castro-Marín *et al.*, 2005), con impacto en los balances de Gases de Efecto Invernadero y, en consecuencia, sobre el cambio climático global (Poorter *et al.*, 2016; Ecuador *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 1996). Por lo tanto, incrementando la productividad de los bosques secundarios a través de su manejo se puede aumentar su papel potencial para contrarrestar o mitigar el calentamiento global (Grace *et al.*, 2014; Anderson-Teixeira *et al.*, 2013; Pan *et al.*, 2011).

### **1.1.5. Patrones fenológicos en los Bosques Tropicales Secos**

A pesar de la importancia del conocimiento fenológico, éste aún es escaso y limitado a ciertos ecosistemas, especialmente en las regiones tropicales (Mantovani *et al.*, 2003). En los bosques

tropicales secos, el estudio de la fenología es un área que todavía se encuentra en etapas iniciales, dado que históricamente los estudios fenológicos se han concentrado en bosques tropicales húmedos (Abernethy *et al.*, 2018; Allen *et al.*, 2017; Pau *et al.*, 2011).

En los bosques tropicales secos, la disponibilidad hídrica es marcadamente estacional, la cual está determinada por un periodo de entre 5 a 6 meses en los que la escasa precipitación crea un déficit hídrico (Gotsch *et al.*, 2010). Este déficit hídrico, a su vez, representa un fuerte desafío para la biodiversidad que habita en estos bosques y tiene un impacto significativo sobre la estructura y función de estos ecosistemas, determinando los patrones de crecimiento y el comportamiento fisiológico de la vegetación (Eamus, 1999). Además, esta estacionalidad controla los patrones de crecimiento, reproducción (incluyendo floración y fructificación) y supervivencia, así como los procesos de germinación y reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones (McLaren *et al.*, 2005; Gerhardt y Hytteborn, 1992; Murphy y Lugo, 1986).

Para hacer un uso más eficiente del agua, las plantas han desarrollado distintas estrategias que les permiten lidiar con la sequía estacional (Chaves *et al.*, 2002; Murphy y Lugo, 1986). Se han identificado dos mecanismos principales mediante los cuales las plantas pueden mantener su funcionamiento fisiológico durante la sequía: evasión y tolerancia a la desecación (Poorter y Markesteijn, 2008; Ackerly, 2004). La evasión implica características que les permiten maximizar la explotación de recursos en periodos donde los recursos son abundantes o que reducen la pérdida de agua, tales como raíces profundas, almacenamiento de agua en el tallo y las raíces, cierre estomático, reducción de la transpiración y el desprendimiento de las hojas. La tolerancia a la desecación es atribuida a características que les permiten a las plantas funcionar, aunque haya bajos potenciales hídricos en la planta y en el suelo (Pineda-García *et al.*, 2013). Las especies con un mecanismo de evasión son más eficientes en el uso del agua y la fijación de carbono que las especies tolerantes (Markesteijn *et al.*, 2011). Sin embargo, las especies evasoras son más vulnerables a la embolia producida por el déficit hídrico (Choat *et al.*, 2005).

Se han observado adaptaciones relacionadas con la resistencia a la sequía en formas de vida específicas o grupos filogenéticos. Este es el caso de la familia Fabaceae, la cual es muy dominante en el bosque tropical seco estacional, y se caracteriza por un grupo de características que favorecen su establecimiento en condiciones de sequía, tales como hojas compuestas, pulvinos, folíolos pequeños, baja proporción entre el área foliar total y la biomasa total, alto contenido de N en las hojas y una baja proporción entre la albura y el duramen en el tallo (Reyes-García *et al.*, 2012; Powers y Tiffin, 2010).

---

Sin embargo, la estrategia más evidente en los bosques tropicales secos es la fenología distintiva de la vegetación debida a la disminución drástica de la densidad y cobertura foliar de los elementos arbóreos en la época de sequía, cuando un porcentaje considerable de los árboles pierde sus hojas, con la posterior producción de follaje durante la época de lluvia (Espinosa *et al.*, 2011; Lebrija-Trejos, Pérez-García, *et al.*, 2010; Murphy y Lugo, 1986). Esta característica ha sido señalada como un atributo que expresa adaptación a la sequía estacional, resultando en actividades metabólicas reducidas durante la temporada desfavorable, y la reanudación del crecimiento durante la temporada favorable (Singh y Singh, 1992).

De este modo, diversos estudios han mostrado que, en general, la mayor producción de hojas en este tipo de bosques ocurre a inicios de la temporada húmeda, con una posterior caída que empieza entre finales de la estación lluviosa e inicios de la temporada seca (Badillo-Osegura, 2008; Lobo *et al.*, 2003; J. M. Maass *et al.*, 2002; Lott y Atkinson, 2002; Bullock, 2002; Bullock y Solis-Magallanes, 1990).

Sin embargo, es importante reconocer que existe un amplio rango de estrategias fenológicas de las especies (Eamus, 1999), encontrando especies perennifolias, las cuales realizan un intercambio de hojas en verano, cuando las lluvias aún son constantes, y especies caducifolias, que producen hojas a inicio de la época de lluvia, de las cuales algunas especies pierden rápidamente las hojas a inicios de la época seca y otras especies las pierden al final de la época seca (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Valdez-Hernández *et al.*, 2010). También se pueden encontrar estrategias intermedias, tales como las de especies semidecíduas que pierden más del 50% de sus hojas durante la época seca, sin que el dosel llegue a estar completamente desnudo o las especies brevi-decíduas que pierden parcialmente sus hojas (menos de 50%) al comienzo de la época seca, con un posterior brote de nuevas hojas (Worbes *et al.*, 2013; Kikuzawa y Lechowicz, 2011; Powers *et al.*, 2009; Eamus, 1999; Borchert, 1994).

La coexistencia de múltiples estrategias de fenología foliar plantea la existencia de diversas disyuntivas o compensaciones (trade-offs) costo-beneficio entre la pérdida de agua y la síntesis de biomasa asociadas con la fenología foliar (Givnish, 2002). Debido a que las porciones leñosas de la planta representan la mayor inversión en biomasa y tiene un impacto duradero en el rendimiento de la planta, los estudios fenológicos en bosques tropicales secos se han centrado principalmente en las propiedades hidráulicas de los tallos, con la perspectiva de que las diferencias en la conductividad hidráulica del xilema y la profundidad de enraizamiento estarían asociadas con la fenología foliar (Holbrook *et al.*, 1995). Adicionalmente, se ha señalado que el

área foliar específica (área de una hoja fresca dividida por su peso seco), la capacidad fotosintética y la concentración de nitrógeno en la hoja están correlacionadas y pueden distribuirse a lo largo de un "espectro económico foliar", reflejando la inversión en hojas de vida corta con alta capacidad fotosintética en un extremo del espectro, y hojas gruesas de larga duración y con menor capacidad fotosintética en el otro extremo (I. J. Wright *et al.*, 2004). De este modo, se ha señalado que las especies deciduas presentan hojas con mayor área foliar específica y concentración de nitrógeno que las especies perennifolias (I. J. Wright *et al.*, 2004; Reich *et al.*, 1997; Reich, 1995).

En cuanto a la producción de flores en bosques tropicales secos, algunos estudios han identificado diferentes patrones. En el primer patrón, las plantas producen pocas flores en lapsos de tiempo relativamente largos (aproximadamente dos meses) y en el segundo patrón, los individuos producen gran cantidad de flores en periodos muy cortos (menos de una semana) (Bullock, 2002; Bullock y Solis-Magallanes, 1990). También se ha reportado que la producción de flores muestra dos periodos máximos: el primero (temprano) ocurre en el intermedio entre la época seca y húmeda y el segundo (tardío) en medio de la estación húmeda (Maass *et al.*, 2002). Para la producción de frutos y semillas, se ha reportado que, para la mayoría de las especies de plantas, este proceso se da cuando los árboles no tienen hojas y los vientos circulan fácilmente, es decir, durante la época seca (Maass *et al.*, 2002).

#### **1.1.6. Factores que influyen los patrones fenológicos en los bosques tropicales secos**

Los factores que determinan la fenología vegetal se pueden dividir en causas inmediatas y fundamentales. Las causas inmediatas se refieren a los eventos a corto plazo que pueden desencadenar los patrones fenológicos, mientras que las causas fundamentales se refieren a los procesos evolutivos que son responsables de dichos patrones (van Schaik *et al.*, 1993).

Diversos estudios han indicado que la expresión fenológica de hojas, flores y frutos es influenciada tanto por factores bióticos como por factores abióticos. En bosques tropicales secos, factores abióticos tales como las variaciones estacionales en la precipitación (Frankie *et al.*, 1974), cambios en la temperatura (Williams-Linera, 1997), el fotoperiodo (van Schaik *et al.*, 1993), la radiación (Wright y van Schaik, 1994) o eventos climáticos esporádicos (Sakai *et al.*, 1999) han sido señalados como las principales causas de la producción y abscisión foliar. Sin embargo, los mecanismos por los cuales los cambios en las condiciones ambientales

---

desencadenan estos patrones en bosques tropicales secos aún no están bien entendidos (Giraldo y Holbrook, 2011). En contraste, factores bióticos tales como la atracción de polinizadores (Sakai *et al.*, 1999; Murray, 1988), la competencia por los dispersores de semillas y la evasión de la herbivoría (van Schaik *et al.*, 1993) han sido considerados como aquellos factores que regulan la intensidad y la duración de la producción de hojas, flores y frutos. Es importante señalar que los factores bióticos y abióticos no son mutuamente excluyentes y que es probable que varios de ellos interactúen para regular la expresión de cada evento fenológico (Sanchez-Azofeifa *et al.*, 2003).

### **1.1.7. Efecto de la sucesión en la fenología vegetal de bosques tropicales secos**

La sucesión se puede definir como el patrón de cambio temporal en la estructura, composición y el ambiente de las comunidades tras la apertura o formación de sitios que pueden ser colonizados (Begon *et al.*, 2006). La sucesión ha sido uno de los conceptos más importantes en el desarrollo de la ecología como ciencia, su estudio abarca una enorme multiplicidad de procesos y su entendimiento es clave para el desarrollo de programas de gestión, conservación y restauración de ecosistemas (McIntosh, 2015; Chazdon, 2008; Wali, 1999; Finegan, 1984). La mayoría de los estudios sobre sucesión ecológica se han centrado en las comunidades vegetales debido a que éstas componen la mayor parte de la biomasa en los ecosistemas y resultan determinantes para la estructura y el funcionamiento de los mismos (Myster, 2001). A lo largo del siglo XX, los estudios de sucesión se han enfocado principalmente en la sucesión secundaria y sus resultados han condicionado en gran medida diversos planteamientos de la teoría sucesional (Walker y del Moral, 2003).

La sucesión secundaria acontece espontáneamente después de la ocurrencia de disturbios que afectan a comunidades naturales o bien después del abandono de comunidades de reemplazo, en las cuales la sucesión se desarrolla parcialmente a partir del remanente orgánico legado por las comunidades preexistentes (Chazdon, 2014; Begon *et al.*, 2006).

Por otro lado, la sucesión es un proceso de recuperación natural de las comunidades en el cual no sólo se observan cambios en la composición de especies sino también en otras características estructurales y funcionales. Por ejemplo, el aumento de biomasa y el almacenaje de C orgánico total del ecosistema durante el proceso sucesional constituyen parte de modelos fundamentales de la ecología (Odum, 1969). Así mismo, diversos autores han reportado la recuperación de las propiedades físicas y químicas de los suelos, así como la disminución de la erosión a medida



que avanza la sucesión secundaria en distintos bosques (Hughes *et al.*, 2000; Reiners *et al.*, 1994).

En los bosques tropicales, los principales cambios durante el proceso de sucesión ocurren a nivel estructural, tales como el incremento en la altura del dosel, área basal y la biomasa (Chazdon, 2008). En términos de crecimiento y desarrollo de la vegetación, en los bosques tropicales secos la sucesión secundaria generalmente es un proceso más lento que en los bosques tropicales húmedos (BTH). Sin embargo, dado que la estructura de los bosques tropicales secos es más simple y que presentan una predominancia del reclutamiento por rebrote, entre otras características, se ha propuesto que este tipo de bosque alcanza su estado maduro con mayor rapidez, es decir, que son más resilientes (Poorter *et al.*, 2016; Maza-Villalobos *et al.*, 2011; Stoner y Sánchez-Azofeifa, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Chazdon, 2008).

En México, se ha reportado que las características estructurales de los bosques tropicales secos, tales como la densidad de plantas, la cobertura del dosel y el área basal, presentan un rápido incremento durante los primeros 10-15 años de sucesión, así como altas tasas de reclutamiento y crecimiento de especies pioneras en etapas tempranas de sucesión, a lo cual le sigue una etapa de crecimiento lento, caracterizada y reclutamiento gradual de especies tardías (Lebrija-Trejos, *et al.*, 2010a). Para la Península de Yucatán, Dupuy *et al.* (2012) encontraron que la altura, el área basal y la riqueza de especies aumentan con la edad de sucesión, mientras que la densidad de individuos disminuye. Adicionalmente, Ramírez-Guardado (2015) encontró que la biomasa incrementa rápidamente con la edad de sucesión, alcanzando valores similares a los de la categoría de >60 años a los 18 años de abandono.

Sin embargo, la sucesión ecológica no sólo modifica la estructura de la vegetación y la composición de especies, sino que también tiene efectos importantes en la dinámica fenológica de la vegetación (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014). Es ampliamente reconocido que la destrucción y degradación a la que han sido sometidos los bosques tropicales tienen un efecto importante sobre los factores bióticos y abióticos que afectan la fenología de las especies de plantas, repercutiendo con graves consecuencias para las poblaciones y comunidades (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014).

En hábitats perturbados que se encuentran en proceso de sucesión se ha reportado un aumento de la temperatura media, una mayor exposición al viento, una reducción de la humedad del suelo, y un aumento de la evapotranspiración (Herrerías-Diego *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2002; S. J.

---

Wright *et al.*, 1999). Estos cambios ambientales pueden influenciar la variación intra e interespecífica en la intensidad, duración, frecuencia, regularidad y sincronía de las fases vegetativas y reproductivas. Estas variaciones, a su vez, pueden tener un efecto importante en el crecimiento, desarrollo, productividad, establecimiento y estructura genética de las poblaciones en bosques secundarios (Herrerías-Diego *et al.*, 2006; Newstrom, *et al.*, 1994b). Sin embargo, pocos estudios han evaluado el efecto de los factores bióticos y abióticos en los patrones fenológicos de la vegetación secundaria (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014).

En etapas tempranas de la sucesión se ha reportado que la temperatura, la evapotranspiración y la irradiación son mayores, con una menor disponibilidad de agua en el suelo (Lohbeck *et al.*, 2015). Teniendo en cuenta que estos factores ambientales influyen los diferentes eventos fenológicos, se espera que haya diferencias en la fenología de las plantas durante el proceso de sucesión (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014). En este sentido, dada la mayor irradiación, se espera que la proporción de especies deciduas sea mayor en las etapas tempranas de sucesión; asimismo, dada la mayor irradiación, temperatura y evapotranspiración, lo cual conlleva a una menor disponibilidad de agua en el suelo, se esperaría que la defoliación inicie antes en estas etapas (Hanes, 2014). Adicionalmente, considerando este patrón foliar, se esperaría que los periodos de floración en etapas tempranas de sucesión estén concentrados en cortos periodos de tiempo con una gran intensidad (Quesada *et al.*, 2009).

Los cambios en los patrones fenológicos causados por las variaciones en los factores ambientales durante la sucesión también pueden tener efectos inmediatos sobre las interacciones biológicas que pueden haber configurado esos patrones. Por ejemplo, la alteración de la fenología floral causada por una perturbación probablemente afecte el comportamiento y las tasas de visitas de los polinizadores, lo que a su vez puede tener consecuencias negativas para el éxito reproductivo de las plantas, así como para la capacidad de los polinizadores de obtener recursos (Quesada *et al.*, 2009; Rolstad, 1991; Saunders *et al.*, 1991). Conocer la relación funcional entre los patrones fenológicos y la edad de sucesión de los bosques secundarios es especialmente importante para comprender las tasas de recuperación y la dinámica de los ecosistemas tropicales que han sido fuertemente transformados (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014). Sin embargo, en bosques secundarios, aún son insuficientes los estudios descriptivos de la fenología de las especies en bosques de diferentes edades que ayuden a comprender el funcionamiento regenerativo de estos bosques, y con ello, la posibilidad de un manejo adecuado que permita su restauración y conservación sostenida en el tiempo (Ochoa-Gaona *et al.*, 2008).

## 1.2 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Este trabajo pretendió contestar las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿Qué variables tanto espectrales como de textura derivadas de las imágenes satelitales permiten obtener una mejor representación de la caducidad foliar (proporción de especies deciduas) de bosques tropicales secos registrada con datos en campo?
2. ¿Cómo varía la precisión de la estimación de la caducidad foliar en bosques tropicales secos al utilizar diferentes tipos de variables espectrales y de textura derivadas de imágenes satelitales?
3. ¿Cómo varía la distribución espacial de la caducidad foliar en los bosques tropicales secos a lo largo del gradiente de precipitación de la península de Yucatán?
4. ¿Cuáles son los patrones fenológicos intra e interanuales y cómo estos varían entre rodales de bosque tropical seco subcaducifolio con diferente edad de sucesión y posición topográfica?
5. ¿Cuáles son y cómo varían los patrones fenológicos entre las especies dominantes de un bosque tropical seco subcaducifolio?
6. ¿Cómo se relacionan algunas variables climáticas con las diferentes fases fenológicas de las especies dominantes de un bosque tropical seco subcaducifolio?

## 1.3 HIPÓTESIS

1. Considerando que la reflectancia de la vegetación está determinada principalmente por las características de sus componentes, tales como los pigmentos foliares, la estructura celular y el contenido de agua, las cuales varían ampliamente de acuerdo con el estado de salud de los componentes, que los índices de vegetación resaltan el verdor de esta, mediante el contraste entre la reflectancia en diferentes regiones del espectro electromagnético, y que el análisis de mezcla espectral permite extraer la fracción de cada componente de interés en cada pixel de una imagen, se espera que al combinar tanto las bandas espectrales, índices de vegetación y análisis de mezcla espectral se pueda estimar de forma precisa la proporción de especies deciduas en bosques tropicales secos.
2. Considerando que las variables de textura describen la relación espacial entre los pixeles de una imagen y, por consiguiente, se pueden asociar con los atributos estructurales de la vegetación, se espera que al combinar las variables anteriormente descritas con las de

textura se obtenga un incremento en la precisión de la estimación. Adicionalmente, considerando que una mayor proporción de especies deciduas representa una comunidad homogénea, se espera encontrar una asociación negativa entre la proporción de especies deciduas y las métricas de heterogeneidad de la textura (varianza, contraste, disimilitud, entropía), así como una asociación positiva con las métricas de homogeneidad de la textura (media, homogeneidad, correlación, segundo momento angular).

3. La proporción de individuos que pierde sus hojas se encuentra estrechamente relacionada con la disponibilidad de agua. Considerando que a una escala regional la precipitación anual puede considerarse como el principal determinante de esta disponibilidad hídrica, se espera encontrar que la proporción de vegetación decidua de los bosques tropicales secos de la península de Yucatán sea acorde al gradiente de precipitación que rige la zona, siendo mayor en el noroeste y menor en el sureste de la península.
4. Los patrones fenológicos de la vegetación pueden variar entre sitios si estos difieren en la disponibilidad de agua. Considerando que en etapas tempranas de sucesión la temperatura, la evapotranspiración y la radiación son mayores, la disponibilidad de agua en el suelo es menor y que la topografía afecta la profundidad y la capacidad de retención de agua, se espera encontrar que la fenología foliar difiera entre edades de sucesión y entre zonas con distinta posición topográfica. Particularmente, se espera que tanto en edades tempranas como en zonas ubicadas en pendiente la proporción de especies deciduas sea mayor y que el periodo de caducidad presente una mayor duración.
5. En bosques tropicales secos, tanto la fenología vegetativa como la fenología reproductiva son controladas en gran medida por variables ambientales. Considerando que la fenología vegetativa se encuentra estrechamente relacionada con la disponibilidad de agua, se espera encontrar una estrecha relación positiva entre los índices de intensidad y actividad de la foliación con la precipitación, así como una estrecha relación negativa con la temperatura y el déficit de presión de vapor. En contraste, la fenología reproductiva presenta su mayor actividad durante los meses de mayor sequía, por lo que se espera encontrar una estrecha relación positiva entre los índices de intensidad y actividad de la floración y fructificación con la temperatura y la radiación.

## **1.4 OBJETIVOS**

### **1.4.1. Objetivo General**

Caracterizar y modelizar espacial y temporalmente los patrones fenológicos de la vegetación en tres tipos de bosque tropical seco de la península de Yucatán a nivel de paisaje, de comunidad y de especie.

### **1.4.2. Objetivos Específicos**

1. Cuantificar y comparar la caducidad foliar (proporción de especies deciduas) en tres tipos de bosque tropical seco a lo largo del gradiente de precipitación de la península de Yucatán.
2. Generar un modelo matemático que permita estimar y mapear la caducidad foliar en tres tipos de bosque tropical seco utilizando imágenes satelitales de alta resolución espacial.
3. Describir y comparar la fenología vegetativa entre diferentes rodales de bosque tropical seco subcaducifolio con diferente edad de sucesión y posición topográfica.
4. Describir y comparar la fenología vegetativa y reproductiva de las especies dominantes de un bosque tropical seco subcaducifolio e identificar su relación con las variables climáticas.

## **1.5 ESTRATEGIA EXPERIMENTAL**

El presente trabajo de investigación se desarrolló en tres sitios del 3600 km<sup>2</sup> a lo largo del gradiente de precipitación que representan los principales tipos de bosque tropical seco en la península de Yucatán, México.

Para cumplir con los primeros dos objetivos específicos de este trabajo, se seleccionaron 288 unidades de muestreo de 1 ha, dentro de tres áreas de 60 km<sup>2</sup> que representan los tres tipos principales de bosque tropical seco de la península de Yucatán. Cada una de las unidades consistió en cuatro parcelas circulares de 400 m<sup>2</sup> distribuidas en forma de Y invertida, dentro de las cuales se registraron todos los individuos con un Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) mayor a 7.5 cm. La estimación de la caducidad foliar se realizó a partir de imágenes satelitales de alta resolución espacial (Sentinel 2 MSI: 10 m). Las imágenes fueron obtenidas para la época de sequía. En cada una de las imágenes se calcularon cuatro sets de variables: 1) bandas espectrales, 2) índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), 3) análisis de mezcla

espectral utilizando un modelo compuesto por tres miembros finales (vegetación verde, vegetación no fotosintética y sombras) y 4) variables de textura. Posteriormente se extrajeron los valores para cada una de las parcelas de estudio. Para la validación de las estimaciones de caducidad foliar se estimó la proporción de especies deciduas ponderado por el área basal de los individuos registrados en cada una de las parcelas. Estos valores fueron relacionados con las estimaciones obtenidas de las imágenes utilizando un modelo de Random Forest. Finalmente, se comparó la precisión de las estimaciones de la caducidad foliar obtenidas al utilizar cada uno de los sets de variables en forma individual y en conjunto.

Para cumplir con los dos últimos objetivos específicos de este trabajo, mediante observación directa en campo, se realizó mensualmente el seguimiento fenológico de la vegetación entre octubre de 2017 y septiembre de 2019 en 15 parcelas de 400 m<sup>2</sup>, ubicadas en zonas con diferente edad de abandono, las cuales se agrupan en cuatro categorías (7-9 años, 14-21 años, 22-29 años y >60 años) en un paisaje de bosque tropical seco en el municipio de Oxkutzcab, Yucatán, dentro del Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono – SMIC Yucatán, ubicado dentro de la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic – RBKK y zonas aledañas. Dicho sitio consiste en rodales de bosque tropical seco subcaducifolio con diferente edad de sucesión tras un uso de agricultura tradicional en un paisaje con bajos niveles de fragmentación. Para tal fin, en cada una de las parcelas seleccionadas, se registraron todos los individuos con más de 5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) y se marcaron para el posterior monitoreo de la foliación, floración y fructificación, utilizando la escala semi-cuantitativa propuesta por Fournier (1974). Los valores de la escala semi-cuantitativa de Fournier atribuidos a cada individuo fueron utilizados para estimar la proporción de individuos que presentaban determinada fenofase mediante el índice de intensidad de Fournier (1974) y el Índice de Actividad (IA), representado como el porcentaje de individuos que está manifestando determinada fenofase. La descripción de los patrones fenológicos de la vegetación se realizó a dos niveles: comunidad y especies. A partir de los datos obtenidos, se realizaron comparaciones entre comunidades para determinar el posible efecto de la edad de sucesión y la posición topográfica, y entre especies para determinar el efecto de las variables ambientales.



## CAPÍTULO II

### MAPPING TREE SPECIES DECIDUOUSNESS OF TROPICAL DRY FORESTS COMBINING REFLECTANCE, SPECTRAL UNMIXING, AND TEXTURE DATA FROM HIGH-RESOLUTION IMAGERY <sup>1</sup>

Astrid Helena Huechacona-Ruiz<sup>1</sup>, Juan Manuel Dupuy<sup>1</sup>, Naomi B. Schwartz<sup>2</sup>, Jennifer S. Powers<sup>3</sup>, Casandra Reyes-García<sup>1</sup>, Fernando Tun-Dzul<sup>1</sup> and José Luis Hernández-Stefanoni <sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Unidad de Recursos Naturales, Calle 43 # 130, x 32 y 34 Colonia Chuburná de Hidalgo, Mérida CP 97205, Yucatán, Mexico;

<sup>2</sup> Department of Geography, University of British Columbia, Vancouver, BC V6T 1Z2, Canada;

<sup>3</sup> Department of Ecology, Evolution and Behavior, University of Minnesota, Saint Paul, MN 55108, USA;

\* Correspondence: [jl\\_stefanoni@cicy.mx](mailto:jl_stefanoni@cicy.mx); Tel.: +52-999-942-8330 (ext. 366)

#### ABSTRACT

In tropical dry forests, deciduousness (i.e., leaf shedding during the dry season) is an important adaptation of plants to cope with water limitation, which helps trees adjust to seasonal drought. Deciduousness is also a critical factor determining the timing and duration of carbon fixation rates, and affecting energy, water, and carbon balance. Therefore, quantifying deciduousness is vital to understand important ecosystem processes in tropical dry forests. The aim of this study was to map tree species deciduousness in three types of tropical dry forests along a precipitation gradient in the Yucatan Peninsula using Sentinel-2 imagery. We propose an approach that combines reflectance of visible and near-infrared bands, normalized difference vegetation index (NDVI), spectral unmixing deciduous fraction, and several texture metrics to estimate the spatial distribution of tree species deciduousness. Deciduousness in the study area was highly variable and decreased along the precipitation gradient, while the spatial variation in deciduousness

---

<sup>1</sup> Huechacona-Ruiz, A.H., Dupuy, J.M., Schwartz, N.B., Powers, J.S., Reyes-García, C., Tun-Dzul, F. and Hernández-Stefanoni, J.L. (2020). Mapping Tree Species Deciduousness of Tropical Dry Forests Combining Reflectance, Spectral Unmixing and Texture Data from High-Resolution Imagery. *Forests*, 11(1234). DOI:10.3390/f11111234



among sites followed an inverse pattern, ranging from 91.5 to 43.3% and from 3.4 to 9.4% respectively from the northwest to the southeast of the peninsula. Most of the variation in deciduousness was predicted jointly by spectral variables and texture metrics, but texture metrics had a higher exclusive contribution. Moreover, including texture metrics as independent variables increased the variance of deciduousness explained by the models from  $R^2 = 0.56$  to  $R^2 = 0.60$  and the root mean square error (RMSE) was reduced from 16.9% to 16.2%. We present the first spatially continuous deciduousness map of the three most important vegetation types in the Yucatan Peninsula using high-resolution imagery.

**Keywords:** plant phenology; random forest; vegetation indices; spectral mixture analysis; image texture analysis.

## 2.1. INTRODUCTION

Tropical dry forests (TDF) cover about 46% of tropical forests worldwide and they are one of the most threatened ecosystems due to anthropogenic disturbance (Griscom & Ashton, 2011; Miles *et al.*, 2006). These forests are characterized by a mean annual temperature greater than 26 °C, a precipitation ranging from 250 to 2000 mm, and a ratio of potential evapotranspiration to precipitation  $>1$  (Murphy & Lugo, 1986). However, the most distinctive feature of these forests is a pronounced dry season lasting 4 to 6 months when mean monthly precipitation is less than 100 mm, resulting in seasonal drought (Murphy & Lugo, 1986). This seasonal water shortage has a significant impact on the structure and function of these ecosystems and determines the growth patterns and the phenological and physiological behavior of the vegetation (Eamus & Prior, 2001).

To cope with fluctuating water availability and avoid dehydration, many tree species exhibit a distinctive phenology: an alternating deciduousness during the dry season, followed by an evergreen physiognomy during the rainy season (Lohbeck *et al.*, 2015). There is a wide range of phenological strategies of species from the deciduous to evergreen plants with some intermediate strategies, such as brevi-deciduous, semi-deciduous, or tardily deciduous (Kikuzawa & Lechowicz, 2011).

The leaf-on and leaf-off periods determine the timing and duration of the photosynthetic activity of tree species. This vegetative phenology also influences primary productivity, as well as transpiration and carbon fixation rates, and biogeochemical cycles. Thus, deciduousness has significant effects on energy, water, and carbon balance (Singh & Kushwaha, 2016; Bohlman, 2010). Deciduousness also represents an important pathway of carbon and energy transfer from

vegetation to soil (G. Zhou *et al.*, 2014). Therefore, accurate estimations of deciduousness are necessary for a better understanding of ecosystem functioning in tropical dry forests, which in turn could be a useful indicator to model how tropical forests respond to future climatic changes (Bohlman, 2010). However, few studies have quantified deciduousness in tropical dry forests (Condit *et al.*, 2000).

Some of the studies that quantify deciduousness have focused on temporal patterns. For example, Williams *et al.* (2008) assessed the variation of deciduousness between and among species in western Thailand and found large variation among species during the year. In a similar way, Kushwaha *et al.* (2010) assessed the duration of deciduousness for 24 tree species in tropical dry forests of India and documented wide variation among species, which reflects differences in tree functional traits such as the leaf strategy index, wood density, and leaf mass per area. Other studies have focused on spatial patterns of variation in deciduousness along environmental gradients and found that deciduousness is related to rainfall, temperature, and solar radiation (Gond *et al.*, 2013; Bohlman, 2010; Condit *et al.*, 2000), geology (Ouédraogo *et al.*, 2016), water table depth (Valdez-Hernández *et al.*, 2015), as well as forest stand age (Cuba *et al.*, 2018). However, most of these studies are based on field measurements and limited to small spatial extensions.

Remotely sensed data have demonstrated to be useful for characterizing different vegetation attributes such as biomass, leaf area index, and species diversity, and can also enable the mapping of deciduousness over large spatial scales and at frequent time intervals, which is not possible by other means (Ganguly *et al.*, 2010). Despite these advantages, studies quantifying deciduousness from remote-sensing data of high-resolution imagery are scarce (Viennois *et al.*, 2013).

The majority of studies mapping deciduousness through remotely sensed data have used as an independent variable the enhanced vegetation index (EVI) from the moderate resolution imaging spectroradiometer (MODIS) sensor, which has a coarse spatial resolution (250 m, 500 m, and 1 km). For example, Cuba *et al.* (2018, 2013) and (Gond *et al.*, 2013) modelled variation and the spatial distribution of deciduousness of tropical forests from vegetation indices of MODIS imagery. MODIS has the advantage of offering a high observational frequency, which makes it possible to relate changes in canopy phenology with variations in vegetation indices (e.g., EVI) during the year. However, MODIS has also potential limitations, such as the mismatch between pixel size and the size of the sampling plots normally used to collect field data (Viennois *et al.*, 2013). To

overcome this problem, moderate to high-resolution imagery data (10–30 m) have been used. For example, Cuba *et al.* (2018) assessed the intensity of deciduousness relating canopy gap fraction and changes in seasonal vegetation indices derived from Landsat data, while Bohlman (2010) related vegetation indices and spectral mixture analysis (SMA) data to predict deciduousness. Finally, Viennois *et al.* (2013) used a multiresolution approach combining MODIS-EVI, SPOT, and GeoEye data to estimate deciduousness in West-Central African forests at the regional scale.

The degree of deciduousness in a forest varies among tree species (deciduous trees mixed with evergreen trees) and among forest patches (Bohlman, 2010). This heterogeneity in the deciduousness of the forest canopy can be quantified in a similar way as the heterogeneity among forest canopy structure using high-resolution imagery data (G. Zhou *et al.*, 2014). In other words, variations of imagery grey levels can be used to distinguish between deciduous and evergreen tree crowns in a similar way that crown sizes and crown densities are distinguished. Although a 10 m resolution cannot discriminate individual tree crowns, it can capture broader scale of variation related to the presence of deciduous and evergreen forest patches. In this way, one can link deciduousness measured in the field not only with spectral information but also with spatial information of imagery such as texture metrics (Ploton *et al.*, 2017; Pasher & King, 2010).

The aim of this study was to quantify and map tree species deciduousness of three types of tropical dry forests along a precipitation gradient in the Yucatan Peninsula using high-resolution imagery and an extensive ground data set of forest plots. For this purpose, we quantified deciduousness in the field as the proportion of deciduous species in a forest stand. Then, we related ground-based estimates of deciduousness to three sets of remotely sensed explanatory variables: (a) spectral bands, (b) normalized difference vegetation index (NDVI), and (c) data from spectral mixture analysis. Additionally, for each set of variables, we calculated eight second-order texture metrics. These variables were then used as predictor variables for estimating deciduousness in a random forest regression procedure to build a regional model to map tree species deciduousness in the Yucatan Peninsula. One of the improvements of this research compared with previous ones, was that the heterogeneity in the deciduousness of the forest canopy was quantified using high-resolution imagery (10 m) data. Then, we assessed the potential of texture metrics to improve the estimation of tree species deciduousness and evaluated the relative importance of the explanatory variables in predicting tree species deciduousness.

---

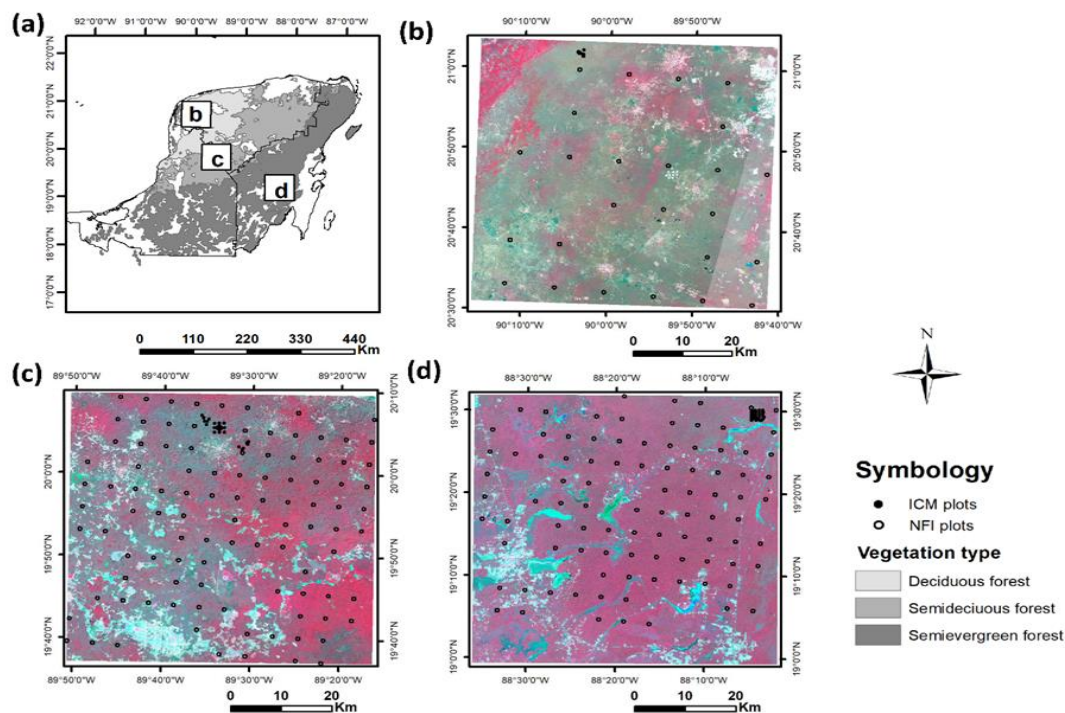
## 2.2. MATERIALS AND METHODS

### 2.2.1. Study area

The study was conducted in three sites of 3600 km<sup>2</sup> that cover a rainfall gradient and represent the most important tropical dry forest types of the Yucatan Peninsula, Mexico (Figure 2.1). The first site (El Palmar) is located on the northwest coast (20°55' N–21°11' N, 90°00' W–90°22' W) where vegetation is classified as deciduous tropical dry forest (almost all trees drop their leaves during the dry season). These forests have a relatively low canopy height (10–12 m). The climate in this area is warm sub-humid with mean annual temperature greater than 27 °C and mean annual precipitation ranging from 700–900 mm (Rzedowski, 2006). The area is flat, with soils practically lacking and an exposed karstic limestone bedrock with high permeability and subject to constant erosion (Islebe *et al.*, 2015). The area (3600 km<sup>2</sup>) is unsuitable for agricultural activities due to its shallowness and high salinity (Duch, 1988).

The second site (Kaxil Kiuic) is located in the center of the Yucatan (20°04' N–20°06' N, 89°32' W–89°34' W). The climate is classified as tropical sub-humid, with summer rain and a strong dry season from November to April. The mean annual temperature in the site is about 26 °C and the mean annual precipitation ranges from 900 to 1100 mm (Orellana *et al.*, 2009). Geomorphology consists of low hills within Cenozoic limestone. Topography is represented by a combination of flat areas and low hills (60–190 masl) with moderate slope (10–25%) (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003). The landscape is a mosaic of forest patches of different ages (3–100 year) of abandonment after traditional slash-and-burn agriculture. The predominant vegetation type is semi-deciduous tropical dry forest, where 50–75% of trees drop their leaves during the dry season (Miranda & Hernández-X, 1963).

Finally, the third site (Felipe Carrillo Puerto—FCP) is located in the southwest of the Yucatan (19°28' N–19°30' N, 88°03' W–88°05' W). The area is dominated by semi-evergreen tropical dry forest (25–50% of species drop their leaves during the dry season). Mean annual temperature is 26 °C and mean annual precipitation ranges from 1000 to 1300 mm (Miranda & Hernández-X, 1963). The topography is fairly flat, with several depressions and loamy soils that are seasonally flooded. The landscape is composed of a mosaic of open agricultural fields and forest patches with different ages of succession.



**Figure 2.1** Location of the study area showing the three sites (a) as well as the distribution of plots for each type of tropical dry forest: deciduous (b), semi-deciduous (c), and semi-evergreen forest (d) and a false color composite of the study area using green, red, and near-infrared bands from Sentinel-2 imagery. ICM: intensive carbon monitoring, NFI: national forest inventory.

### 2.2.2. Field data and calculation of leafless trees species

Two different data sets were used for calculating the proportion of canopy species that were deciduous. National forest inventory (NFI) plots collected between 2009 and 2014 (CONAFOR, 2013) and intensive carbon monitoring (ICM) plots sampled from 2016 to 2018 (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2018). A total of 288 sampling units were used to calculate field deciduousness, 220 from NFI and 68 from ICM (Figure 2.1). All sampling units were located using GPS units. The sampling unit in both types of data sets consisted of 4 circular 400 m<sup>2</sup> plots distributed in an Y inverted array within 1 ha. In each sampling unit, all woody trees  $\geq 7.5$  cm diameter at breast height (DBH, measured at a height of 1.3 m) were identified to species and the DBH and height were recorded. All species recorded in both data sets were classified as deciduous or evergreen based on the knowledge of experts on the local flora, field observations, and published reports (Table S1). We considered a species as deciduous if it is totally leafless for some period of the year (1 month). The proportion of deciduous tree species of a sampling unit was calculated by dividing the number of deciduous tree species by the total number of species expressed in percentage and weighted by the basal area of individual trees.

### 2.2.3. Remotely sensed data and imagery processing

Level 2A Sentinel-2 satellite imagery was acquired during the late dry season of 2018 (Table 2.1). These data were already orthorectified and radiometrically corrected providing surface reflectance values. An automatic cloud masking procedure was applied using band QA60 of the Sentinel-2 Level 1C product, masking both opaque clouds and cirrus clouds. Images were acquired and pre-processed in Google Earth Engine platform (Gorelick *et al.*, 2017). Sentinel 2 multi spectral instrument (MSI) data were used to estimate tree species deciduousness. The MSI equipped on the Sentinel-2 satellites provides data in 13 spectral bands at three different spatial resolutions, here we used only the bands with a 10 m resolution, as texture measures of this resolution may quantify in a better way the heterogeneity in deciduousness of the forest canopy.

To test the utility of Sentinel 2 MSI for estimating tree deciduousness, we used three sets of explanatory variables: spectral bands, vegetation indices, and data derived from spectral mixture analysis. Once the groups of variables were obtained, the mean values of the pixels located within each 1 ha field plot were extracted, representing the area of each sampling unit. The spectral bands considered in this study were the blue band (458–523 nm), the green band (543–578 nm), the red band (650–680 nm), and the near infrared (NIR) band (785–899 nm) (Sentinel, 2015). We also calculated the normalized difference vegetation index (NDVI) using the following equation:

$$\text{NDVI} = (\text{NIR} - \text{Red}) / (\text{NIR} + \text{Red}). \quad (1)$$

**Table 2.1** Sentinel 2 multi spectral instrument images used in this study.

Site	Acquisition time	Sensor type	Tile numbers
El Palmar	24 March 2018	S2A	T15QYC, T15QYD, T15QZC, T15QZD
	26 March 2018	S2B	T16QBH, T16QBJ
Kaxil Kiuic	6 March 2018	S2B	T15QZB, T15QZC
FCP	16 March 2018	S2B	T16QCF, T16QCG

A spectral mixture analysis (SMA) was performed to estimate deciduous fractions within a pixel. This method models pixel spectra as a linear combination of a set of pure spectral signatures, known as endmembers, and quantifies the per-pixel fraction of each endmember (Adams & Gillespie, 2006). We applied linear spectral unmixing to each image with a three-endmember mixture model using green vegetation (GV), non-photosynthetic vegetation (NPV), and shades. Endmembers were identified using the pixel purity index algorithm (Boardman *et al.*, 1995) available in ENVI (ENVI, 2013) Once the endmembers were identified, we estimated the

proportion of deciduous trees by dividing the NPV fraction by the sum of the two vegetation endmembers (GV and NPV).

Finally, we used image texture analysis to quantify variability of neighboring pixel values in a given area (Haralick *et al.*, 1973). Eight second-order texture metrics were calculated from a gray level co-occurrence matrix (GLCM) for each explanatory variable: spectral values of blue, green, red, and NIR bands, as well as for NDVI and SMA deciduous fraction. Some of these second-order texture measures quantify homogeneity (mean, correlation, and homogeneity texture metrics), where high values are present in homogeneous zones. The other 5 texture metrics (variance, homogeneity, contrast, dissimilarity and entropy, angular second moment) represent a measure of heterogeneity and shows high values in heterogeneous areas. Texture metrics were calculated from a GLCM matrix containing the probabilities of co-occurrence of pixel values for pairs of pixels in a given direction and distance (Haralick *et al.*, 1973). Texture features were calculated in 64 grey levels using a window size of 11 × 11 pixels, which is similar to the area of the sampling unit (1 ha). The texture metrics were calculated at 0°, 45°, 90°, and 135° degrees and they were averaged to obtain a single texture value using the ‘gldm’ package in R software (Zvoleff, 2019).

#### **2.2.4. Data analysis**

We used three random forest regression models to predict tree species deciduousness from spectral bands, vegetation indices, SMA deciduous fraction, and their associated texture metrics. The first model used only the spectral variables (spectral bands, NDVI, and SMA deciduous fraction), whereas the second model used exclusively the 8 texture metrics for each spectral band, NDVI, and SMA. Finally, the third model combined both groups of explanatory variables. There were 54 explanatory variables; however, 24 explanatory variables with high Pearson correlation values among them (higher than 0.8) were eliminated from the analyses. The number of decision trees was set to 500 and we determined the optimal number of predictor variables to retain at each node of the model using random forest regression procedure from the ‘randomForest’ package in R software (Liaw & Wiener, 2002).

Random forest regression is a nonparametric statistical technique for high-dimensional analysis and consists in constructing multiple decision trees using training data and outputting the mean prediction of the individual trees (Breiman, 2001). Each individual tree is trained on a bootstrap sample from the original data by a random selection. At each node, the best split among a subset of randomly chosen predictors is selected. These random trees are aggregated together in a

---

random forest to predict out-of-bag data which corresponds to the set of observations which were not used to build the decision trees (Liaw & Wiener, 2002; Breiman, 2001).

We selected about 70% of the sampling units (217 training sampling units) for fitting the three models using a stratified random design with three strata (the three types of tropical dry forests). The remaining 30% of sampling units (86 testing sampling units) were used to test the performance of the best model. Additionally, a spatial autocorrelation test was applied on residuals of calibrated models using Moran's I test.

The individual explanatory variables were ranked by their mean decrease in accuracy to assess their relative contribution to predict species deciduousness. Then, we used correlation analysis to evaluate the relationships between the most important variables in the model and tree species deciduousness measured in the field.

The relative importance of spectral data (values of spectral bands, NDVI, and SMA deciduous fraction) and texture variables for predicting tree species deciduousness was evaluated by a variance partitioning analysis (Borcard *et al.*, 2004). [a] The relative importance of spectral variables was calculated as the difference between the total variance of deciduousness explained by the model that combines the two data sets [a] + [b] + [c] and the deciduousness variance explained by the model that uses texture measures as explanatory variables [b] + [c]. [b] The variance in deciduousness explained exclusively by texture variables was obtained as the difference between total variance of deciduousness explained by the model that combines the two data sets [a] + [b] + [c] and deciduousness variance explained by the model that used spectral variables data as explanatory variables [a] + [b]. Finally, [c] the deciduousness variance which is explained jointly by the two groups of variables was obtained by subtracting [a] and [b] from [a] + [b] + [c].

Finally, the predictive models were used to map the spatial distribution of deciduousness in the studied area using the 'ModelMap' package in R software (Freeman *et al.*, 2015). The quality of the map was assessed by using the accuracy of the estimated tree species deciduousness from the random forest model by directly comparing the estimated result with an independent set of field data (86 sampling units). We used  $R^2$  and the root mean squared error (RMSE) to compare the predicted and observed values (Zar, 1999). Map quality was also determined by building uncertainty maps from random forest models. These maps are constructed by calculating mean, standard deviation, and coefficient of variation (CV) for each pixel from the predictions of all



independent trees that compose the random forest model (Freeman *et al.*, 2015). The uncertainty has high values when all independent trees are not in agreement, in other words, some trees predicting low values while other trees predicting high values. Here, the measure of uncertainty that we used was the coefficient of variation (relative standard deviation), which show the spatial distribution of uncertainties to estimate tree canopy deciduousness in the study area.

## 2.3. RESULTS

### 2.3.1. Patterns of tree species deciduousness

Summary statistics of plot-level tree species deciduousness calculated in the field in each study site are shown in Table 2.2. The percentage of deciduous species was highly variable in the Yucatan Peninsula. El Palmar site (the driest site) showed the highest mean values of deciduous species (91.5%) and the lowest range of values (65.9%–100%), whereas FCP (the wettest site) showed the lowest mean deciduousness (43.3%). Kaxil Kiuic showed an intermediate mean value (80.4%) of deciduousness and, like FCP, a very wide range.

**Table 2.2** Summary statistics of the tree species deciduousness weighed by basal area sampled at field in 1 ha forest inventory plots, measured as percentage.

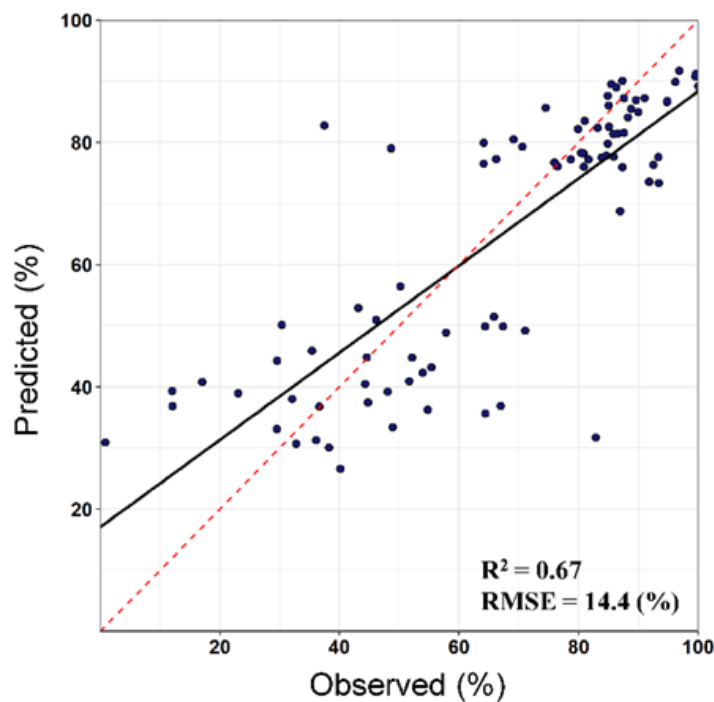
Site	n	Mean	SD	Min	Max	Range
Palmar	33	91.5	7.9	65.9	100	34.1
Kaxil Kiuic	134	80.4	14.5	0	100	100
FCP	121	43.3	18.2	0.58	100	99.2

### 2.3.2. Modelling tree species deciduousness and model validations

The fitted random forest models used to estimate tree species deciduousness from three sets of explanatory variables (spectral variables, texture measurement, and the combination of both data sets), indicated moderate percentage of tree species deciduousness variance explained by the models with  $R^2$  values from 0.56 to 0.60 and a RMSE between 16.2% and 16.9% (Table 2.3). The model that included all explanatory variables performed better than the models that used exclusively the spectral variables or the texture metrics. There was no significant spatial autocorrelation ( $p > 0.05$ ) of the residuals of the three models. On the other hand, the accuracy assessment using validation data for the best fitted model (the one that combined both sets of variables) performed very well as indicated by the high  $R^2$  value (0.67) and low error (relative RMSE = 14.4%) (Figure 2.2).

**Table 2.3** Evaluation statistics for predicting tree species deciduousness from spectral data (bands, normalized difference vegetation index (NDVI), and spectral mixture analysis (SMA) texture variables and both sets of data using random forest.

Model	Explanatory Variables	R <sup>2</sup>	RMSE (%)
Combining spectral and texture variables	Spectral values from blue, green red, and NIR bands + NDVI + SMA deciduous fraction + Texture metrics of spectral bands, NDVI and SMA	0.60	16.2
Spectral variables	Spectral values from blue, green red, and NIR bands + NDVI + SMA deciduous fraction	0.56	16.9
Texture variables	Texture metrics of spectral bands, NDVI, and SMA	0.59	16.3



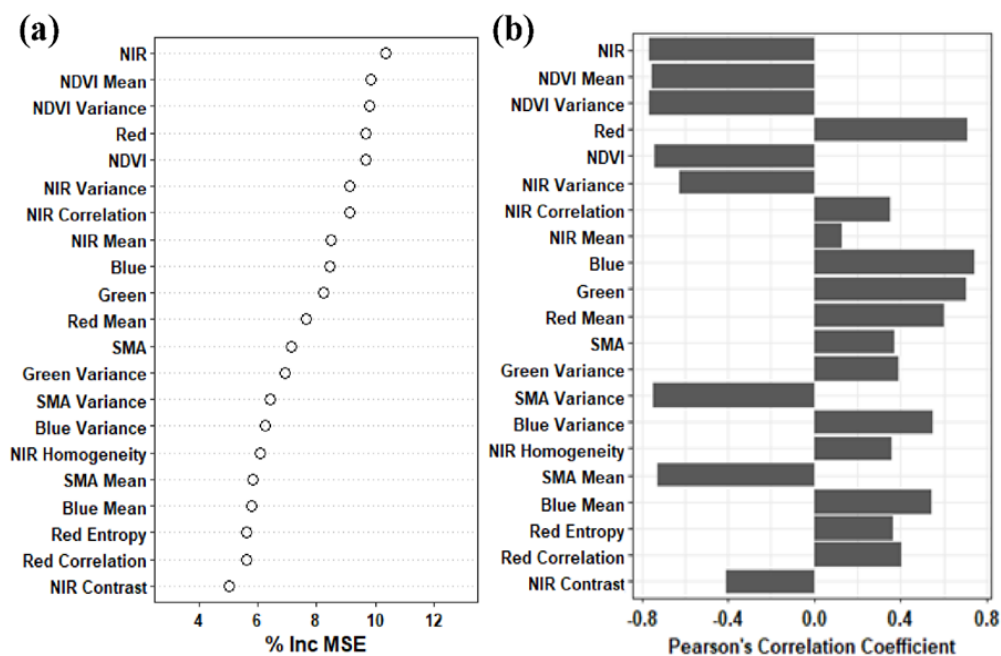
**Figure 2.2** Model validation analyses of the best-fitted model for predicting tree species deciduousness. The graph shows predicted versus observed tree species deciduousness. The dashed red line shows 1:1 reference line and the bold line is the regression line.

### 2.3.3. Relationships between predictor variables and tree species deciduousness

The most important variables for predicting tree species deciduousness on the best random forest regression model are shown in Figure 2.3a. They were ranked using the increased mean square error measured in percentage values (% Inc MSE). The Inc MSE represents the increase of the error prediction when the variable is removed from the model. Higher Inc. MSE indicates greater

variable importance. The most important predictors include NIR band, some texture metrics (NDVI mean, NIR correlation, NIR variance), the NDVI, as well as the visible bands and the SMA deciduousness fraction.

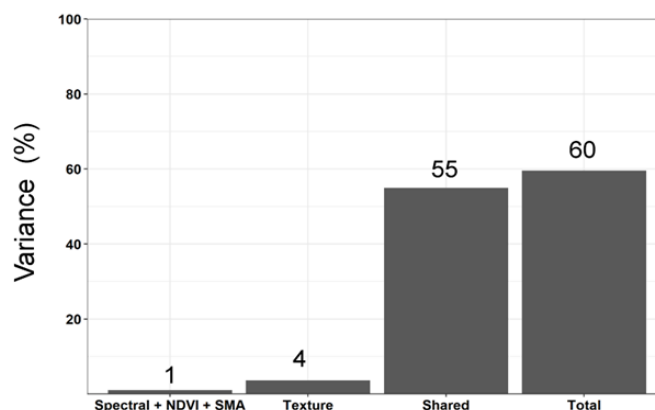
We found significant correlations between plot-level tree species deciduousness and the most important variables in the model (Figure 2.3b,  $p < 0.001$ ). The reflectance values of the NIR band were negatively correlated to tree species deciduousness, while the visible band (blue, green, and red) showed positive associations with deciduousness. On the other hand, deciduousness showed a negative association with NDVI and positive correlation with SMA deciduous fraction. Finally, most of the texture measures that quantify homogeneity (NIR correlation, NIR Mean, NIR homogeneity, red mean, red correlation, green mean) were positively associated with tree species deciduousness. However, some of the texture measures that quantify homogeneity were negatively associated with deciduousness (NDVI mean and SMA mean). Additionally, the texture measures that quantify heterogeneity were negatively associated with deciduousness (SMA variance, NDVI variance, and NIR variance).



**Figure 2.3** Predictor importance ranking derived from the best random forest model. (a) The rank is based on the increase of mean square error (% Inc. MSE) when the explanatory variable is removed. (b) Pearson's correlation coefficients between explanatory variables and tree species deciduousness measured in the field. All correlations were significant ( $p < 0.001$ ).

### 2.3.4. Variance Partitioning of tree species deciduousness

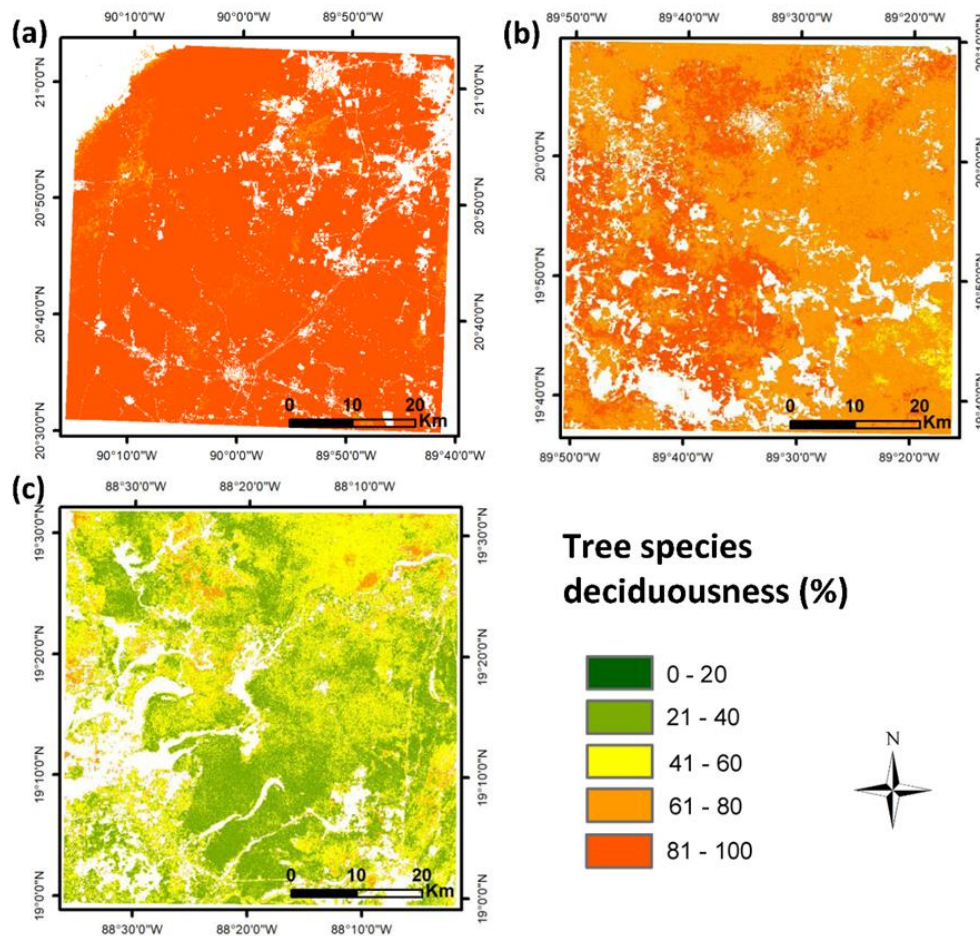
Total variance explained by the random forest model that combined all the explanatory groups of variables was 60% (Figure 2.4). The two groups of variables jointly (“Shared” in Figure 2.4) explained most of deciduousness variance (55%). The texture explanatory variables exclusively explained more variation in deciduousness (4%) than the spectral data (spectral band, NDVI, and SMA deciduousness fraction) exclusively (1%).



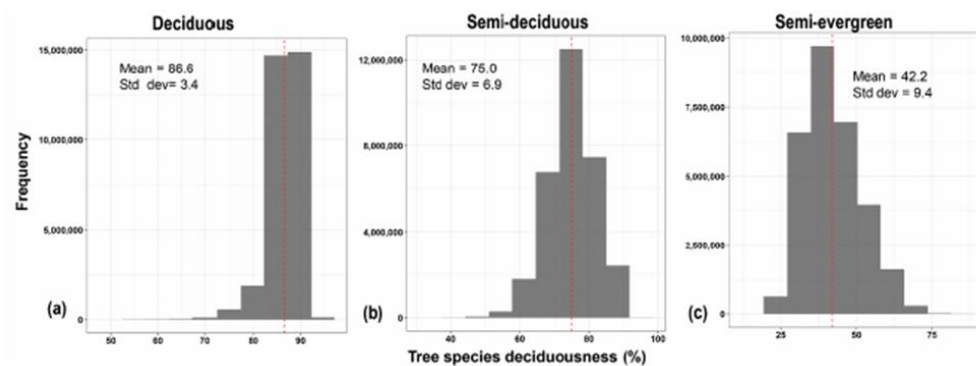
**Figure 2.4** Results of the variance partitioning analysis for predicting tree species deciduousness from spectral and texture information calculated from Sentinel-2 imagery. The spectral information includes reflectance of spectral band, NDVI, and SMA deciduousness fraction.

### 2.3.5. Mapping the spatial distribution of tree species deciduousness and its uncertainty

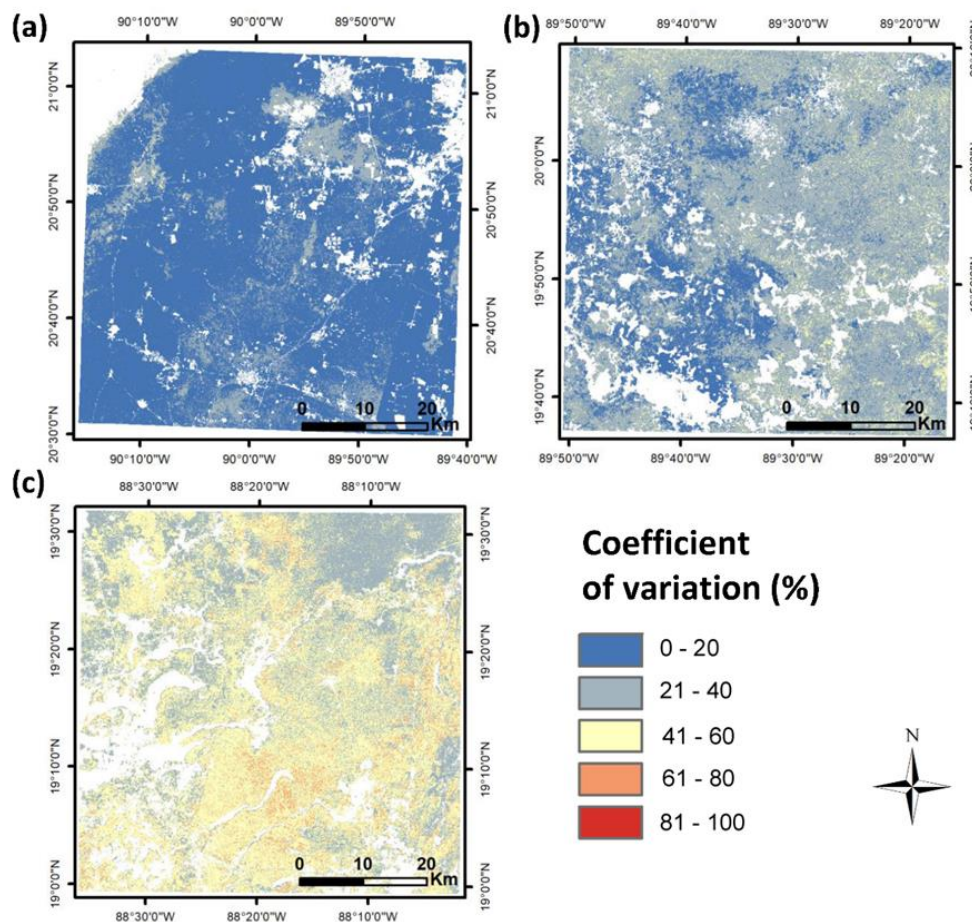
Using the random forest (RF) models, we mapped the canopy-level deciduousness for each site in the study area (Figure 2.5). The frequency distribution of deciduousness in the three study sites showed a consistency with the patterns observed in the field, having higher mean values of tree species deciduousness in the El Palmar site (86.6%) compared to the other two sites with mean values of 75.0 and 42.2% respectively for Kaxil Kiuic and FCP sites. The variation of tree species deciduousness estimates has an opposite pattern, having higher standard deviation in the semi-evergreen forest compared with the deciduous forest with values of 9.4 and 3.4% respectively (Figure 2.6). Finally, the uncertainty maps varied widely across the three vegetation types. The uncertainties in most of the area covered by El Palmar and Kaxil Kiuic were below 20% of the coefficient of variation (CV), whereas the uncertainties were close to 60% of CV in most of the areas covered by the FCP site (Figure 2.7).



**Figure 2.5** Maps of tree species deciduousness for each vegetation type: (a) deciduous (El Palmar), (b) semi-deciduous (Kaxil Kiuc), and (c) semi-evergreen (Felipe Carrillo Puerto: FCP). Areas in white correspond to non-forest covers, mostly agricultural lands and human settlements.



**Figure 2.6** Frequency distribution of estimated tree species deciduousness in a 3600 km<sup>2</sup> window of three types of tropical dry forest: deciduous (a), semi-deciduous (b), and semi-evergreen (c).



**Figure 2.7** Deciduousness uncertainty maps for each vegetation type: (a) deciduous (El Palmar), (b) semi-deciduous (Kaxil Kiuc), and (c) semi-evergreen (Felipe Carrillo Puerto: FCP).

## 2.4. DISCUSSION

To our knowledge, this is the first study to map the canopy phenology of tropical dry forests and its uncertainty, as well as the spatial variation in deciduousness at coarse spatial scales, using satellite information at a fine spatial resolution (10 m). Most studies mapping deciduousness have used satellite imagery data with coarse spatial resolutions such as 250 m, 500 m, and 1 km (Adole *et al.*, 2016). A major finding of this research is that spectral bands, vegetation indices, spectral unmixing fractions, and texture metrics from high-resolution imagery are good predictors of tree species deciduousness of tropical dry forests along an environmental gradient that covers the most important forest ecosystems in the Yucatan Peninsula. The fit of our best model ( $R^2 = 0.60$ ) was comparable to that of the few previous studies relating high-resolution satellite imagery data and deciduousness:  $R^2 = 0.71$  in Mediterranean natural habitats (Ferret *et al.*, 2015) and  $R^2 = 0.55$

in a gradient of evergreen to deciduous tropical forests in Africa (Viennois *et al.* 2013). Moreover, the accuracy assessment of the best fitted model showed a good performance after validation using an independent data set with a deciduousness estimation accuracy of  $R^2 = 0.67$  and RMSE = 14.4% (Table 2.3 and Figure 2.2).

Knowledge of the spatial distribution of deciduousness is of paramount importance for the conservation, restoration, management, and ecosystem modelling of tropical dry forests because deciduousness exerts an important control on carbon and water fluxes (Restrepo-Coupe *et al.*, 2017; Xu *et al.*, 2016). This is because many tree species in tropical dry forests exhibit a distinctive leaf-deciduous phenology to cope with seasonal drought, which affects the recruitment and growth of tree species and hence the productivity and biogeochemical cycles of these forests (van der Sande *et al.*, 2017).

The patterns of the spatial distribution of deciduousness in the three types of tropical dry forest mapped in this study (Figures 2.5 and 2.6) are consistent with the increase in precipitation, soil depth, and slight decrease in temperature from the northwest to the southeast of the Yucatan Peninsula (Valdez-Hernández *et al.*, 2015; Orellana *et al.*, 2009). In line with this gradient, deciduousness decreased from the northwest to the southeast, with mean values of 86.6%, 75.0%, and 42.2% respectively for deciduous, semi-deciduous, and semi-evergreen forests (Figure 2.6). This deciduousness gradient is also consistent with the inverse gradient in aboveground biomass for the same area, with mean values of 69.3, 100.4, and 127.5 Mg ha<sup>-1</sup> for each type of forest respectively (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2020).

Tree species deciduousness showed medium to high correlations with the reflectance of visible and NIR bands, the NDVI, the SMA deciduous fraction, and several texture metrics which were opposite to those reported for photosynthetically active vegetation (Figure 2.3). More specifically, the deciduousness of crowns was positively related with the reflectance of the visible bands (blue, green, and red) which are negatively associated with chlorophyll absorption used for discriminating photosynthetically active vegetation (Vieira *et al.*, 2003). Similarly, the NIR band and NDVI were negatively correlated to deciduousness showing an opposite pattern to vegetation during active greening (Viennois *et al.*, 2013; Muldavin *et al.*, 2001). Conversely, we found a positive association with the SMA deciduous fraction, which differentiates the non-photosynthetic vegetation fraction.

---

The negative correlation between texture measures of heterogeneity and deciduousness (Figure 2.3) can be interpreted in terms of the varying degrees of deciduousness shown by tropical forests (Bohlman, 2010; Condit *et al.*, 2000), since the presence of forest patches with deciduous canopy trees mixed with patches of trees with green forest canopies can be captured by texture metrics of heterogeneity calculated from high-resolution imagery. Thus, high values of heterogeneity (representing areas with a mixture of deciduous and green canopies within a 1 ha sampling plot) are expected to be negatively associated with deciduousness. On the other hand, tree species deciduousness showed contrasting associations with texture measures of homogeneity. This result could be related to both ends of the gradient of deciduousness. At one end, most areas in the deciduous forest site (Figure 2.5a) are homogeneous with more than 80% of deciduous species, and showed a positive correlation between deciduousness and texture metrics of homogeneity. At the other extreme, in the semi-evergreen forest site (Figure 2.5c), there are homogeneous 1 ha areas dominated by green canopy forest, where texture measures of homogeneity were negatively correlated with deciduousness.

These results reveal the importance of using texture metrics for estimating deciduousness. The results also concur with other studies mapping different vegetation attributes of the forest using texture metrics with high-resolution imagery, such as forest structure (Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Pasher y King, 2010), species diversity (George-Chacon *et al.*, 2019; Viedma *et al.*, 2012), leaf area index (Zhou *et al.*, 2017), and above ground biomass (Chen *et al.*, 2019). The variance partition analysis further highlighted the importance of using texture metrics in addition to spectral data. Combining information from spectral data and texture metrics of Sentinel-2 increased the variation of deciduousness explained by the model fit ( $R^2 = 0.60$ ) compared to the models using spectral data exclusively ( $R^2 = 0.56$ ) or texture variables only ( $R^2 = 0.59$ ). Moreover, texture data had higher exclusive contribution to explain variation in tree species deciduousness (4%) compared to spectral variables (1%). However, most of the variation in deciduousness (55%) was explained by the shared contribution of both sets of variables.

Interestingly, the gradient of deciduousness present in the Yucatán peninsula was inversely associated with estimation errors. Thus, the coefficient of variation in deciduousness increased from the northwest to the southeast—opposite to the gradient of deciduousness (Figure 2.7). This result indicates that the deciduous and semi-deciduous forests are more homogenous in terms of deciduousness (most species are deciduous; Figures 2.5 and 2.6), likely reflecting a stronger environmental filtering (in terms of water availability) compared to the semi-evergreen forest, where more benign conditions allow a greater mixture of leaf-phenology strategies. Such a



mixture likely occurs at a fine spatial scale, since the estimation errors of the most heterogeneous (semi-evergreen) site were highest despite the use of texture measures capturing heterogeneity in deciduousness. In other words, during the dry season, evergreen trees in the semi-evergreen forest are likely surrounded by trees with varying degrees of deciduousness (Bohlman, 2010). Therefore, the 10 m imagery resolution of this study may capture heterogeneity in deciduousness among forest patches, but not among individual tree crowns within patches. Very high-resolution imagery (<1 m resolution) has been used to detect variation in crown size and crown density (Ploton *et al.*, 2017) and may be necessary to discriminate between evergreen and deciduous tree crowns. In the same study region, Reyes-Palomeque *et al.* (2019) used texture metrics from orthophotos (<1 m resolution) to improve the estimation accuracy of above ground biomass to levels comparable to those obtained from LiDAR data thanks to a finer distinction of forest canopy grain. Therefore, the use of very high-resolution imagery should be considered when estimating the spatial distribution of deciduousness on future research, particularly in complex heterogeneous areas such as the semi-evergreen forest of this study.

## 2.5. CONCLUSIONS

We presented an approach for mapping the percentage of deciduous species in tropical dry forests using reflectance of visible and NIR bands, the NDVI, the SMA deciduous fraction, and several texture metrics of high-resolution imagery (10 m). We found that the approach that combined spectral information with texture metrics increased the percentage of variation in deciduousness explained, compared to the approach that used exclusively spectral information or texture data. These results reveal the importance of using texture metrics for estimating deciduousness because they can capture variation among forest patches with different degrees of deciduous. Interestingly, the highest prediction errors corresponded to the semi-evergreen forest site, which has the most complex, heterogeneous, and diverse vegetation structure and composition. This suggests that very high-resolution imagery may be necessary to account for fine-scale variation in deciduousness at the tree crown level inside the 10 m patches identified in this study. Finally, we obtained the first spatially continuous map of forest tree species deciduousness in the Yucatan Peninsula, showing that the spatial distribution of deciduousness follows the precipitation gradient.

## CAPÍTULO III

### FENOLOGÍA VEGETATIVA Y REPRODUCTIVA EN UN BOSQUE TROPICAL SECO SUBCADUCIFOLIO EN YUCATÁN, MÉXICO

#### 3.1. INTRODUCCIÓN

La fenología vegetal se constituye en un componente muy importante de las poblaciones y comunidades biológicas toda vez que influye en múltiples aspectos. Por ejemplo, la fenología foliar está directamente relacionada con la productividad primaria en los ecosistemas terrestres, así como las tasas de intercambio de gases, los ciclos biogeoquímicos y la dinámica de captura y almacenamiento de carbono (Preuhsler *et al.*, 2006; Chuine y Beaubien, 2001). Adicionalmente, la fenología reproductiva es determinante para la supervivencia de las especies, ya que es necesaria para el reclutamiento de individuos jóvenes en los ecosistemas (Chuine, 2010; Ferraz *et al.*, 2003). De este modo, la fenología se ha convertido en un enfoque importante para la investigación ecológica, no solo por su relevancia para la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, sino también por su potencial para abordar cuestiones críticas en el modelado global, el monitoreo y el cambio climático (Singh & Kushwaha, 2016; Keenan & Richardson, 2015; Richardson *et al.*, 2013).

Los diferentes eventos fenológicos están determinados por una combinación de factores bióticos (atracción de polinizadores, competencia por dispersores de semillas y evasión de la herbivoría) y abióticos (precipitación, temperatura, fotoperíodo e irradiación) (Sakai, 2001; van Schaik *et al.*, 1993; Borchert, 1999). Sin embargo, los mecanismos por los cuales estos factores desencadenan los eventos fenológicos en bosques tropicales secos aún no están completamente entendidos (Giraldo y Holbrook, 2011). Por lo tanto, conocer los factores que determinan la fenología de la vegetación es uno de los principales desafíos en la investigación ecológica (Mendoza *et al.*, 2017).

Pese a su importancia, los estudios fenológicos en zonas tropicales siguen siendo escasos y limitados a ciertos ecosistemas (Mantovani *et al.*, 2003). Particularmente, el estudio de la fenología en bosques tropicales secos se encuentra en etapas iniciales dado que históricamente los estudios fenológicos se han concentrado en bosques tropicales húmedos (Allen *et al.*, 2017; Pau *et al.*, 2011).

Los bosques tropicales secos representan el segundo tipo de bosque tropical más extenso a nivel mundial (Dirzo *et al.*, 2011; Miles *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1986), poseen una biodiversidad peculiar por el alto número de especies endémicas (Linares-Palomino *et al.*, 2010; Kalacska *et al.*, 2004), una diversidad alta de formas de vida y grupos funcionales de plantas y animales (Dirzo y Raven, 2003) y una diversidad beta elevada (Banda-R *et al.*, 2016). Lamentablemente, estos bosques representan uno de los ecosistemas más amenazados en el mundo (Griscom y Ashton, 2011; Miles *et al.*, 2006; Hoekstra *et al.*, 2005; Gentry, 1992; Janzen, 1988), dado que su ubicación y accesibilidad hacen que este sistema sea más susceptible a disturbios antropógenos, lo que ha provocado cambios significativos en su cobertura a gran escala (McLaren *et al.*, 2005; Gerhardt y Hytteborn, 1992; Murphy y Lugo, 1986).

El cambio del uso del suelo al que han sido sometidos los bosques tropicales y el posterior abandono de los terrenos convertidos, han dado paso a un incremento de los bosques secundarios (Rueda, 2010; Quesada *et al.*, 2009; Ochoa-Gaona *et al.*, 2007). De este modo, los bosques secundarios son un tipo importante de cobertura en la región tropical. Además, estos bosques secundarios tienen una importancia ecológica elevada en términos de los servicios ambientales y de la conservación de la biodiversidad (Maass *et al.*, 2005; Guariguata y Ostertag, 2001). Por lo tanto, en los últimos años se ha identificado la necesidad de investigar los factores, los patrones y los procesos ecológicos que afectan la regeneración de los bosques secundarios y con ello, la posibilidad de un manejo adecuado que permita su restauración y conservación sostenible (Ochoa-Gaona *et al.*, 2008), así como para entender y evaluar el potencial de los bosques secundarios para el mantenimiento de la diversidad biológica (Tabarelli *et al.*, 2012; Rodrigues *et al.*, 2009; van Breugel *et al.*, 2006).

Después de un disturbio, el proceso de sucesión ecológica no sólo modifica la diversidad y composición de especies. En hábitats perturbados que se encuentran en proceso de sucesión se ha reportado un aumento de la temperatura media, una mayor exposición al viento, una reducción de la humedad del suelo, y un aumento de la demanda evaporativa (Herrerías-Diego *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2002; Wright y van Schaik, 1994). Estos cambios, a su vez, pueden tener un efecto importante en el crecimiento, desarrollo, productividad, establecimiento y estructura genética de las poblaciones en bosques secundarios (Herrerías-Diego *et al.*, 2006; Newstrom *et al.*, 1994). Particularmente, los cambios ambientales durante el proceso de sucesión influyen la variación intra e interespecífica en la intensidad, duración, frecuencia, regularidad y sincronía de las fases vegetativas y reproductivas. A su vez, esta variación puede afectar diferentes características de las especies de plantas, tales como la composición y estructura de

la vegetación, así como las interacciones ecológicas entre plantas y animales (Newstrom *et al.*, 1994). Por lo tanto, la fenología constituye un componente clave para el entendimiento del funcionamiento regenerativo de los bosques secundarios, y un primer paso para planear la conservación y el manejo de estos bosques (Morellato *et al.*, 2016).

Adicionalmente, conocer la relación funcional entre los patrones fenológicos y la edad de sucesión de los bosques secundarios es especialmente importante para comprender las tasas de recuperación y la dinámica de los ecosistemas tropicales que han sido transformados (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014). Sin embargo, aún son insuficientes los estudios descriptivos de la fenología de las especies en bosques de diferentes edades de sucesión. Con el propósito de contribuir en el conocimiento de la fenología de la vegetación en un bosque tropical seco subcaducifolio, en este capítulo se caracterizó y se comparó la fenología vegetativa y reproductiva a nivel comunitario y a nivel de especie. Adicionalmente, se evaluó el efecto de la edad de sucesión y la posición topográfica en dichos patrones. Se planteó que tanto en edades tempranas de sucesión como en zonas ubicadas en pendiente la fenología vegetativa, particularmente la caducidad foliar, sea mayor en términos de intensidad y duración, y se presente en una fecha previa que en las edades tardías de sucesión y en las zonas ubicadas en planicie. A nivel de especie, se evaluó la relación de la fenología vegetativa y reproductiva con las variables climáticas. Se planteó que la fenología vegetativa presentaría una estrecha asociación con la precipitación, mientras que la fenología reproductiva presentaría una mayor asociación con la temperatura y la radiación.

## **3.2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **3.2.1. Área de estudio**

El presente trabajo de investigación se desarrolló en un bosque tropical seco subcaducifolio en el municipio de Oxcutzcab, Yucatán, dentro de la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic (RBKK). Esta reserva es una propiedad privada, situada entre los 20° 5' y 20° 7' de latitud N y los 89° 32' y 89° 34' de longitud W, en el sur del estado de Yucatán (Figura 2.1c). Cuenta con 1,800 hectáreas de bosque tropical seco, dentro de los límites de los municipios de Ticul y Oxcutzcab del distrito de Bolonchen y de la región conocida como Ruta Puuc (Brito, 2004)(Brito, 2004). También se consideraron sitios aledaños a la reserva (Ejido de Xkobenhaltun y la comunidad de Santa Rita).

El clima de esta región está clasificado como cálido subhúmedo (Aw) con lluvias en verano y una marcada estación seca de noviembre a abril. Este tipo de clima presenta tres subtipos: Aw0, Aw1

y Aw2, siendo el subtipo Aw1 (cálido subhúmedo intermedio) el que domina en esta área. La temperatura promedio anual es de 25.1° C, y la precipitación promedio anual oscila entre 703 y 1,092 mm, de la cual la mayor parte ocurre durante los meses comprendidos entre junio y octubre (Saenz-Pedroza *et al.*, 2020; Orellana *et al.*, 2009).

En la región se presentan dos periodos máximos de temperatura a lo largo del año. El primer periodo, denominado sequía preestival o de primavera, es considerado el más caluroso y abarca un periodo de dos a cuatro meses con un máximo de temperatura en el mes de mayo. El segundo periodo, denominado sequía intraestival o canícula, se presenta hacia el mes de septiembre, pero es aminorado por su coincidencia con el máximo de lluvias (Orellana *et al.*, 2009). La temporada lluviosa inicia entre los meses de mayo y junio, debido al desplazamiento de la celda anticiclónica atlántica Bermuda Azores y a la entrada de los vientos alisios. Adicionalmente, en este periodo se da la formación de gran número de ondas tropicales, tormentas tropicales o huracanes que atraviesan la región y agudizan las lluvias estivales (Orellana *et al.*, 2009). La temporada de nortes inicia hacia el final del mes de septiembre, con la llegada de los primeros frentes fríos a la región y finaliza en febrero cuando dichos frentes pierden frecuencia e intensidad. Por lo general, estos fenómenos están saturados de humedad y suelen depositar lluvia en la región, así como disminuir la temperatura (Orellana *et al.*, 2009). Cabe señalar que, debido a la interacción de diversos factores, las condiciones climáticas de la zona de estudio tienen una gran variabilidad interanual. De este modo, la duración e intensidad de cada una de las temporadas puede variar entre años (Márdero *et al.*, 2012; Orellana *et al.*, 2009).

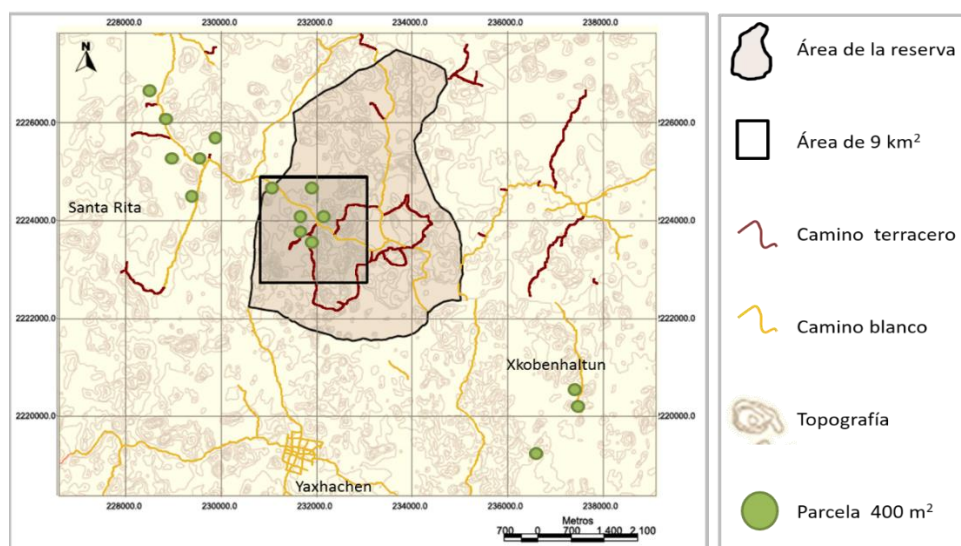
La geomorfología de la región está compuesta por lomeríos dentro de un paisaje geomorfológico denominado “pliegue bloque con cimas en cúpulas y planicies confinadas”, que consiste en una plataforma constituida por roca caliza originada en el Cenozoico y localizada al sur de la Sierrita de Ticul. Su topografía está representada por una combinación de áreas planas y colinas con pendientes ligeras (10 – 25%), con elevaciones que van desde 60 hasta 190 msnm (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Flores y Espejel, 1994).

El sitio de estudio consiste en parches de vegetación con diferente edad de sucesión tras un uso de agricultura tradicional (milpa) (Dupuy *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012). La vegetación predominante es de bosque tropical seco mediano subcaducifolio, donde la mayoría de los árboles pierden sus hojas durante la temporada de sequía, pero hay muchos componentes siempre verdes y otros que sólo se defolian por un periodo corto, a veces de unas cuantas semanas. En consecuencia, esta comunidad presenta cierto verdor aún en las partes más secas

del año (Miranda y Hernández-X, 1963). La altura del dosel de la vegetación madura varía de 13 a 18 m (Flores y Espejel, 1994).

### 3.2.2. Selección de los sitios de muestreo

En la RBKK y zonas aledañas se encuentran establecidas 15 parcelas circulares de 400 m<sup>2</sup> (Figura 3.1), de las cuales 6 se encuentran ubicadas dentro de un área de 9 km<sup>2</sup> alrededor de una torre de flujo de carbono. Esta área tiene una edad relativamente homogénea de 60 años o más. Las 9 parcelas restantes fueron establecidas en cronosecuencia, las cuales representan tres categorías de edad sucesional (años desde el último uso no forestal al comienzo de este estudio): 8 a 10 años, 15 a 22 años y 23 a 30 años, tres parcelas por cada categoría. Los criterios de selección de estos sitios fueron: 1) misma historia de uso de suelo, el cual corresponde a agricultura tradicional bajo el sistema de roza-tumba-quema. 2) sitios con edad de abandono homogénea en toda el área; la edad fue determinada por medio de entrevistas a habitantes de la región. 3) accesibilidad al sitio.



**Figura 3.1** Distribución de las parcelas de 400 m<sup>2</sup> en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuc y zonas aledañas.

Adicionalmente, para determinar el posible efecto de la posición topográfica en los patrones fenológicos de la vegetación, las parcelas ubicadas en el área de 9 Km<sup>2</sup> fueron categorizadas en Planicie (pendiente promedio 0-10%) y Cerro (pendiente promedio mayor a 10%). La estimación de las pendientes se realizó directamente en campo mediante un hipsómetro Vertex. Para tal fin, se identificó la orientación principal de la pendiente y se realizaron varios transectos de medición, iniciando desde la parte más baja de la pendiente hasta la parte más alta, así como transectos

perpendiculares a la pendiente principal. Los valores resultantes fueron promediados para cada parcela.

### 3.2.3. Monitoreo fenológico de la vegetación

Para el monitoreo fenológico, en cada una de las parcelas seleccionadas, todos los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 5 cm fueron registrados y etiquetados.

Mediante observación directa en campo, por medio de binoculares se realizó el seguimiento de la foliación, floración y fructificación en los individuos registrados en las parcelas de estudio. El monitoreo fenológico se realizó a intervalos mensuales y durante dos años, iniciando en octubre de 2017. Para tal fin, utilizando la escala semi-cuantitativa propuesta por Fournier (1974), se registró el porcentaje de cobertura de hojas, flores y frutos en cada uno de los individuos de acuerdo con las siguientes categorías: 0 (0%), 1 (1%–25%), 2 (26%–50%), 3 (51%–75%) y 4 (76%–100%).

La descripción de los patrones fenológicos de la vegetación se realizó a dos niveles: comunidad y especie. A nivel de comunidad, se caracterizó la fenología foliar en términos de la proporción de la caducidad foliar utilizando dos índices de caducidad foliar en cada una de las parcelas en estudio: la proporción de especies deciduas y la proporción de individuos deciduos. Para estimar la proporción de especies deciduas todas las especies registradas fueron clasificadas según su hábito foliar como deciduas o perennes y se calculó la proporción dividiendo el número de especies clasificadas como deciduas entre el número total de especies de cada parcela. La proporción de individuos deciduos se realizó para cada uno de los meses de monitoreo con base en el índice de caducidad propuesto por Condit *et al.* (2000). Para al fin, los individuos que se registraron en las categorías 0 y 1 de la escala semicuantitativa fueron clasificados como deciduos y, posteriormente, se calculó la proporción dividiendo el número de individuos clasificados como deciduos entre el número total de individuos de cada parcela. Para cada uno de los índices calculados, los valores fueron ponderados por el área basal de los individuos y se expresaron en porcentaje.

A nivel de especie, la fenología vegetativa y reproductiva fue estimada en términos de fecha, intensidad, sincronía y duración. Para tal fin, con base en los valores de área basal, densidad y frecuencia de los individuos registrados, se calculó el índice de valor de importancia relativa y se seleccionaron las especies que por representaron por lo menos el 90% del valor de importancia relativa total (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Especies seleccionadas para seguimiento fenológico a nivel de especie.

Familia	Especie
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i>
Boraginaceae	<i>Bouyeria pulchra</i>
	<i>Ehretia tinifolia</i>
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>
Ebenaceae	<i>Diospyros anisandra</i>
	<i>Diospyros salicifolia</i>
	<i>Diospyros tetrasperma</i>
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum rotundifolium</i>
Euphorbiaceae	<i>Jatropha gaumeri</i>
Fabaceae	<i>Albizia tomentosa</i>
	<i>Caesalpinia gaumeri</i>
	<i>Chloroleucon mangense</i>
	<i>Lonchocarpus hondurensis</i>
	<i>Lonchocarpus rugosus</i>
	<i>Lonchocarpus xuul</i>
	<i>Lysiloma latisiliquum</i>
	<i>Mimosa bahamensis</i>
	<i>Piscidia piscipula</i>
	<i>Senegalia gaumeri</i>
	<i>Senna atomaria</i>
Lamiaceae	<i>Vitex gaumeri</i>
Malpighiaceae	<i>Malpighia glabra</i>
Meliaceae	<i>Trichilia glabra</i>
Myrtaceae	<i>Psidium sartorianum</i>
Nyctaginaceae	<i>Neea psychotrioides</i>
Polygonaceae	<i>Coccoloba acapulcensis</i>
	<i>Coccoloba spicata</i>
	<i>Gymnopodium floribundum</i>
	<i>Neomillspaughia emarginata</i>
Rubiaceae	<i>Machaonia lindeniana</i>
	<i>Randia obcordata</i>
Sapindaceae	<i>Melicoccus oliviformis</i>
	<i>Thouinia paucidentata</i>
Sapotaceae	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>



Para estimar la intensidad de cada una de las fenofases, se utilizó el índice de intensidad (%IF) propuesto por Fournier (1974), calculado para cada fecha de observación mediante la siguiente ecuación:

$$\%IF = \left[ \sum_{i=1}^n x_i / (n \times 4) \right] \times 100$$

donde  $n$  corresponde al número de individuos muestreados y  $x_i$  corresponde al valor de la escala semi-cuantitativa atribuida al individuo  $i$ .

La sincronía de las fenofases entre individuos de la misma especie fue estimada a partir del Índice de Actividad (IA) propuesto por Bencke y Morellato (2002), representado como la proporción de individuos de la misma especie registrados en las categorías IV y V de foliación (indicando individuos con más de la mitad de cobertura foliar) y en las categorías II-V para floración y fructificación (indicando la presencia de flores o frutos). El uso conjunto de los índices descritos anteriormente ha sido ampliamente recomendado para describir la intensidad y la sincronía de los eventos fenológicos tanto para una especie determinada como para un grupo de especies.

Para calcular la duración de las fenofases para cada especie, se utilizó el promedio del número de meses en que fueron registrados los individuos de determinada especie en las categorías IV y V de foliación (indicando individuos con más de la mitad de cobertura foliar) y el máximo número de meses que los individuos fueron registrados en las categorías II-V de floración y fructificación (indicando la presencia de flores o frutos).

Con el propósito de identificar los grupos fenológicos funcionales presentes, las especies bajo estudio fueron clasificadas conforme al hábito foliar observado durante el periodo de estudio. De este modo, se obtuvieron cuatro grupos: 1) Deciduas: fueron consideradas aquellas especies que perdieron más del 76% de las hojas del dosel. 2) Semi-deciduas: fueron consideradas aquellas especies que perdieron entre el 51% y el 75% de sus hojas durante alguna parte del ciclo anual. 3) Brevi-deciduas: fueron consideradas aquellas especies que perdieron parcialmente sus hojas (entre 26% y 50%), con un posterior brote de nuevas hojas. 4) Perennifolias: fueron consideradas aquellas especies que permanecieron con más del 75% de hojas durante todo el ciclo anual.

---

Adicionalmente, se analizaron los patrones de floración en términos de frecuencia, definida como el número de ciclos por año, y duración de la fenofase, de acuerdo con las definiciones propuestas por Newstrom et al. (1994). En términos de frecuencia, las especies fueron clasificadas como: 1) floración continua: floración durante todo el año con pocas ocasiones sin flores, 2) floración subanual: múltiples fases irregulares de floración por año, 3) floración anual: una sola fase importante de floración al año y 4) floración supra-anual: ciclos multianuales de floración, es decir, el ciclo de floración requirió un año o más para presentarse; en esta categoría se incluyeron las especies en las que no se observó ningún ciclo de floración durante el periodo de observación. La duración corresponde a la longitud en tiempo con la que cada ciclo se presenta en el año. En términos de duración, las especies fueron clasificadas como 1) floración breve: especies que registraron estas categorías en un solo mes, 2) floración intermedia: aquellas que las registraron entre dos y cuatro meses y 3) floración extendida: las que las registraron en cinco meses o más

#### 3.2.4. Análisis de datos

A nivel de comunidad, para evaluar si existen diferencias significativas en la proporción de especies deciduas entre categorías de edad de sucesión y entre categorías de posición topográfica se realizó un análisis de varianza. Para validar el análisis se verificó que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Para evaluar la influencia de la estacionalidad y su posible interacción con la edad de sucesión y la posición topográfica en la proporción de individuos deciduos se ajustaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM), los cuales son una extensión del modelo lineal generalizado en los que se agregan efectos aleatorios al predictor lineal, permitiendo el modelado de datos correlacionados, así como de variables de respuesta con distribución de errores diferente a la normal y utilizan una función de enlace que ajusta la relación entre los predictores y la variable de respuesta (McCulloch y Neuhaus, 2005).

A nivel de especie, el análisis de los patrones fenológicos de la vegetación se realizó por medio de estadística circular (Morellato *et al.*, 2010; Zar, 1999). Para tal fin, las fechas de las observaciones se convirtieron en ángulos con intervalos de 30 grados, aproximadamente. Para ello, se utilizó la siguiente ecuación:

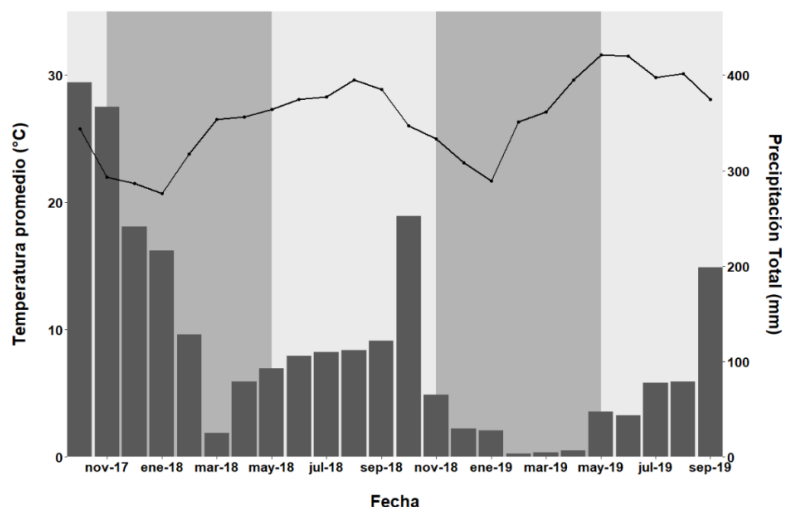
$$a = \frac{360X}{k}$$

Donde  $\alpha$  corresponde a la dirección angular en grados,  $X$  al día del año correspondiente a la fecha de observación y  $k$  al tiempo total de un ciclo completo; que para el presente estudio es equivalente a un año o 365 días. Los parámetros que se calcularon fueron: ángulo medio ( $\mu$ ) y la longitud del vector medio ( $r$ ) (Zar, 1999). El ángulo medio corresponde al punto medio del periodo de ocurrencia de la fenofase. La longitud del vector medio mide la concentración temporal de la actividad fenológica alrededor del ángulo medio y permite poner a prueba las siguientes hipótesis nulas (Morellato *et al.*, 2010): 1) la ocurrencia de los eventos fenológicos está distribuida uniformemente a lo largo del año, es decir, no existe estacionalidad alguna y, en caso contrario, 2) los patrones estacionales o los ángulos medios para cada fenofase son iguales entre años y especies. Para evaluar la estacionalidad anual se utilizó la prueba de Rayleigh ( $z$ ), que determina la significancia del ángulo medio; para evaluar la segunda hipótesis se utilizó la prueba de Watson-Williams ( $F$ ).

Para evaluar la influencia de las variables ambientales en la fenología vegetativa y reproductiva de la vegetación, se realizó un análisis de regresión lineal múltiple entre el índice de intensidad de cada una de las fenofases y las variables ambientales (temperatura, precipitación, déficit de presión de vapor, radiación neta y fotoperiodo) utilizando un modelo de regresión de subconjuntos para seleccionar el mejor modelo a partir de todos los subconjuntos posibles entre las variables explicativas utilizando la función “regsubsets” del paquete leaps (Lumley, 2020) en el software R (Team, 2019). La selección del mejor modelo se basó en el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC) y el Valor de Inflación de la Varianza (VIF).

### 3.3. RESULTADOS

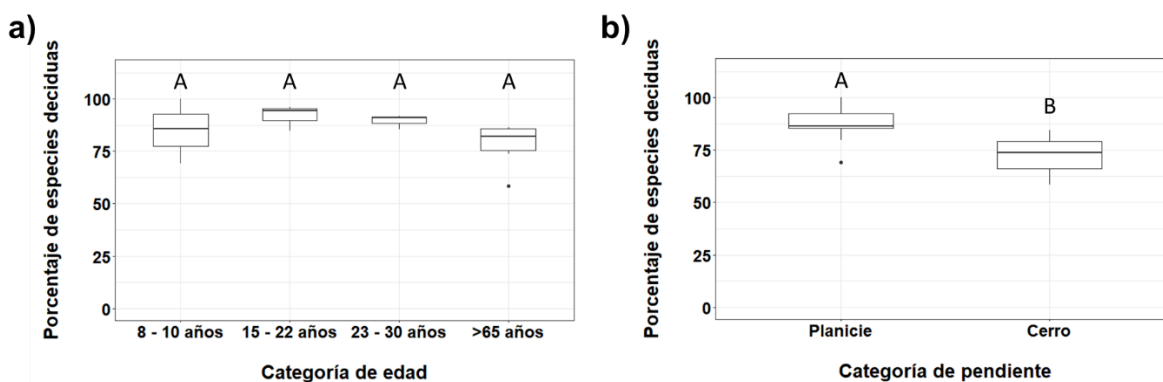
Durante el tiempo de monitoreo, la precipitación fue de 1991 mm y 835 mm, mientras que la temperatura promedio fue de 25.8°C y 27.5°C para el primer y segundo año, respectivamente (Figura 3.2). Los dos años de muestreo mostraron patrones contrastantes, toda vez que durante el primer año la precipitación fue mayor con temperaturas promedio menores que en el segundo año. La mayor precipitación se presentó en el mes de octubre para los dos años, mientras que la menor precipitación se presentó para el mes de marzo en el primer año y en el mes de febrero para el segundo año. La mayor temperatura promedio se registró en el mes de agosto para el primer año, mientras que para el segundo año se registró en el mes de mayo.



**Figura 3.2** Variables climáticas observadas para el área de estudio durante el periodo comprendido entre octubre de 2017 y septiembre de 2019: temperatura promedio (líneas) y precipitación total (barras). Las áreas sombreadas corresponden a las temporadas de sequía. Los datos fueron proporcionados por la Comisión Nacional del Agua – CONAGUA y corresponden a la estación meteorológica del municipio de Xul.

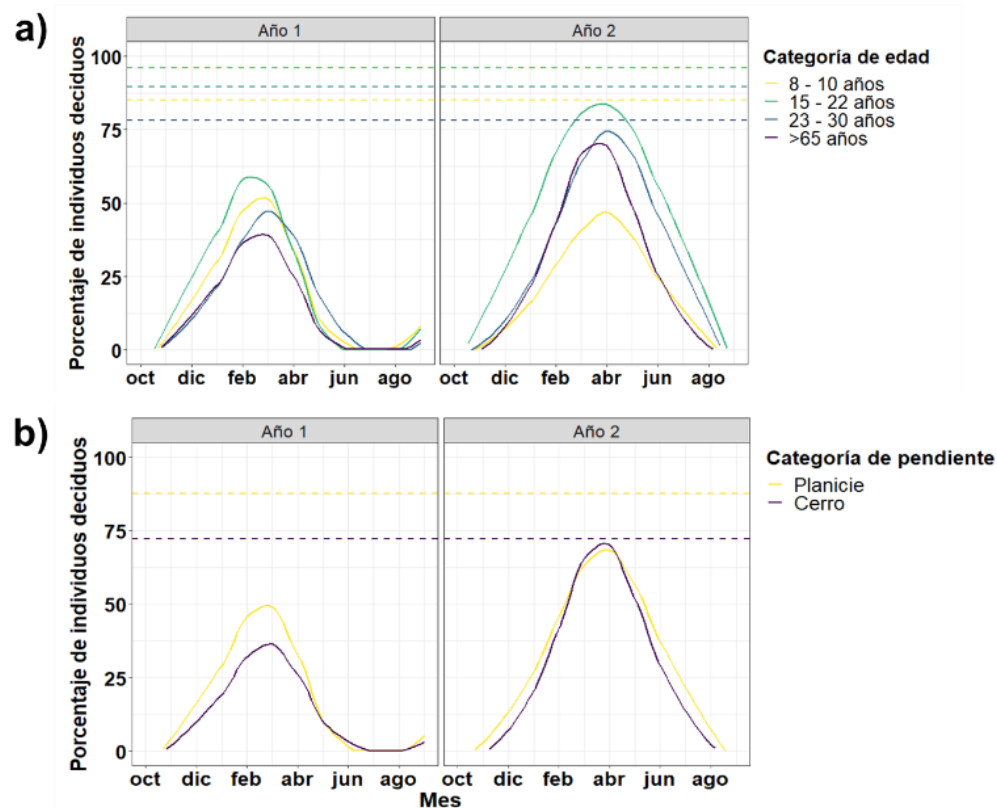
### 3.3.1. Variabilidad intra e interanual de la caducidad foliar y su relación con la edad de sucesión y la posición topográfica

En términos generales, se observó que para toda el área de estudio la proporción de especies deciduas promedio fue  $84.6 \pm 2.8\%$ . La proporción de especies deciduas fue menor en la categoría de mayor edad (Figura 3.3a), sin embargo, esta diferencia no fue estadísticamente significativa ( $F_{0.05 [3,11]}=1.4763$ ;  $p= 0.2747$ ). Entre categorías de posición topográfica, se encontró que la proporción de especies deciduas fue significativamente menor en las parcelas ubicadas en cerro ( $F_{0.05 [1,13]}=6.892$ ;  $p= 0.021$ ) (Figura 3.3b).



**Figura 3.3** Diagrama de cajas representando la mediana y los percentiles 25 y 75 del porcentaje de especies deciduas entre categorías de edad de sucesión a) y categorías de posición topográfica b) en un bosque tropical seco subcaducifolio.

En cuanto a la proporción de individuos deciduos se observó una gran variabilidad en los diferentes meses de evaluación, con un incremento significativo durante los meses de sequía para las diferentes categorías de edad de sucesión y de posición topográfica, siendo mucho más marcado durante el segundo año de evaluación (Figura 3.4).



**Figura 3.4** Variación temporal en el porcentaje de individuos deciduos entre categorías de edad de sucesión a) y categorías de posición topográfica b) en un bosque tropical seco subcaducifolio. Las líneas horizontales representan el valor promedio del porcentaje de especies deciduas para cada categoría.

Al contrastar los resultados obtenidos con los dos índices de caducidad foliar estimados, se evidenció que para todas las categorías de edad y de posición topográfica, la caducidad foliar estimada a partir de la proporción de especies deciduas fue mucho mayor que aquella estimada a partir de la proporción de individuos deciduos.

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la proporción de individuos deciduos tanto entre los meses de evaluación ( $F_{0.05 [11,253]}=76.231$ ;  $p < 0.001$ ) como entre los años ( $F_{0.05 [1,253]}=68.021$ ;  $p < 0.001$ ) y la categoría de edad de sucesión ( $F_{0.05 [3,11]}=4.397$ ;  $p = 0.028$ ): Asimismo, se encontró una interacción estadísticamente significativa entre el año de evaluación y la categoría de edad ( $F_{0.05 [3,253]}=7.262$ ;  $p < 0.001$ ). Por el contrario, no se

---

encontraron diferencias significativas entre las categorías de posición topográfica ( $F_{0.05 [1,13]}=0.757$ ;  $p= 0.4$ ) ni una interacción con el año de evaluación ( $F_{0.05 [11,253]}=0.3761$ ;  $p= 0.96$ ). Adicionalmente, se observó que tanto para las diferentes categorías de edad de sucesión como para las de posición topográfica, la proporción de individuos deciduos fue mayor durante el segundo año de evaluación.

### 3.3.2. Patrones fenológicos de las especies dominantes y su relación con variables ambientales

Se analizaron los patrones fenológicos de 629 individuos de 34 especies arbóreas, pertenecientes a 16 familias. En la Tabla 3.2 se presenta los parámetros obtenidos mediante el análisis de estadística circular para los patrones fenológicos del índice de intensidad de Fournier de las especies dominantes encontradas en el área de estudio durante los dos años de evaluación. Cabe señalar que no todas las especies presentaron fases reproductivas durante el periodo de evaluación, por lo que sólo se presentan los datos de aquellas especies para las que se registraron valores.

La fenología vegetativa mostró un patrón marcadamente estacional, el cual fue estadísticamente significativo para la mayoría de las especies evaluadas. En general, el ángulo medio para la foliación se presentó entre octubre y diciembre, mientras que el ángulo medio para la defoliación se presentó entre febrero y abril (Figuras 3.4 y 3.5, respectivamente). La prueba de Watson-Williams (F) señaló que existen diferencias estadísticamente significativas en el ángulo medio entre las especies, tanto para la foliación como para la defoliación.

Al contrastar los dos años de monitoreo fenológico, se observó que para la mayoría de las especies la foliación se presentó más tarde en el segundo año, presentando diferencias estadísticamente significativas en el ángulo medio, a excepción de las especies *Diospyros anisandra*, *Diospyros salicifolia*, *Diospyros tetrasperma*, *Chloroleucon manguense*, *Lonchocarpus rugosus*, *Senegalia gaumeri*, *Neea psychotrioides*, *Machaonia lindeniana* y *Melicoccus oliviformis*. Por el contrario, se observó que para la mayoría de las especies la defoliación se presentó antes en el segundo año, presentando diferencias estadísticamente significativas en el ángulo medio, a excepción de las especies *Diospyros anisandra*, *Diospyros salicifolia*, *Albizia tomentosa*, *Chloroleucon manguense*, *Lonchocarpus rugosus*, *Senegalia gaumeri*, *Neea psychotrioides*, *Machaonia lindeniana* y *Melicoccus oliviformis*.

**Tabla 3.2** Parámetros del análisis de estadística circular para las especies más representativas. n: número de individuos monitoreados,  $\mu$ : ángulo medio, r: longitud del vector medio. \*: ángulo medio  $\mu$  estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ). Para cada especie se presentan los dos años de evaluación: la fila en color blanco corresponde al primer año, mientras que la fila en color gris corresponde al segundo año de evaluación.

Familia/Especie	n	Etapa fenológica											
		Foliación			Defoliación			Floración			Fructificación		
		$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r
Bixaceae													
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	23	21.4°	05-nov	0.42 *	161.1°	26-mar	0.51 *	159.3°	24-mar	0.93 *	133.4°	26-feb	0.81 *
		10.4°	25-oct	0.68 *	172.1°	06-abr	0.47 *	141.7°	07-mar	0.95 *	163.5°	29-mar	0.67 *
Boraginaceae													
<i>Bourreria pulchra</i>	9	3.9°	18-oct	0.12 *	178.6°	13-abr	0.34 *	171.4°	06-abr	0.77 *	104.3°	28-ene	0.72 *
		48.4°	02-dic	0.29 *	134.1°	27-feb	0.44 *	-	-	-	30.4°	14-nov	1.00 *
<i>Ehretia tinifolia</i>	7	83.2°	06-ene	0.01	99.3°	23-ene	0.41 *	152.1°	17-mar	1.00 *	-	-	-
		148.7°	14-mar	0.03	33.8°	17-nov	0.89 *	163.1°	28-mar	0.67 *	125.1°	18-feb	0.75 *
Burseraceae													
<i>Bursera simaruba</i>	82	16.6°	31-oct	0.32 *	165.9°	31-mar	0.68 *	152.1°	17-mar	1.00 *	69.7°	24-dic	0.44 *
		15.7°	30-oct	0.62 *	166.8°	01-abr	0.46 *	142.7°	08-mar	0.92 *	151.2°	16-mar	0.08
Ebenaceae													
<i>Diospyros anisandra</i>	7	60°	14-dic	0.05 *	122.5°	15-feb	0.45	-	-	-	-	-	-
		58.5°	12-dic	0.20 *	124°	17-feb	0.54 *	-	-	-	-	-	-
<i>Diospyros salicifolia</i>	5	38.5°	22-nov	0.08 *	144°	09-mar	0.62 *	-	-	-	-	-	-
		50.8°	05-dic	0.29 *	131.7°	25-feb	0.62 *	-	-	-	-	-	-
<i>Diospyros tetrasperma</i>	14	37°	21-nov	0.05	145.5°	11-mar	0.73 *	-	-	-	-	-	-
		63.7°	18-dic	0.17 *	118.8°	11-feb	0.66 *	-	-	-	-	-	-
Erythroxylaceae													
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	27	7.6°	22-oct	0.08 *	174.9°	09-abr	0.49 *	-	-	-	-	-	-
		42.6°	26-nov	0.26 *	139.9°	05-mar	0.64 *	60.8°	15-dic	1.00 *	-	-	-
Euphorbiaceae													
<i>Jatropha gaumeri</i>	9	10.4°	25-oct	0.27 *	172.1°	06-abr	0.64	170.4°	05-abr	0.98 *	152.1°	17-mar	1.00 *
		11.3°	25-oct	0.45 *	171.2°	06-abr	0.63 *	170.4°	05-abr	0.98 *	130.1°	23-feb	0.33
Fabaceae													
<i>Albizia tomentosa</i>	5	15.7°	29-oct	0.08 *	166.8°	01-abr	0.55 *	-	-	-	173°	07-abr	0.89 *
		14.4°	28-oct	0.02	168.1°	02-abr	0.22 *	95.6°	19-ene	0.96 *	170.4°	05-abr	0.98 *
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	32	7.8°	22-oct	0.16 *	174.7°	03-abr	0.58 *	167.7°	02-abr	0.97 *	176.5°	11-abr	0.99 *
		12.8°	27-oct	0.24 *	169.7°	04-abr	0.59 *	0°	-	-	0°	15-oct	1.00
<i>Chloroleucon mangense</i>	5	15.7°	30-oct	0.11 *	168.3°	03-abr	0.40 *	136.9°	02-mar	0.98 *	123.9°	17-feb	0.88 *
		10.7°	25-oct	0.12 *	173.2°	08-abr	0.32	-	-	-	121.7°	14-feb	1.00 *

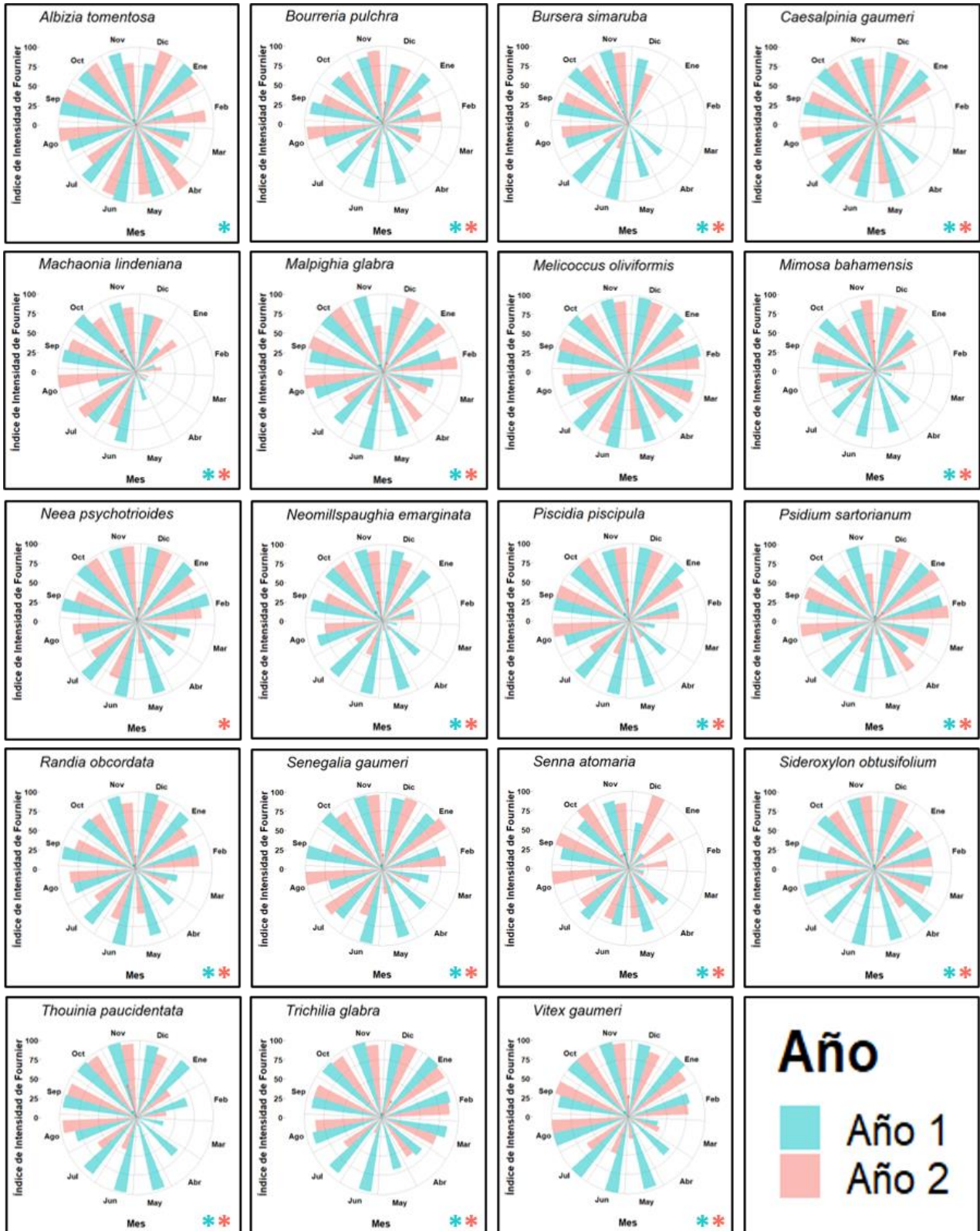
**Tabla 3.2** (Continuación) Parámetros del análisis de estadística circular para las especies más representativas. n: número de individuos monitoreados,  $\mu$ : ángulo medio, r: longitud del vector medio. \*: ángulo medio  $\mu$  estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ). Para cada especie se presentan los dos años de evaluación: la fila en color blanco corresponde al primer año, mientras que la fila en color gris corresponde al segundo año de evaluación.

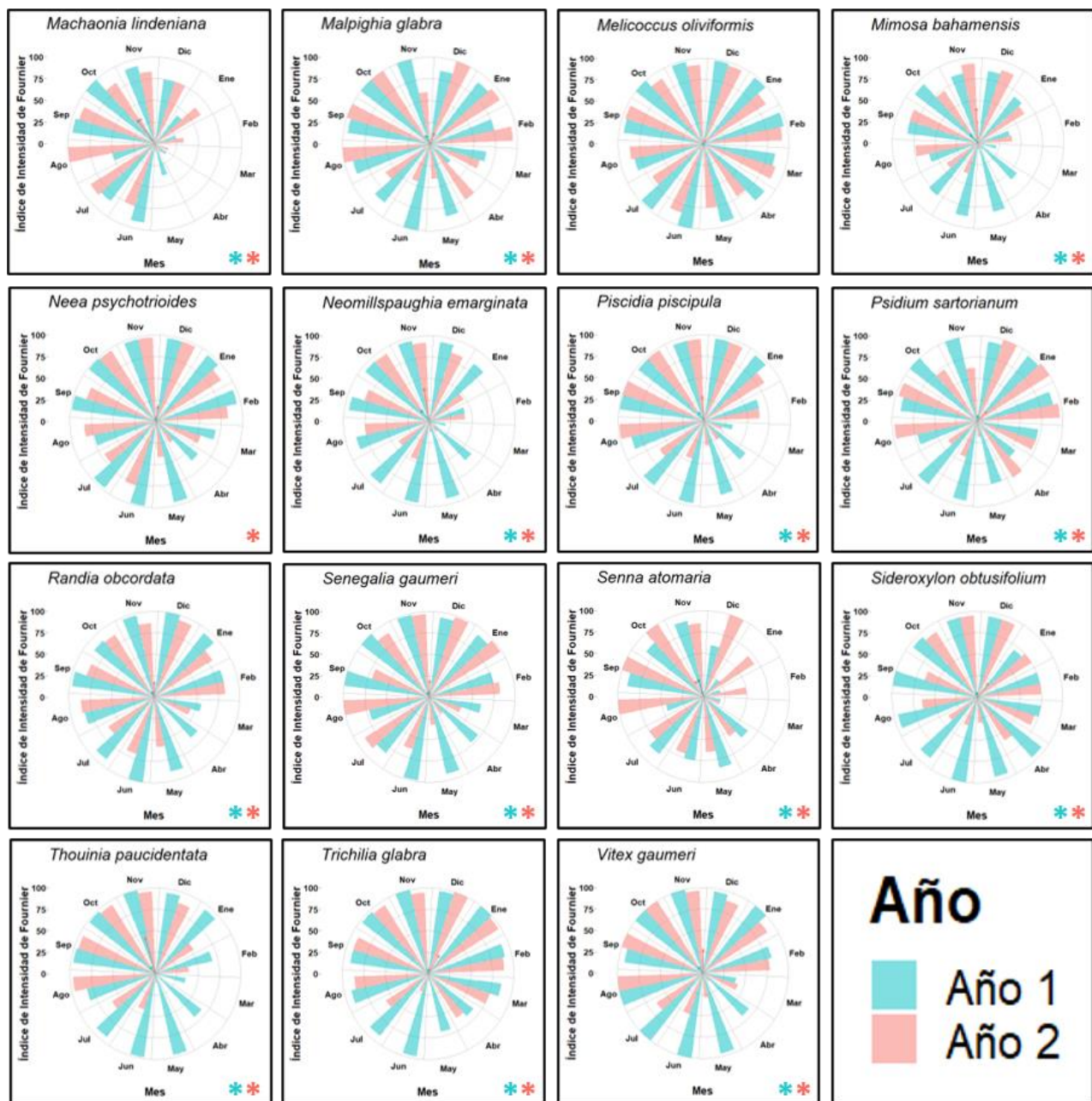
Familia/Especie	n	Etapa fenológica											
		Foliación			Defoliación			Floración			Fructificación		
		$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r
Fabaceae													
<i>Lonchocarpus hondurensis</i>	5	18.5°	02-nov	0.22 *	164°	29-mar	0.59 *	161.7°	27-mar	0.88 *	-	-	-
		0.9°	15-oct	0.34 *	181.6°	16-abr	0.76 *	158.1°	23-mar	0.99 *	-	-	-
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	5	16.5°	31-oct	0.10 *	166°	28-jun	0.40 *	76°	30-dic	0.72 *	152.1°	13-mar	1.00 *
		31.7°	15-nov	0.40 *	150.8°	31-mar	0.47 *	30.4°	14-nov	1.00 *	-	-	-
<i>Lonchocarpus xuul</i>	32	14.2°	28-oct	0.08 *	168.3°	16-mar	0.62 *	-	-	-	-	-	-
		37.5°	21-nov	0.38 *	145°	10-mar	0.59 *	30.4°	14-nov	1.00 *	-	-	-
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	47	9.1°	23-oct	0.10 *	173.4°	08-abr	0.50 *	138.9°	04-mar	0.98 *	29.5°	13-nov	0.66 *
		30.2°	14-nov	0.28 *	152.3°	17-mar	0.61 *	91.3°	15-ene	1.00 *	53.3°	07-dic	0.28 *
<i>Mimosa bahamensis</i>	30	0.1°	15-oct	0.14 *	182.4°	17-abr	0.32 *	6.3°	20-oct	0.21	132.3°	25-feb	0.75 *
		39.9°	24-nov	0.41 *	142.6°	08-mar	0.44 *	60.8°	15-dic	1.00	152.1°	17-mar	0.73 *
<i>Piscidia piscipula</i>	50	7.3°	21-oct	0.12 *	175.2°	10-abr	0.63 *	162.7°	28-mar	0.93 *	134.2°	27-feb	0.88 *
		37.7°	21-nov	0.29 *	144.8°	10-mar	0.63 *	150°	15-mar	0.98 *	135.4°	28-feb	0.96 *
<i>Senegalia gaumeri</i>	16	23.9°	07-nov	0.06 *	158.6°	24-mar	0.40 *	88.7°	12-ene	0.89 *	50.2°	04-dic	0.35 *
		43.8°	27-nov	0.20 *	138.7°	04-mar	0.57 *	55.2°	09-dic	0.94 *	66.8°	21-dic	0.77 *
<i>Senna atomaria</i>	5	25°	08-nov	0.21 *	157.5°	13-abr	0.35 *	158.1°	23-mar	0.82 *	126.8°	20-feb	0.13 *
		13.2°	27-oct	0.20 *	169.3°	04-mar	0.59 *	142.7°	08-mar	0.94 *	69.4°	23-dic	0.39 *
Lamiaceae													
<i>Vitex gaumeri</i>	7	4°	18-oct	0.09 *	178.5°	13-abr	0.80 *	152.1°	17-mar	1.00 *	108.7°	01-feb	0.85 *
		42°	26-nov	0.28 *	140.5°	05-mar	0.67 *	130.7°	24-feb	0.95 *	82.3°	05-ene	0.84 *
Malpighiaceae													
<i>Malpighia glabra</i>	5	15.6°	30-oct	0.11 *	166.9°	01-abr	0.57 *	152.1°	17-mar	1.00 *	-	-	-
		63.5	17-dic	0.14 *	119°	12-feb	0.48	121.7°	14-feb	1.00 *	-	-	-
Meliaceae													
<i>Trichilia glabra</i>	9	49.3°	03-dic	0.06 *	133.2°	26-feb	0.55 *	152.1°	17-mar	1.00 *	85.2°	08-ene	0.88 *
		72.9°	27-dic	0.25 *	109.6°	02-feb	0.67 *	152.1°	14-mar	1.00 *	69.1°	23-dic	0.82 *
Myrtaceae													
<i>Psidium sartorianum</i>	8	48°	02-dic	0.07 *	134.5°	27-feb	0.46 *	-	-	-	-	-	-
		86.5°	10-ene	0.16 *	96°	19-ene	0.45 *	60.8°	15-dic	1.00 *	-	-	-
Nyctaginaceae													
<i>Neea psychotrioides</i>	18	35.1°	19-nov	0.05	147.4°	12-mar	0.44 *	127.2°	20-feb	0.99 *	121.7°	14-feb	1.00 *
		48°	02-dic	0.18 *	134.5°	27-feb	0.55 *	-	-	-	91.3°	15-ene	1.00 *



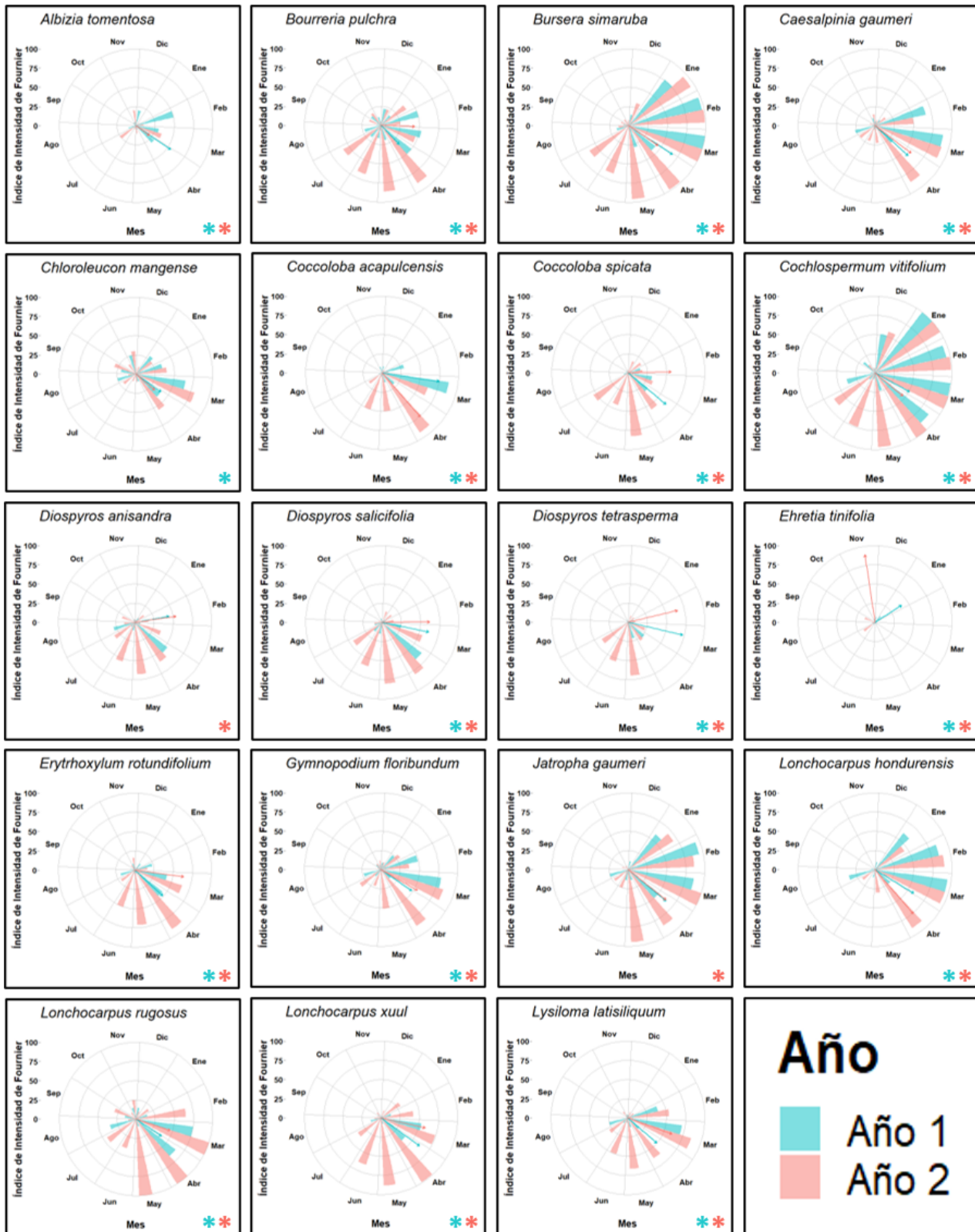
**Tabla 3.2** (Continuación) Parámetros del análisis de estadística circular para las especies más representativas. n: número de individuos monitoreados,  $\mu$ : ángulo medio, r: longitud del vector medio. \*: ángulo medio  $\mu$  estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ). Para cada especie se presentan los dos años de evaluación: la fila en color blanco corresponde al primer año, mientras que la fila en color gris corresponde al segundo año de evaluación.

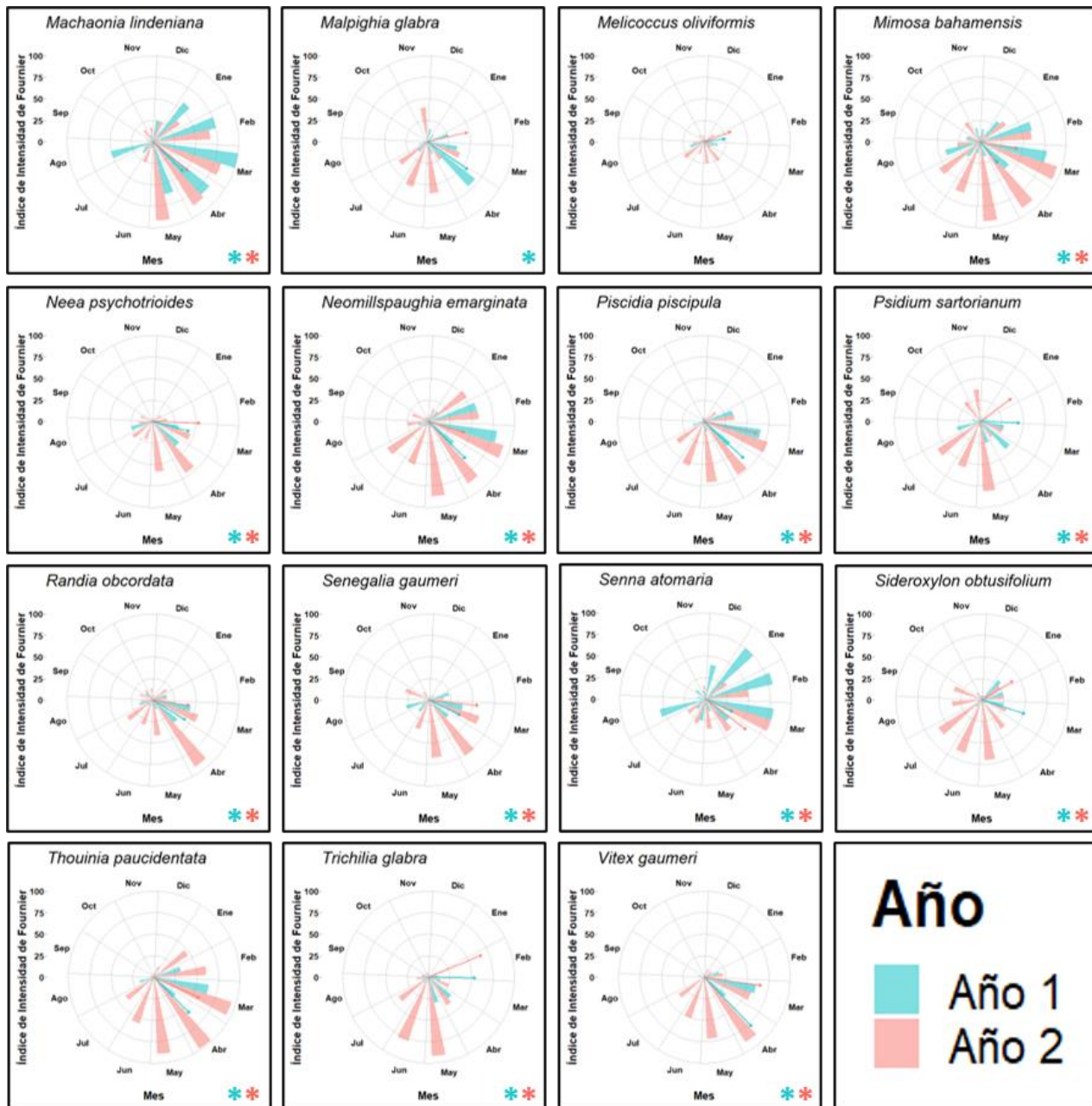
Familia/Especie	n	Etapa fenológica											
		Foliación			Defoliación			Floración			Fructificación		
		$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r	$\mu$	Fecha	r
Polygonaceae													
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	6	1.2°	15-oct	0.13 *	140.7°	06-mar	0.75 *	121.7°	14-feb	1.00 *	91.3°	15-ene	1.00 *
		41.8°	25-nov	0.25 *	181.3°	16-abr	0.76 *	114.2°	07-feb	0.99 *	121.7°	14-feb	1.00 *
<i>Coccoloba spicata</i>	20	10.3°	24-oct	0.06 *	172.2°	07-abr	0.64 *	121.7°	14-feb	1.00 *	44.8°	28-nov	0.84 *
		51.5°	05-dic	0.22 *	131°	24-feb	0.56 *	-	-	-	43.7°	27-nov	0.83 *
<i>Gymnopodium floribundum</i>	30	15.6°	30-oct	0.12 *	166.9°	01-abr	0.49 *	143.7°	09-mar	0.63 *	155°	20-mar	0.78 *
		20.4°	04-nov	0.26 *	162.1°	27-mar	0.55 *	134°	27-feb	0.98 *	89.3°	13-ene	0.57
<i>Neomillspaughia emarginata</i>	27	4.8°	19-oct	0.16 *	177.7°	12-abr	0.61 *	10.1°	24-oct	0.88 *	142.7°	08-mar	0.21
		33.2°	17-nov	0.39 *	149.3°	14-mar	0.44 *	9.3°	23-oct	0.88 *	104.6°	28-ene	0.51 *
Rubiaceae													
<i>Machaonia lindeniana</i>	6	5.7°	20-oct	0.34 *	176.8°	11-abr	0.49 *	-	-	-	-	-	-
		10.6°	25-oct	0.34 *	171.9°	06-abr	0.53 *	60.8°	15-dic	1.00 *	120.4°	04-nov	0.98 *
<i>Randia obcordata</i>	9	18.8°	02-nov	0.07 *	163.7°	29-mar	0.45 *	-	-	-	56.8°	11-dic	0.86 *
		42.1°	26-nov	0.18 *	140.4°	05-mar	0.43 *	121.7°	14-feb	1.00 *	21.8°	05-nov	0.82 *
Sapindaceae													
<i>Melicoccus oliviformis</i>	13	58.4°	12-dic	0.01	124.1°	17-feb	0.24	91.3°	15-ene	1.00 *	-	-	-
		71.1°	25-dic	0.05	111.4°	04-feb	0.33	91.3°	15-ene	1.00	179.5°	14-abr	0.71 *
<i>Thouinia paucidentata</i>	51	4.8°	19-oct	0.10 *	177.7°	12-abr	0.59 *	120.3°	13-feb	0.65 *	2.3°	16-oct	0.95 *
		26.1°	09-nov	0.44 *	156.4°	22-mar	0.58 *	149.7°	15-mar	1.00 *	35.4°	19-nov	0.81 *
Sapotaceae													
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	5	32.1°	16-nov	0.06 *	150.4°	15-mar	0.52 *	-	-	-	-	-	-
		81.8°	05-ene	0.21 *	100.7°	24-ene	0.42 *	-	-	-	-	-	-





**Figura 3.5.** Histogramas circulares de la foliación para las especies dominantes. Cada barra representa el índice de intensidad de Fournier registrado para cada especie en cada uno de los meses evaluados. Las flechas rojas representan el vector medio. \*: ángulo medio  $\mu$  estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ).





**Figura 3.6.** Histogramas circulares de la defoliación para las especies dominantes. Cada barra representa el índice de intensidad de Fournier registrado para cada especie en cada uno de los meses evaluados. Las flechas rojas representan el vector medio. \*: ángulo medio  $\mu$  estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ).

La fenología reproductiva también mostró un patrón marcadamente estacional el cual fue estadísticamente significativo para todas las especies evaluadas. El ángulo medio tanto para la

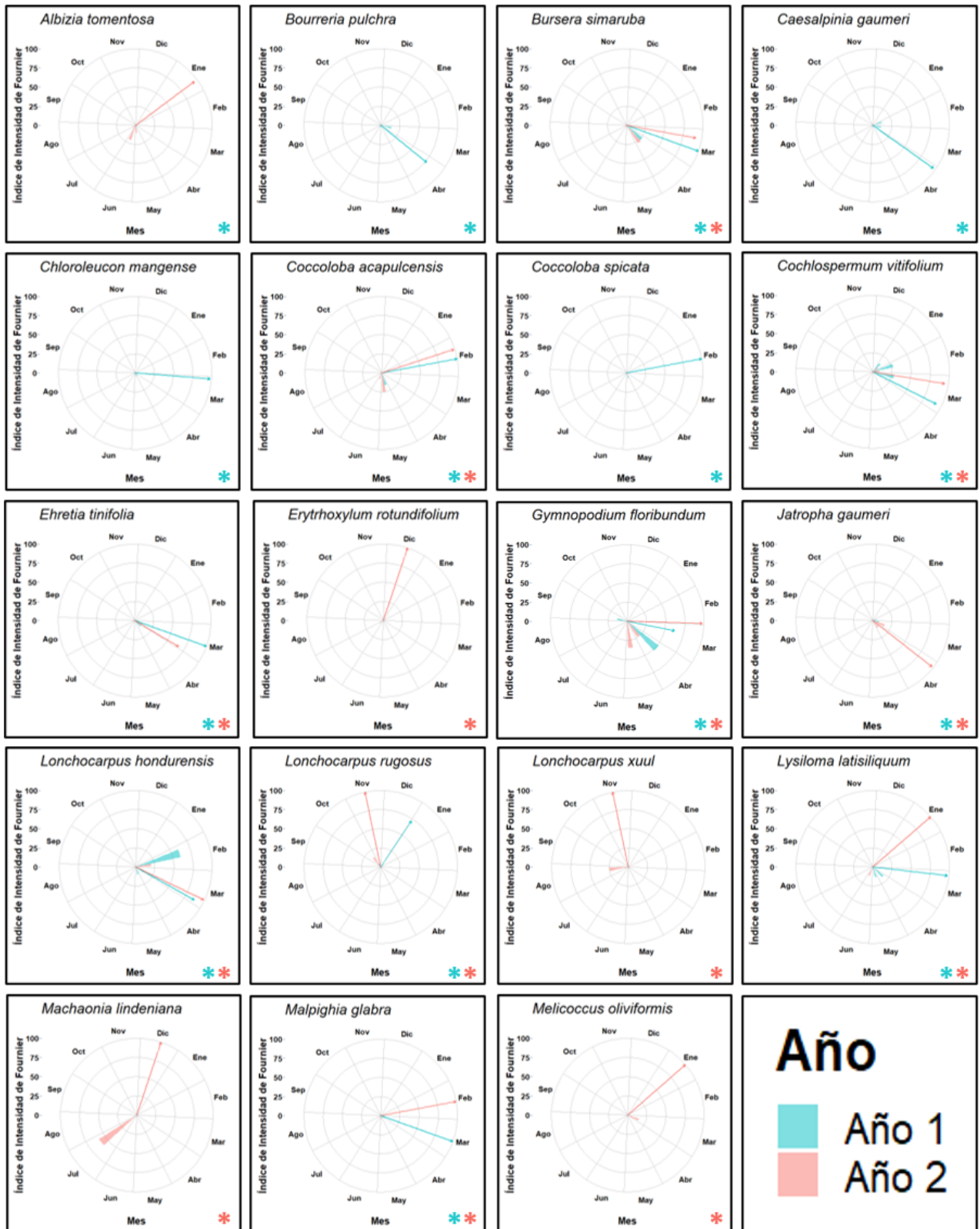
---

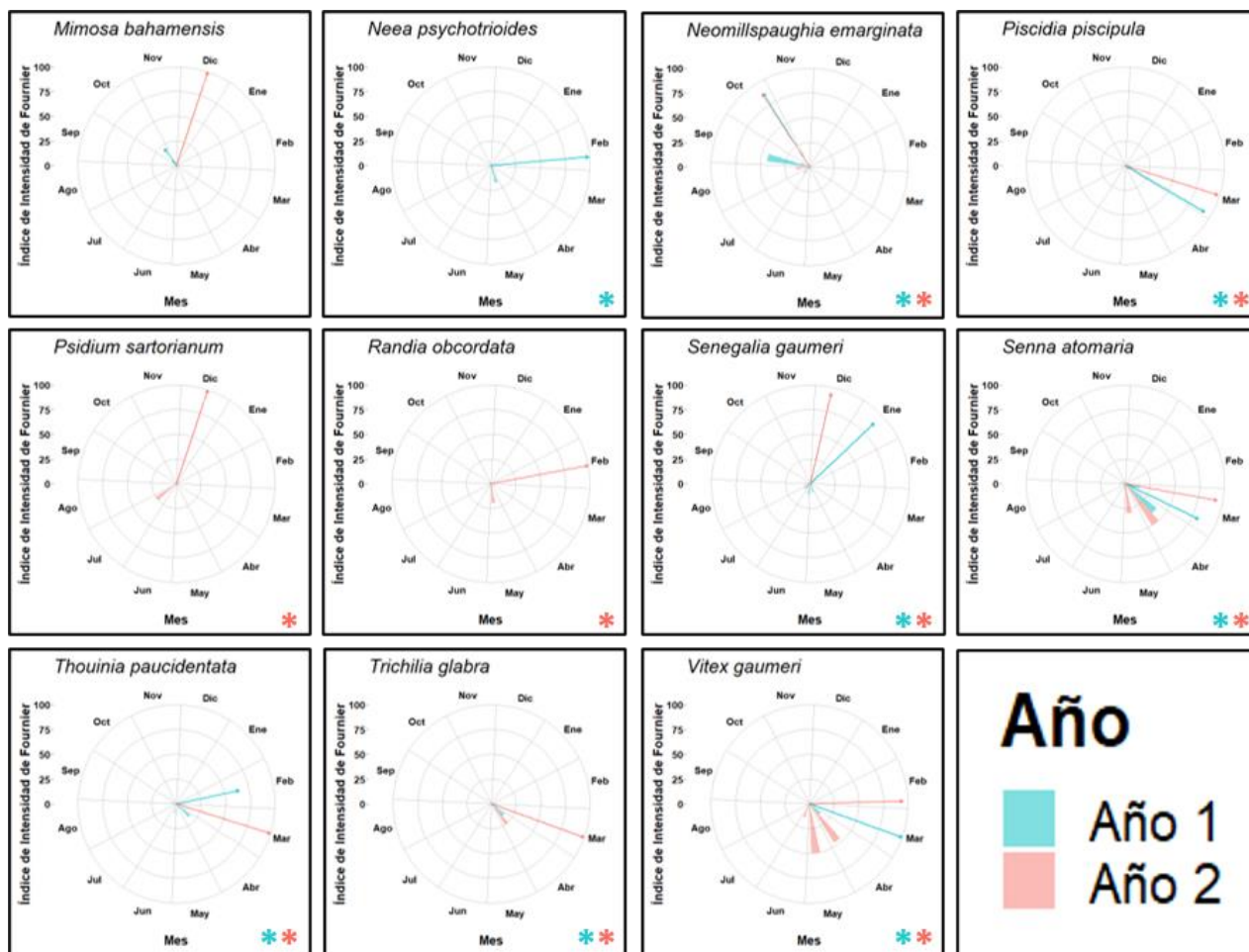
floración como para la fructificación se presentó entre enero y marzo (Figuras 3.6 y 3.7, respectivamente).

Considerando únicamente aquellas especies que presentaron las fases reproductivas durante los dos años de evaluación, se encontró que para la mayoría de las especies la floración y la fructificación se presentaron más tarde en el segundo año de evaluación que en el primero. Sin embargo, de acuerdo con la prueba de Watson-Williams (F), estas diferencias entre los años de evaluación sólo fueron significativas para la mitad de las especies: *Cochlospermum vitifolium*, *Jatropha gaumeri*, *Lonchocarpus rugosus*, *Lysiloma latisiliquum*, *Senegalia gaumeri*, *Vitex gaumeri* y *Coccoloba acapulcencis*. Adicionalmente, la prueba de Watson-Williams (F) señaló que existen diferencias estadísticamente significativas en el ángulo medio entre las especies, tanto para la floración como para la fructificación.

En cuanto al Índice de actividad, el cual representa la sincronía entre los individuos para cada una de las fenofases, se presenta en Figura 3.8. Para la fenología vegetativa, a excepción de las especies *Ehretia tinifolia* y *Melicoccus oliviformis*, se observó patrón marcadamente estacional, el cual coincide con la disminución de la cobertura foliar que mostraron la mayoría de las especies durante los meses de mayor sequía. En cuanto a la fenología reproductiva se evidenció que, si bien el patrón del índice de actividad coincidió con el del índice de intensidad, tanto para la floración como para la fructificación la sincronía entre los individuos presentó valores muy bajos.

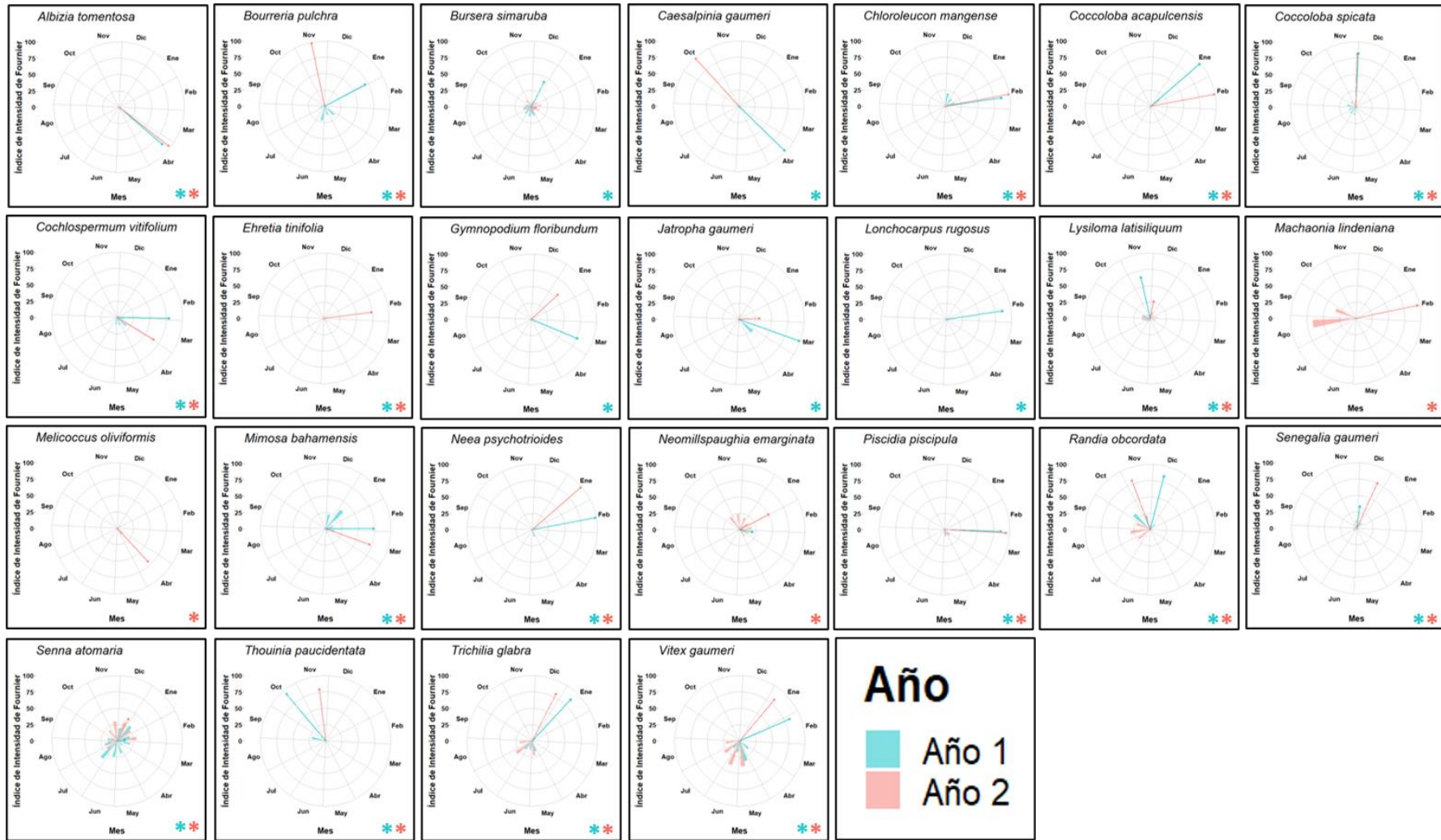
Las especies bajo estudio fueron clasificadas conforme al hábito foliar observado en términos de la pérdida de cobertura foliar durante el periodo de estudio. La mayoría de las especies fueron clasificadas como deciduas y semideciduas, mientras que sólo dos especies fueron consideradas como perennifolias. Adicionalmente, se evidenció que, para la mayoría de las especies, hubo una diferencia en la clasificación de acuerdo al año de evaluación (Tabla 3.3). En particular, varias especies clasificadas como semideciduas o brevideciduas en el primer año (el más lluvioso), se clasificaron como deciduas en el segundo año (más seco).



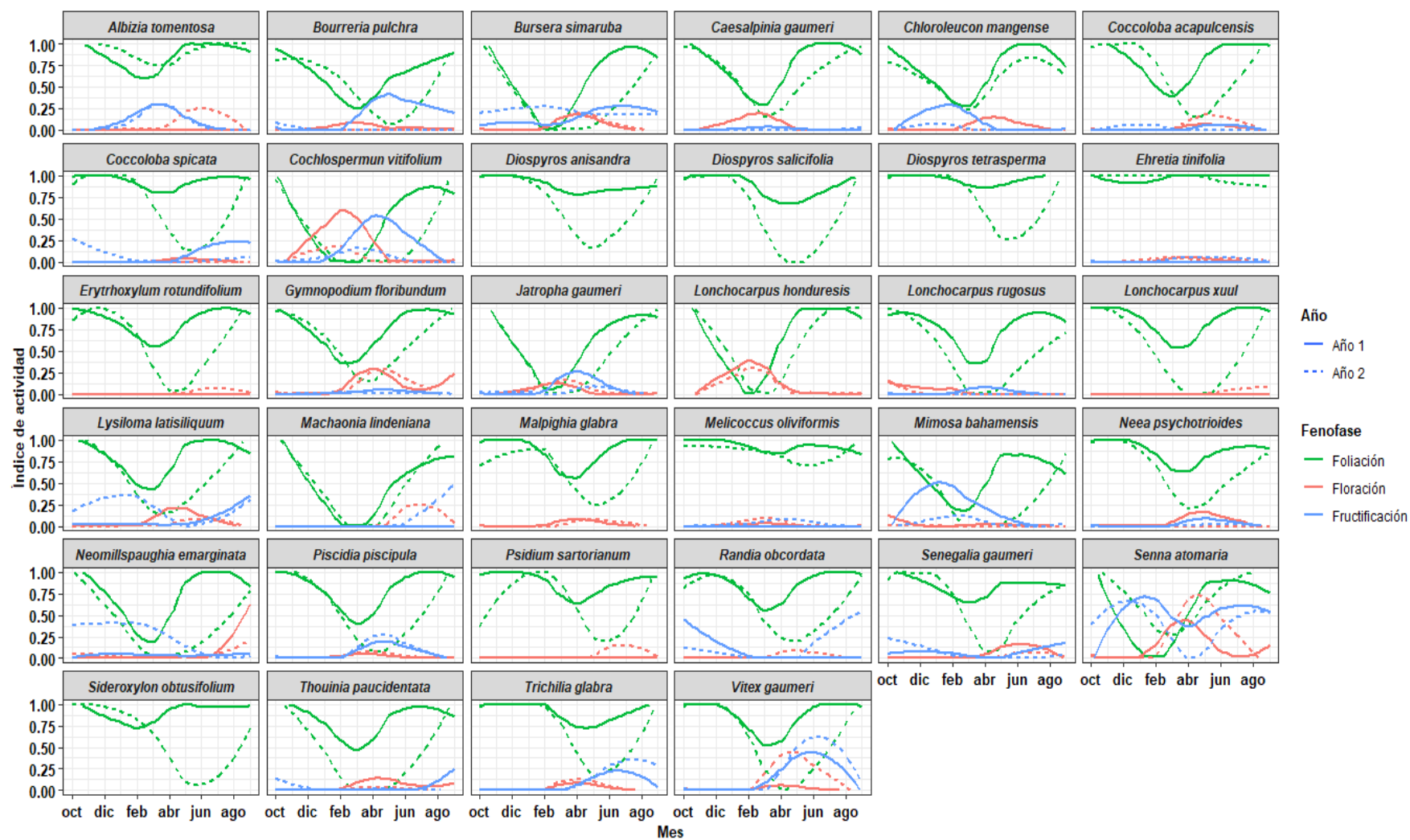


**Figura 3.7** Histogramas circulares de la floración para las especies dominantes. Cada barra representa el índice de intensidad de Fournier registrado para cada especie en cada uno de los meses evaluados. Las flechas rojas representan el vector medio. \*: ángulo medio  $\mu$  estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ).





**Figura 3.8.** Histogramas circulares de la fructificación para las especies dominantes. Cada barra representa el índice de intensidad de Fournier registrado para cada especie en cada uno de los meses evaluados. Las flechas rojas representan el vector medio. \*: ángulo medio  $\mu$  estadísticamente significativo mediante la prueba de Rayleigh ( $p < 0.001$ ).



**Figura 3.9** Índice de actividad para la fenología vegetativa y reproductiva de las especies dominantes en un bosque tropical seco subcaducifolio.

**Tabla 3.3** Clasificación de las especies de acuerdo con el hábito foliar observado durante el periodo de estudio en términos del porcentaje de pérdida de cobertura foliar: 1) Decidua: 76-100%, 2) Semidecidua: 51-75% 3) Brevidecidua: 26-50% y 4) Perennifolia: 0-25%.

Familia/Especie	Hábito foliar	
	Año 1	Año 2
Bixaceae		
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Decidua	Decidua
Boraginaceae		
<i>Bourreria pulchra</i>	Semidecidua	Decidua
<i>Ehretia tinifolia</i>	Perennifolia	Perennifolia
Burseraceae		
<i>Bursera simaruba</i>	Decidua	Decidua
Ebenaceae		
<i>Diospyros anisandra</i>	Semidecidua	Semidecidua
<i>Diospyros salicifolia</i>	Semidecidua	Decidua
<i>Diospyros tetrasperma</i>	Brevidecidua	Semidecidua
Erythroxylaceae		
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	Brevidecidua	Semidecidua
Euphorbiaceae		
<i>Jatropha gaumeri</i>	Decidua	Decidua
Fabaceae		
<i>Albizia tomentosa</i>	Brevidecidua	Brevidecidua
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	Decidua	Decidua
<i>Chloroleucon mangense</i>	Semidecidua	Decidua
<i>Lonchocarpus hondurensis</i>	Decidua	Decidua
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	Semidecidua	Decidua
<i>Lonchocarpus xuul</i>	Semidecidua	Decidua
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	Semidecidua	Decidua
<i>Mimosa bahamensis</i>	Decidua	Decidua
<i>Piscidia piscipula</i>	Semidecidua	Decidua
<i>Senegalia gaumeri</i>	Brevidecidua	Semidecidua
<i>Senna atomaria</i>	Decidua	Decidua
Lamiaceae		
<i>Vitex gaumeri</i>	Semidecidua	Decidua
Malpighiaceae		
<i>Malpighia glabra</i>	Semidecidua	Semidecidua
Meliaceae		
<i>Trichilia glabra</i>	Brevidecidua	Decidua
Myrtaceae		
<i>Psidium sartorianum</i>	Brevidecidua	Decidua
Nyctaginaceae		
<i>Neea psychotrioides</i>	Brevidecidua	Semidecidua
Polygonaceae		
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	Decidua	Decidua
<i>Coccoloba spicata</i>	Brevidecidua	Decidua
<i>Gymnopodium floribundum</i>	Decidua	Decidua
<i>Neomillspaughia emarginata</i>	Decidua	Decidua
Rubiaceae		
<i>Machaonia lindeniana</i>	Decidua	Decidua
<i>Randia obcordata</i>	Brevidecidua	Decidua
Sapindaceae		
<i>Melicoccus oliviformis</i>	Perennifolia	Perennifolia
<i>Thouinia paucidentata</i>	Semidecidua	Decidua
Sapotaceae		
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Brevidecidua	Semidecidua

Al realizar el análisis de la relación de las estrategias de fenología foliar con las variables ambientales observadas durante el periodo de estudio, se evidenció que el déficit de presión de vapor fue la variable explicativa más importante para la foliación de las especies, el cual presentó una asociación negativa. Además, las especies brevidecíduas, semidecíduas y decíduas, presentaron una asociación positiva con la radiación neta, mientras que las especies semidecíduas y las perennifolias presentaron una asociación negativa con la temperatura máxima. A excepción de las especies semidecíduas, otra variable explicativa importante en la fenología foliar de las especies fue el fotoperíodo, el cual presentó una asociación positiva para las especies brevidecíduas y decíduas, mientras que para las especies perennifolias la asociación fue negativa.

**Tabla 3.4** Parámetros de regresión múltiple entre la fenología vegetativa y las variables ambientales observadas durante el periodo de estudio ( ) variables con  $p < 0.1$ \* variables con  $p < 0.05$ ; \*\* variables con  $p < 0.01$ ; \*\*\* variables con  $p < 0.001$ .

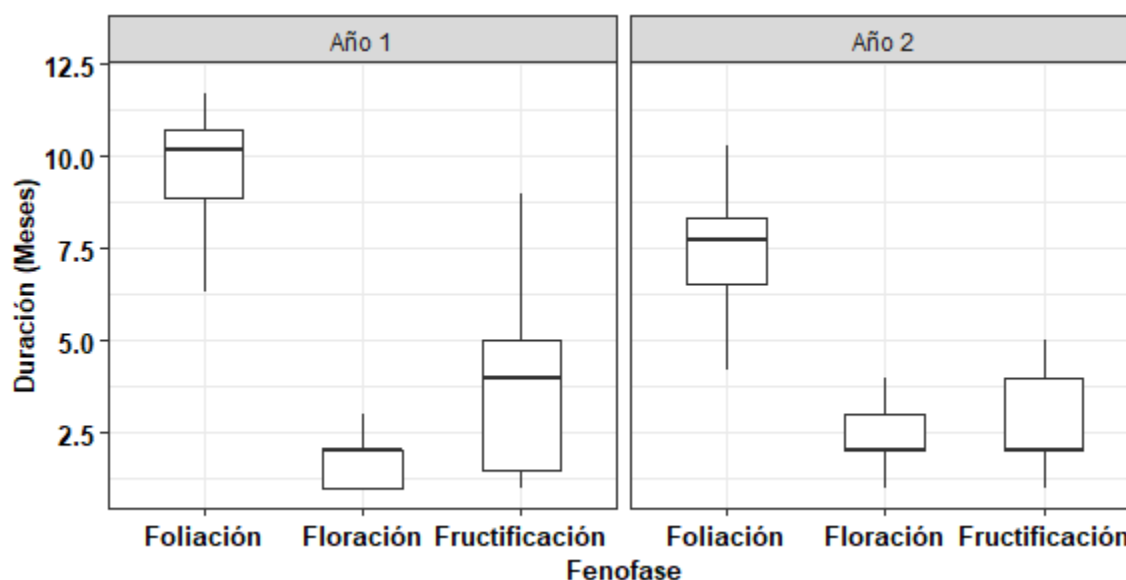
Hábito Foliar	Variables explicativas	$\beta$ (Error estándar)	$\beta$ Estandarizado	R <sup>2</sup>	VIF	AIC
Perennifolia	Intercepto	115.07 (15.38)***		0.26	1.74	148.13
	T_Max	-0.41 (0.27)	-0.37			
	Fotoperíodo	-0.44 (1.66)	-0.07			
Decidua	DPV	-1.38 (1.70)	-0.17	0.80	1.24	199.70
	Intercepto	-23.18 (44.33)				
	Fotoperíodo	9.43 (3.80)*	0.27			
	DPV.	-77.96 (10.23)***	-1.75			
Semidecudia	Radiación neta	0.50 (0.11)***	1.03	0.82	5.17	180.55
	Intercepto	128.47 (16.43)***				
	T_Max.	-1.01 (0.45)*	-0.23			
	DPV.	-47.37 (7.49)***	-1.47			
Brevidecudia	Radiación neta	0.30 (0.08)**	0.86	0.57	5.93	180.02
	Intercepto	87.85 (29.42)**				
	Fotoperíodo	0.51 (2.52)	0.03			
	DPV	-29.14 (6.79)***	-1.43			
	Radiación neta	0.19 (0.07)*	0.86		5.17	

Al realizar el análisis de la relación de las estrategias de fenología reproductiva con las variables ambientales observadas durante el periodo de estudio, se evidenció que tanto para la floración como para la fructificación las variables explicativas más importantes fueron el déficit de presión de vapor y el fotoperíodo, los cuales se asociaron de forma positiva casos. Adicionalmente, la floración presentó una asociación negativa con la radiación neta y la fructificación mostró una asociación negativa con la precipitación (Tabla 3.5).

**Tabla 3.5** Parámetros de regresión múltiple entre la fenología reproductiva y las variables ambientales observadas durante el periodo de estudio ( ) variables con  $p < 0.1$ \* variables con  $p < 0.05$ ; \*\* variables con  $p < 0.01$ ; \*\*\* variables con  $p < 0.001$ .

Fenofase	VARIABLES explicativas	$\beta$ (Error estándar)	$\beta$ Estandarizado	R <sup>2</sup>	VIF	AIC
Floración	Intercepto	-5.21 (3.94)		0.61	1.24	83.59
	Fotoperiodo	0.47 (0.33)	0.21			
	DPV	3.65 (0.91)***	1.27			
	Radiación neta	-0.02 (0.009)*	-0.75			
Fructificación	Intercepto	-3.19 (3.03)		0.33	1.27	69.37
	Precipitación	-0.003 (0.001)	-0.35			
	Fotoperiodo	0.59 (0.25)	0.48			
	DPV	-0.64 (0.35)	-0.40			

En cuanto a la duración de las fenofases, la fenología vegetativa (foliación) mostró una gran variabilidad entre las especies y se evidenció que la duración fue menor durante el segundo año de evaluación. Para la fenología reproductiva, la floración fue similar entre especies y fue ligeramente mayor en el segundo año de evaluación, mientras que la fructificación mostró una gran variabilidad, particularmente para el primer año de evaluación, y fue menor durante el segundo año de evaluación (Figura 3.10).



**Figura 3.10** Diagrama de cajas representando la mediana y la duración en meses de la fenología vegetativa y reproductiva de las especies dominantes en un bosque tropical seco subcaducifolio.

De acuerdo con las definiciones propuestas por Newstrom (1994b), se analizaron los patrones de floración en términos de frecuencia y duración, encontrando que en la mayoría de las especies la floración tuvo una periodicidad o frecuencia anual con una duración Intermedia entre 2 y 4 meses (Tabla 3.6).

**Tabla 3.6** Frecuencia y duración de la floración de las especies más representativas del sitio de estudio acorde a las definiciones propuestas por Newstrom et al. (1994). Frecuencia: 1) Continua: durante todo el año, 2) Sub-anual: múltiples fases irregulares por año, 3) Anual: Una sola fase importante por año y 4) Supra-anual: ciclos multianuales. Duración: 1) Breve: Sólo 1 mes, 2) Intermedia: entre 2 y 4 meses, 3) Extendida: más de 5 meses de duración. (.): duración en meses.

Familia/Especie	Frecuencia	Duración	
Bixaceae			
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Anual	Intermedia	(3)
Boraginaceae			
<i>Bourreria pulchra</i>	Anual	Breve	(1)
<i>Ehretia tinifolia</i>	Anual	Intermedia	(3)
Burseraceae			
<i>Bursera simaruba</i>	Anual	Intermedia	(4)
Ebenaceae			
<i>Diospyros anisandra</i>	-	-	
<i>Diospyros salicifolia</i>	-	-	
<i>Diospyros tetrasperma</i>	-	-	
Erythroxylaceae			
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	Supra-anual	Intermedia	(2)
Euphorbiaceae			
<i>Jatropha gaumeri</i>	Anual	Intermedia	(2)
Fabaceae			
<i>Albizia tomentosa</i>	Supra-anual	Intermedia	(3)
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	Anual	Intermedia	(2)
<i>Chloroleucon mangense</i>	Anual	Intermedia	(2)
<i>Lonchocarpus hondurensis</i>	Anual	Intermedia	(3)
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	Anual	Intermedia	(2)
<i>Lonchocarpus xuul</i>		-	
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	Anual	Intermedia	(2)
<i>Mimosa bahamensis</i>	Anual	Intermedia	(2)
<i>Piscidia piscipula</i>	Anual	Intermedia	(4)
<i>Senegalia gaumeri</i>	Anual	Intermedia	(4)
<i>Senna atomaria</i>	Anual	Intermedia	(2)
Lamiaceae			
<i>Vitex gaumeri</i>	Anual	Intermedia	(4)
Malpighiaceae			
<i>Malpighia glabra</i>	Anual	Intermedia	(2)
Meliaceae			
<i>Trichilia glabra</i>	Anual	Intermedia	(2)
Myrtaceae			
<i>Psidium sartorianum</i>	Supra-anual	Intermedia	(2)
Nyctaginaceae			
<i>Neea psychotrioides</i>	Anual	Intermedia	(2)
Polygonaceae			
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	Anual	Intermedia	(3)
<i>Coccoloba spicata</i>	Anual	Breve	(1)
<i>Gymnopodium floribundum</i>	Anual	Intermedia	(3)
<i>Neomillspaughia emarginata</i>	Anual	Intermedia	(3)
Rubiaceae			
<i>Machaonia lindeniana</i>		Intermedia	(2)
<i>Randia obcordata</i>		Intermedia	(2)
Sapindaceae			
<i>Melicoccus oliviformis</i>	Anual	Intermedia	(2)
<i>Thouinia paucidentata</i>	Anual	Intermedia	(2)
Sapotaceae			
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>			

### 3.4. DISCUSIÓN

En este estudio se evaluaron los cambios en la fenología vegetativa y reproductiva de la vegetación leñosa en un bosque tropical seco subcaducifolio durante dos años y en condiciones climáticas contrastantes. Esta evaluación se realizó en dos niveles: a nivel de comunidad y a nivel de especie. A nivel de comunidad, los patrones de la fenología foliar fueron evaluados en términos de caducidad foliar, utilizando dos índices de caducidad: 1) la proporción de especies deciduas y 2) la proporción de individuos deciduos. Se encontró que la proporción de especies deciduas fue mayor en la categoría de menor edad de sucesión, aunque esta diferencia no fue estadísticamente significativa. Este mismo patrón fue encontrado para la proporción de individuos deciduos, siendo significativamente mayor en edades tempranas de la sucesión.

El patrón encontrado es consistente con lo reportado en otros estudios en bosques tropicales secos, tales como los desarrollados por Sanaphre-Villanueva *et al.* (2017), Chi *et al.* (2015) y Condit *et al.* (2000). Estos estudios señalan que en etapas tempranas de sucesión hay una mayor proporción de especies deciduas, coincidiendo con lo predicho en la cuarta hipótesis (ver capítulo I) y puede atribuirse a que, en hábitats perturbados, durante las edades tempranas de sucesión hay una estructura de la vegetación menos compleja, lo que trae como consecuencia condiciones microambientales más desfavorables, con mayores valores de temperatura, evapotranspiración y radiación (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Por lo tanto, en estas condiciones desfavorables, las especies adoptan una estrategia decidua con altas tasas de crecimiento, el cual está limitado a los periodos en los que las condiciones ambientales son favorables (i.e. durante la temporada de lluvia). A medida que avanza el proceso de sucesión, la estructura de la vegetación se recupera, lo que a su vez promueve el cierre del dosel, resultando en una reducción en la temperatura, evapotranspiración y radiación, así como una mayor disponibilidad de agua en el suelo (Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), además de la recuperación de las propiedades del suelo (Li *et al.*, 2013). Bajo estas condiciones, las especies pueden prolongar la temporada de crecimiento y, por lo tanto, adoptar una estrategia perennifolia para compensar el costo energético de generar hojas de mayor duración (Givnish, 2002).

Algunos estudios realizados en la misma área de estudio, los estudios previos realizados por (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2015; Ramírez-Guardado, 2015; Dupuy *et al.*, 2012) reportaron que la estructura de la vegetación, determinada principalmente por la altura de los árboles, el área basal y la biomasa, aumentan rápidamente durante los primeros años de la sucesión, lo cual apoya la idea de que a medida que avanza el proceso de sucesión hay una rápida recuperación

---

en la estructura de la vegetación, lo que a su vez promueve el cierre del dosel y el aumento de la capa del mantillo, que repercute en una mayor disponibilidad de agua (Li *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011).

Por otro lado, los resultados encontrados fueron opuestos a lo esperado en la cuarta hipótesis (ver capítulo I) en cuanto a las categorías de posición topográfica. Se pensaba que en las zonas ubicadas en cerro debería haber una mayor proporción de especies deciduas en comparación con las zonas ubicadas en planicie. Esto se debe a que las zonas de pendiente presentan una mayor escorrentía y filtración de agua, con una consecuente disminución en la disponibilidad de agua en el suelo. Considerando que factores topográficos como el aspecto y la pendiente, influyen indirectamente en la redistribución espacial de los nutrientes del suelo a través de la escorrentía (Gallardo-Cruz *et al.*, 2009), el patrón encontrado puede deberse a que en los suelos de las zonas ubicadas en cerro sean más pobres en nutrientes. Esta deficiencia de nutrientes podría explicar el por qué para la misma zona de estudio, trabajos previos han reportado que en sitios ubicados en cerros la altura de la vegetación, el área basal y la biomasa fueron menores, mientras que la densidad de individuos y el número de especies fueron mayores, con respecto a las zonas ubicadas en planicie (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2015; Ramírez-Guardado, 2015; Dupuy *et al.*, 2012).

Es ampliamente reconocido que la caducidad foliar impone un gran reto energético para las plantas, toda vez que limita la fotosíntesis al periodo en el que el dosel está completo. Si bien es cierto que esta limitante se puede compensar con una mayor eficiencia fotosintética (Markesteyn *et al.*, 2011; Givnish, 2002), en ambientes con nutrientes limitados en donde los nutrientes disponibles son rápidamente utilizados por la vegetación y la microbiota del suelo, esta compensación puede no ser suficiente (van der Heijden *et al.*, 2008). Por lo tanto, la caducidad foliar no es una estrategia viable en este tipo de ambientes. Esto explicaría el por qué en sitios ubicados en cerros presentaron una menor proporción de especies deciduas. Este mismo patrón fue reportado por diferentes estudios, tales como Méndez-Toribio *et al.* (2020), Oliveira *et al.* (2021), Jin *et al.* (2018) y Sanaphre-Villanueva *et al.* (2017).

Se ha reportado en una gran cantidad de estudios de fenología en bosques tropicales secos que la estacionalidad de la precipitación es el principal determinante de la fenología de las comunidades vegetales en estos ecosistemas. De este modo, tanto para las categorías de edad de sucesión, como para las categorías de posición topográfica, la proporción de individuos deciduos mostró un patrón claramente estacional, presentando valores mayores durante la



temporada de sequía. Por otro lado, durante los demás meses y en los que las condiciones ambientales son más favorables, la proporción de individuos deciduos fue prácticamente nula.

El efecto de la estacionalidad fue evidente al comparar los datos entre los dos años estudiados. Estos dos años presentaron condiciones climáticas contrastantes, siendo el primer año atípicamente lluvioso y el segundo particularmente seco y con temperaturas promedio mayores. Durante este segundo año de monitoreo se observó que, en términos generales, la proporción de individuos deciduos fue mucho mayor tanto para las categorías de posición topográfica, como para las categorías de edad de sucesión, a excepción de la categoría de menor edad, la cual no presentó diferencias significativas entre los dos años. Las diferencias en la proporción de individuos deciduos durante la sucesión fue la que marcó la interacción entre las categorías de edad de sucesión y el año de evaluación y puede deberse a que, tal como se mencionó previamente, las primeras edades de sucesión se caracterizan por una mayor proporción de especies deciduas que tienen una mayor resistencia a la sequía.

De forma similar a lo reportado por Condit *et al.* (2000), en el presente estudio se observó que la proporción de individuos deciduos fue mucho menor que la proporción de especies deciduas. Este resultado pone nuevamente en evidencia que, además de la estacionalidad de la precipitación, pueden existir factores adicionales, tales como la edad de sucesión y la posición topográfica, que ejercen un control significativo en la sensibilidad de las especies vegetales que habitan en este tipo de bosque (Méndez-Toribio *et al.*, 2020; Lobo *et al.*, 2003; Bullock y Solis-Magallanes, 1990). De este modo, al comparar los patrones fenológicos de las especies dominantes en el área de estudio, se encontraron diferencias estadísticamente significativas tanto en la intensidad como en la sincronía y la duración de la foliación y la defoliación entre las especies.

Al contrastar los dos años de monitoreo, se encontraron diferencias a nivel intraespecífico para la gran mayoría de especies, toda vez que gran parte de las especies evaluadas presentaron patrones contrastantes entre los dos años de evaluación, mostrando una mayor pérdida de cobertura foliar durante el segundo año de evaluación. Por otro lado, se observó que la sincronía de la foliación de las diferentes especies mostró un patrón marcadamente estacional, exhibiendo una disminución durante el periodo de sequía, la cual fue más drástica para el segundo año. Adicionalmente, en cuanto a la duración de la foliación, también se observó una gran variabilidad entre las especies, así como una menor duración de la foliación durante el segundo año. Esta amplia variabilidad a nivel de especie refleja que, además de los factores externos que

---

influyen la fenología de la vegetación, las especies también tienen características internas que determinan la respuesta de estas a las condiciones ambientales (Violle *et al.*, 2007; Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2004).

En bosques tropicales secos se han señalado diferentes estrategias de las especies para lidiar con la sequía estacional, las cuales se han categorizado conforme a la variabilidad de sus caracteres funcionales, es decir, aquellas características que se consideran relevantes en relación con su respuesta al ambiente y/o su efecto en el funcionamiento del ecosistema. De este modo, se ha señalado que las especies deciduas presentan características que reflejan un mecanismo de evasión de la sequía, tales como un área foliar específica alta, alta capacidad fotosintética y alto contenido de nitrógeno en la hojas, mientras que las especies perennifolias, presentan características que reflejan un mecanismo de tolerancia, tales como un alto contenido de materia seca foliar y baja conductividad hidráulica (de la Riva *et al.*, 2014; Pineda-García *et al.*, 2013; Wright *et al.*, 2004). Sin embargo, diferentes estudios han reportado una importante variabilidad intraespecífica en los caracteres funcionales de las especies (Bolnick *et al.*, 2011; Albert *et al.*, 2010; Jung *et al.*, 2010). Considerando que los caracteres funcionales de las especies determinan la respuesta de estas a las condiciones ambientales, así como la resistencia durante los periodos de estrés ambiental (Kang *et al.*, 2014; Freschet *et al.*, 2010; Violle *et al.*, 2007) es posible que la respuesta diferencial de las especies que se evidenció en este estudio sea el reflejo de esa variabilidad intraespecífica en los caracteres funcionales.

Por otro lado, a excepción de las especies perennifolias, la fenología vegetativa también mostró un patrón marcadamente estacional para la mayoría de las especies, con una disminución drástica de la cobertura foliar durante la temporada de sequía y la posterior producción de hojas durante la temporada de lluvia. Este mismo patrón ha sido reportado por diferentes estudios en bosques tropicales secos (Williams-Linera y Alvarez-Aquino, 2016; Badillo-Osegura, 2008; Lobo *et al.*, 2003; Bullock, 2002; Maass *et al.*, 2002; Lott y Atkinson, 2002).

Las especies bajo estudio fueron agrupadas de acuerdo con el hábito foliar observado y estos grupos fueron utilizados para identificar las variables ambientales que influyen los patrones de foliación encontrados. Los resultados muestran que la variable ambiental que mejor explicó la foliación fue el déficit de presión de vapor, el cual se asoció de manera negativa, mientras que la foliación de estas especies presentó una asociación positiva con la radiación neta. Adicionalmente, las especies semideciduas también se asociaron en forma negativa con la temperatura máxima. Los resultados encontrados permiten inferir que la fenología vegetativa de

las especies dominantes en el área de estudio se ven afectadas por el déficit hídrico, característico de la temporada de sequía en los bosques tropicales secos. Este resultado coincide parcialmente con lo planteado en la quinta hipótesis (ver capítulo I). Sin embargo, se esperaba encontrar que la precipitación también fuera una variable explicativa importante. El no tener esta variable asociada a la foliación puede deberse a que la respuesta de la vegetación con estas variables ambientales puede estar retrasada por un periodo de tiempo (Maza-Villalobos *et al.*, 2011). Finalmente, diversos autores han reportado que otras variables asociadas a la precipitación pueden desempeñar un papel más importante en la fenología vegetativa de las especies, tales como la duración del periodo sin lluvia, y la precipitación acumulada en el primer y en el último mes de la temporada de lluvia (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014; Holbrook *et al.*, 1995; Borchert, 1994).

En cuanto a la fenología reproductiva, tanto la floración como la fructificación de aquellas especies que presentaron estas fenofases también mostraron un patrón marcadamente estacional, siendo entre los meses de marzo y abril cuando se presentó la mayor intensidad y actividad para la mayoría de las especies, durante la temporada de sequía. Este patrón es consistente con lo reportado para diferentes bosques tropicales secos (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2014; Tadwalkar *et al.*, 2012), aunque también existen reportes de estudios que señalan que la fructificación se da durante la temporada de lluvias (McLaren *et al.*, 2005). Al respecto, diferentes autores han señalado que esta discrepancia radica en el tipo de síndrome de dispersión de las especies, indicando que las especies anemócoras, las cuales son más comunes en bosques tropicales secos, presentan su fructificación durante la temporada de sequía, mientras que las especies zoocoras y autocoras presentan su fructificación durante la temporada de lluvia (Williams-Linera y Alvarez-Aquino, 2016; Jara-Guerrero *et al.*, 2011; Griz y Machado, 2001). Por lo tanto, los resultados de este estudio sugieren que las especies analizadas representan una diversidad de síndromes de dispersión.

### **3.5. CONCLUSIONES**

En este estudio se evaluó la fenología vegetativa y reproductiva de un bosque tropical seco subcaducifolio a nivel de comunidad y a nivel de especie. A nivel de comunidad, la fenología vegetativa fue evaluada en términos de la caducidad foliar, utilizando dos índices para ello: el porcentaje de especies deciduas y el porcentaje de individuos deciduos. Estos dos índices fueron utilizados para evaluar el efecto de la edad de sucesión y la posición topográfica. Los resultados muestran que la caducidad foliar difirió entre categorías de edad de sucesión y entre categorías

de posición topográfica, observándose una mayor proporción de especies e individuos deciduos en la categoría de menor edad y en los sitios ubicados en planicie.

Por otro lado, tanto la fenología vegetativa como la fenología reproductiva presentaron una marcada estacionalidad, la cual es consistente con la variación estacional en la disponibilidad de agua, la cual es afectada por el régimen de precipitación en este tipo de bosque. De este modo, para la mayoría de las especies, la foliación presentó su mayor actividad durante la temporada de lluvia, mientras que la floración y la fructificación presentó su mayor actividad durante la temporada de sequía. Adicionalmente, se evidenció que en años con condiciones climáticas contrastantes la sensibilidad de las especies y, por ende, los patrones fenológicos de estas varían ampliamente, presentando una alta variabilidad en la intensidad, la sincronía y la duración de las diferentes fenofases tanto a nivel de comunidad, como a nivel inter e intraespecífico.



## CAPÍTULO IV

### DISCUSIÓN GENERAL

El estudio de la fenología se constituye como un componente clave en el entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas, así como en el monitoreo del cambio global. Sin embargo, el conocimiento de la fenología en bosques tropicales secos es bastante escaso, particularmente en bosques secundarios que se encuentran en regeneración. Una de las principales características de los bosques tropicales secos es la caducidad foliar, representada generalmente como la proporción de especies o de individuos deciduos, la cual es utilizada para la diferenciación de los tipos de estos bosques. Existe un amplio rango en cuanto a la cantidad de la pérdida de cobertura vegetal de las especies, así como en la duración del periodo deciduo (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Kikuzawa y Lechowicz, 2011; Valdez-Hernández *et al.*, 2010; Eamus, 1999). En este contexto, la finalidad de este trabajo fue caracterizar la fenología de la vegetación en los tres principales tipos de bosque tropical seco de la península de Yucatán a través de diferentes escalas espaciales y temporales y a diferentes niveles de organización biológica, desde el específico hasta el comunitario y el de paisaje.

A una escala regional se estimó y se comparó la distribución espacial de las especies deciduas en los tres tipos principales de bosque tropical seco de la península de Yucatán, abarcando el gradiente de precipitación que rige la zona. Para tal fin, en primer lugar, se cuantificó la proporción de especies deciduas, encontrando que dicha proporción fue consistente con el aumento en la precipitación, la profundidad del suelo y la ligera disminución en la temperatura desde el noroeste hasta el sureste de la península de Yucatán (Valdez-Hernández, 2015; Orellana *et al.*, 2009), así como con el gradiente inverso en la biomasa aérea que se ha reportado para la región (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2020). De este modo, en la zona correspondiente al noroeste de la península, se encontró una mayor proporción de especies deciduas, mientras que en el en el sureste de la península, la proporción de especies deciduas fue menor.

Posteriormente, se generó un modelo de regresión de Random Forest combinando la información de las bandas espectrales, los índices de vegetación, las fracciones de separación espectral y se observó que estas variables son buenos predictores de la caducidad foliar de los bosques, coincidiendo con lo planteado en la primera hipótesis de esta tesis. De este modo, se encontró que la proporción de especies deciduas estuvo positivamente correlacionada con la reflectancia de las bandas del espectro visible (azul, verde y rojo), la cual generalmente se ha asociado

negativamente con la absorción de la clorofila y es utilizada para identificar la vegetación fotosintéticamente activa (Vieira *et al.*, 2003). Adicionalmente, la proporción de especies deciduas se asoció negativamente con la banda del infrarrojo cercano y el NDVI, mostrando el patrón opuesto de la vegetación fotosintéticamente activa (Viennois *et al.*, 2013; Muldavin *et al.*, 2001). Finalmente, se encontró una asociación positiva con la fracción decidua del análisis de separación espectral, el cual diferencia la proporción de la vegetación no fotosintética.

Por otro lado, tal como se predijo en la segunda hipótesis, al combinar las variables mencionadas anteriormente con las métricas de textura, se evidenció un incremento en la precisión de la estimación de la proporción de especies deciduas en los tres tipos de bosque estudiados. De forma particular, se encontró una asociación negativa entre la caducidad foliar y las métricas de textura que generalmente se encuentran asociadas a la heterogeneidad espacial, lo cual puede deberse a la variabilidad en la caducidad foliar que es característica en los bosques tropicales secos debido a la coexistencia de especies con diferentes estrategias foliares (Bohlman, 2010; Condit *et al.*, 2000). Adicionalmente, la caducidad foliar presentó asociaciones contrastantes con las métricas de textura asociadas a la homogeneidad, lo cual puede deberse al patrón contrastante en la proporción de especies deciduas en los tres tipos de bosque de la península de Yucatán, en el cual en la zona del noroeste de la península la proporción de especies deciduas presenta un patrón más homogéneo en el que más del 80% de las especies son deciduas, mientras que en la zona del sureste de la península se encuentran zonas homogéneas en las que hay una proporción de especies deciduas mucho menor. De este modo, los resultados de este estudio resaltan la importancia de incluir las métricas de textura en la estimación de la caducidad foliar de bosques tropicales secos, tal como ha sido sugerido para la estimación de otros atributos de la vegetación (Chen *et al.*, 2019; George-Chacon *et al.*, 2019; J. Zhou *et al.*, 2017; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Viedma *et al.*, 2012; Pasher y King, 2010).

El modelo generado fue utilizado para mapear la distribución espacial de la proporción de especies deciduas, constituyéndose en el primer estudio que mapea la fenología del dosel de los bosques secos tropicales y su incertidumbre, así como la variación espacial en la caducidad a una escala espaciales gruesa, utilizando información satelital con una resolución espacial fina (10 m), toda vez que la mayoría de los estudios que han mapeado la caducidad foliar en bosques tropicales secos no abarcan los diferentes tipos de bosques (i.e. Cuba *et al.*, 2018, 2013), además de utilizar imágenes de satélite con resoluciones espaciales mucho más gruesas (>250 m) (Adole *et al.*, 2016).

Por otro lado, los resultados encontrados en este estudio señalan que la caducidad foliar de los bosques tropicales secos estudiados se encuentra determinada por la disponibilidad de agua, y que esta relación presenta una amplia variación en las diferentes escalas espaciales. En primer lugar, a una escala regional, tal como se señaló anteriormente y coincidiendo con lo predicho en la tercera hipótesis, se encontró que la precipitación anual es el principal determinante en la proporción de especies deciduas en los tres principales tipos de bosque tropical seco de la península Yucatán.

A una escala local, los patrones fenológicos de la vegetación presentaron una marcada estacionalidad, la cual está determinada por la estacionalidad de la precipitación característica de este tipo de bosques. Sin embargo, estos patrones reflejan una alta variabilidad en la respuesta de la vegetación, lo cual permite inferir que la disponibilidad de agua en el suelo no solamente está determinada por el régimen de precipitación, sino que también pueden existir factores adicionales, tales como la edad de sucesión y la posición topográfica, que pueden afectar cómo se da la distribución del agua en el suelo y, a su vez, influenciar los patrones fenológicos de la vegetación. De este modo, con el propósito de identificar el efecto de la edad de sucesión y la posición topográfica en la fenología foliar a nivel de comunidad en diferentes rodales de bosque tropical seco subcaducifolio, se caracterizó la caducidad foliar utilizando dos índices de caducidad.

En primer lugar, se cuantificó y se comparó la proporción de especies deciduas entre cuatro categorías de edad de sucesión y dos categorías de posición topográfica. Para las categorías de edad de sucesión, se encontró que la proporción de especies deciduas fue mayor en la categoría de menor edad, mientras que en las categorías de mayor edad se encontró una menor proporción de especies deciduas, coincidiendo con lo predicho en la cuarta hipótesis. Este patrón puede atribuirse a que en edades tempranas de sucesión la estructura de la vegetación presenta una menor complejidad, lo que a su vez ocasiona condiciones microambientales desfavorables, con mayores valores de temperatura, evapotranspiración y radiación (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011) mientras que edades avanzadas de sucesión, la recuperación de la estructura de la vegetación y el consecuente cierre del dosel trae como resultado una reducción en la temperatura, evapotranspiración y radiación, lo que conlleva a una mayor disponibilidad de agua en el suelo (Pineda-García *et al.*, 2013; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), además de la recuperación de las propiedades del suelo (Li *et al.*, 2013).



En cuanto a las categorías de posición topográfica, opuesto a lo predicho en la cuarta hipótesis, se encontró una menor proporción de especies deciduas en los sitios ubicados en cerro y una mayor proporción en aquellos ubicados en planicie. Este patrón puede atribuirse a que los sitios ubicados en cerro presentan una mayor escorrentía, la cual a su vez influye en la redistribución espacial de los nutrientes en el suelo (Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Shen *et al.*, 2000), generando que los sitios ubicados en cerro tengan una menor disponibilidad de agua y nutrientes, lo que a su vez conlleva a que en estos sitios haya una mayor proporción de especies con una estrategia perennifolia, las cuales presentan un uso conservativo de los recursos

Por otro lado, se cuantificó y se comparó la proporción de individuos deciduos, encontrando que esta proporción fue mucho menor que la proporción de especies deciduas tanto en las categorías de edad de sucesión, como en las categorías de posición topográfica, lo que sugiere que hay una respuesta diferencial en la respuesta de las especies a las diferentes condiciones ambientales. Esta respuesta diferencial fue más evidente al comparar la respuesta de la vegetación entre dos años con condiciones climáticas contrastantes, evidenciando que durante el año en que las condiciones ambientales fueron más drásticas la pérdida de cobertura foliar fue mucho mayor tanto para las categorías de edad de sucesión (exceptuando la categoría de menor edad) como para las categorías de posición topográfica. Este resultado permite inferir el efecto de la estacionalidad y su posible interacción con las características locales que determinan el microambiente siendo ambos factores determinantes en la fenología de la vegetación. Adicionalmente, esta alta variabilidad intra e interanual en la fenología de la vegetación denota la importancia de los estudios a largo plazo para un mejor entendimiento de los patrones fenológicos de la vegetación de bosques tropicales secos.

A nivel de especie, se evidenció que existe una amplia variabilidad en la fenología vegetativa y reproductiva de las especies en estudio, tanto a nivel interespecífico, como a nivel intraespecífico. Esta amplia variabilidad denota que además de las características locales, hay características propias de las especies que determinan su respuesta a las diferentes condiciones ambientales, lo que a su vez también permite entender la amplia variabilidad que se observó a nivel de comunidad (Violle *et al.*, 2007; I. J. Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2004). Diferentes estudios han señalado que esta alta variabilidad en la respuesta de las especies a los cambios ambientales se encuentra determinada por los caracteres funcionales de las especies asociados a las estrategias de estas para sobrellevar la sequía estacional característica del tipo de bosque estudiado, además de la variabilidad intraespecífica en estos caracteres funcionales (Kang *et al.*, 2014; Bolnick *et al.*, 2011; Albert *et al.*, 2010; Jung *et al.*, 2010; Freschet *et al.*, 2010; Violle *et al.*,

2007), así como por los síndromes de dispersión de las especies (Williams-Linera y Alvarez-Aquino, 2016; Jara-Guerrero *et al.*, 2011; Griz y Machado, 2001).

Finalmente, los resultados encontrados en este estudio denotan que para un mejor entendimiento de los patrones fenológicos de la vegetación es importante de considerar los diferentes factores que pueden influenciar la fenología vegetativa y reproductiva de la vegetación. Por un lado, las variables ambientales que determinan la disponibilidad estacional del agua en los bosques estudiados. Por otro lado, las características locales, tales como la edad de sucesión y la topografía, las cuales determinan las condiciones microambientales y cómo se da la distribución del agua en el suelo y, por ende, su disponibilidad. Adicionalmente, los caracteres funcionales de las especies y su variabilidad inter e intraespecífica que pueden determinar una respuesta diferencial de las especies en diferentes condiciones ambientales.



## CAPÍTULO V

### CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

#### 5.1. CONCLUSIONES

Las bandas espectrales, los índices de vegetación, las fracciones de separación espectral y las métricas de textura derivadas de las imágenes de alta resolución son buenos predictores de la caducidad foliar de las especies arbóreas que habitan en los bosques secos tropicales a lo largo de un gradiente ambiental que cubre los ecosistemas forestales más importantes de la península de Yucatán.

Los patrones de distribución espacial de la caducidad de especies arbóreas en los tres tipos de bosque seco tropical mapeados en este estudio son consistentes con el gradiente de aumento en la precipitación, la profundidad del suelo y una ligera disminución de la temperatura desde el noroeste al sureste de la península de Yucatán, así como con el gradiente inverso en la biomasa aérea que se ha reportado para esta zona, lo que permite inferir que, a una escala regional la precipitación total es el principal determinante de la fenología de la vegetación en este tipo de bosques.

Además de la precipitación anual y de la estacionalidad de esta precipitación característica de este tipo de bosques, tanto la edad de sucesión como la posición topográfica, son factores determinantes en la disponibilidad local de agua y nutrientes en el suelo, ejerciendo una influencia importante en la fenología de la vegetación, particularmente en la caducidad foliar. De este modo, en etapas tempranas de sucesión y en sitios ubicados en planicie hay una mayor proporción de especies deciduas, mientras que, en etapas tardías de sucesión, así como en sitios ubicados en pendiente, hay una mayor proporción de especies perennifolias.

Existe una amplia variabilidad en la fenología vegetativa y reproductiva de las especies estudiadas, así como una respuesta diferencial a las variables ambientales observadas, las cuales pueden estar determinadas por los diferentes caracteres funcionales asociados a estas, así como por la variabilidad intraespecífica en estos caracteres.

## 5.2. PERSPECTIVAS

Con base en los resultados encontrados en este estudio se considera que, para una mejor comprensión de los patrones fenológicos de la vegetación de bosques tropicales secos, futuras investigaciones deben tomar en consideración los siguientes aspectos:

**Estudios a largo plazo:** Se requiere estudios multianuales que permitan una mejor caracterización de la variabilidad en la respuesta fenológica de las especies y los posibles efectos del cambio climático global.

**Caracterización del microambiente:** Se requiere una caracterización más precisa de cómo varía el microambiente en las diferentes edades de sucesión y entre zonas con diferente posición topográfica que permita elucidar mejor la influencia de estas variables en la fenología de la vegetación.

**Composición de especies:** Se requiere un análisis minucioso de la composición de especies para conocer cuáles especies son las que dominan en cada una de las edades de sucesión y las posiciones topográficas y cómo estas especies responden a los cambios estacionales.

**Caracteres funcionales:** Se requiere conocer cuáles son los caracteres funcionales que se asocian a las diferentes estrategias de fenología foliar, así como la variabilidad intraespecífica de estos caracteres, lo que permitirá elucidar mejor los mecanismos por los cuales las plantas responden a los factores ambientales.

---

**BIBLIOGRAFÍA**

- Abernethy, K., Bush, E. R., Forget, P. M., Mendoza, I. y Morellato, L. P. C. (2018). Current issues in tropical phenology: a synthesis. En *Biotropica* (Vol. 50, Número 3, pp. 477–482). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/btp.12558>
- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74(1), 25–44. <https://doi.org/10.1890/03-4022>
- Adams, J. B. y Gillespie, A. R. (2006). Remote Sensing of Landscapes with Spectral Images. *Remote Sensing of Landscapes with Spectral Images*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511617195>
- Adole, T., Dash, J. y Atkinson, P. M. (2016). A systematic review of vegetation phenology in Africa. En *Ecological Informatics*. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.05.004>
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S. y Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>
- Allen, K., Dupuy, J. M., Gei, M. G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., Salgado-Negret, B., Smith, C. M., Trierweiler, A., Van Bloem, S. J., Waring, B. G., Xu, X. y Powers, J. S. (2017). Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters*, 12(2). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- Anderson-Teixeira, K. J., Miller, A. D., Mohan, J. E., Hudiburg, T. W., Duval, B. D. y DeLucia, E. H. (2013). Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. En *Global Change Biology* (Vol. 19, Número 7, pp. 2001–2021). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/gcb.12194>
- Badillo-Osegura, A. (2008). *Fenología de arbustos en distintos estadios de sucesión vegetal en un bosque tropical seco*. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo.

- Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, Ary, P., Pullan, M., Quintana, C. y Ricarda, R. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353. <http://science.sciencemag.org/>
- Barrera-Bassols, N. y Toledo, V. M. (2005). Ethnoecology of the Yucatec Maya: Symbolism, knowledge and management of natural resources. En *Journal of Latin American Geography* (Vol. 4, Número 1, pp. 9–41). <https://doi.org/10.1353/lag.2005.0021>
- Bautista-Zúñiga, F., Batllori-Sampedro, E., Ortiz-Pérez, M. A., Palacio-Aponte, G. y Castillo-González, M. (2003). Geofomas, agua y suelo en la Península de Yucatán. En P. Colunga & A. Larqué (Eds.), *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. (pp. 21–36). Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY).
- Becknell, J. M., Kissing Kucek, L. y Powers, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. En *Forest Ecology and Management* (Vol. 276, pp. 88–95). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.033>
- Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems* (4a ed.). Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01592.x>
- Bencke, Ci. S. C. y Morellato, L. P. C. (2002). Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(3), 269–275. <https://doi.org/10.1590/s0100-84042002000300003>
- Best, B. J. y Kessler, M. (1995). *Biodiversity and Conservartion in Tumbesian Ecuadro and Peru*. BirdLife International.
- Boardman, J. W., Kruse, F. a. y Green, R. O. (1995). Mapping target signatures via partial unmixing of AVIRIS data. *Summaries of JPL Airborne Earth Science Workshop*.
- Bohlman, S. A. (2010). Landscape patterns and environmental controls of deciduousness in forests of central Panama. *Global Ecology and Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00518.x>
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C. y Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation

- 
- matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(4), 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. y Tuomisto, H. (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/03-3111>
- Borchert, R. (1994). Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. En *Source: Ecology* (Vol. 75, Número 5).
- Borchert, R. (1996). Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: Evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology*, 12(1), 65–80. <https://doi.org/10.1017/S0266467400009317>
- Borchert, R. (1999). Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal*, 20(3), 239–247. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000687>
- Borchert, R., Calle, Z., Strahler, A. H., Baertschi, A., Magill, R. E., Broadhead, J. S., Kamau, J., Njoroge, J. y Muthuri, C. (2015). Insolation and photoperiodic control of tree development near the equator. En *New Phytologist* (Vol. 205, Número 1, pp. 7–13). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.12981>
- Bradley, B. A. y Mustard, J. F. (2008). Comparison of phenology trends by land cover class: A case study in the Great Basin, USA. *Global Change Biology*, 14(2), 334–346. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01479.x>
- Breiman, L. (2001). Machine Learning, 45(1), 5–32. *Statistics Department, University of California, Berkeley, CA 94720*.
- Brito, L. F. (2004). *Manifestación de Impacto ambiental del predio Micas Kiuic Venture A.C.*
- Bullock, S. H. (2002). La fenología de plantas en Chamela. En F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete, & M. Quesada Avendaño (Eds.), *Historia Natural de Chamela* (pp. 491–498). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bullock, S. H. y Solis-Magallanes, J. A. (1990). *Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico* (Vol. 22, Número 1).
- Calle, Z., Schlumpberger, B. O., Piedrahita, L., Leftin, A., Hammer, S. A., Tye, A. y Borchert, R.
-



- (2010). Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. *Trees - Structure and Function*, 24(5), 865–877. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0456-3>
- Castellanos, J., Maass, M. y Kummerow, J. (1991). Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil*, 131(2), 225–228. <https://doi.org/10.1007/BF00009452>
- Castro-Marín, G., Nygård, R., Gonzales-Rivas, B. y Oden, P. C. (2005). Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology and Management*, 208(1–3), 63–75. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.072>
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T. y Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89(SPEC. ISS.), 907–916. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. En W. P. Carson & S. A. Schnitzer (Eds.), *Tropical Forest Community Ecology* (pp. 384–408). Wiley Blackwell.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press.
- Chen, L., Wang, Y., Ren, C., Zhang, B. y Wang, Z. (2019). Optimal combination of predictors and algorithms for forest above-ground biomass mapping from Sentinel and SRTM data. *Remote Sensing*. <https://doi.org/10.3390/rs11040414>
- Chi, X., Tang, Z., Xie, Z., Guo, Q., Zhang, M., Ge, J., Xiong, G. y Fang, J. (2015). Effects of size, neighbors, and site condition on tree growth in a subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, China. *Ecology and Evolution*, 5(22), 5149–5161. <https://doi.org/10.1002/ece3.1665>
- Choat, B., Ball, M. C., Lully, J. G. y Holtum, J. A. M. (2005). Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees - Structure and Function*, 19(3), 305–311. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0392-1>
- Chuine, I. (2010). Why does phenology drive species distribution? En *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 365, Número 1555, pp. 3149–3160). Royal

- 
- Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142>
- Chuine, I. y Beaubien, E. G. (2001). Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, 4(5), 500–510. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x>
- CONAFOR [Comisión Nacional Forestal]. (2013). *Inventario Nacional y de Suelos. Manual y procedimientos para el muestreo de campo*. CONAFOR Zapopan, Jalisco.
- Condit, R., Watts, K., Bohlman, S. A., Pérez, R., Foster, R. B. y Hubbell, S. P. (2000). Quantifying the deciduousness of tropical forest canopies under varying climates. *Journal of Vegetation Science*, 11(5), 649–658. <https://doi.org/10.2307/3236572>
- Cuba, N., Lawrence, D., Rogan, J. y Williams, C. A. (2018). Local variability in the timing and intensity of tropical dry forest deciduousness is explained by differences in forest stand age. *GIScience and Remote Sensing*. <https://doi.org/10.1080/15481603.2017.1403136>
- Cuba, N., Rogan, J., Christman, Z., Williams, C. A., Schneider, L. C., Lawrence, D. y Millones, M. (2013). Modelling dry season deciduousness in Mexican Yucatán forest using MODIS EVI data (2000-2011). *GIScience and Remote Sensing*, 50(1), 26–49. <https://doi.org/10.1080/15481603.2013.778559>
- D' Eça-Neves, F. F. y Morellato, L. P. C. P. C. (2004). Methods applied for sampling and estimate tropical forest phenology. *Acta Botanica Brasilica*, 18(1), 99–108. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062004000100009>
- Daniels, A. E., Painter, K. y Southworth, J. (2008). Milpa imprint on the tropical dry forest landscape in Yucatan, Mexico: Remote sensing & field measurement of edge vegetation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 123(4), 293–304. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.07.003>
- de la Riva, E. G., Pérez-Ramos, I. ., Navarro-Fernández, C. M., Olmo, M., Marañón, T. y Villar, R. (2014). Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas*, 23(2), 82–89. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.11>
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Díez,

- P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rantomé, M. C., Shirvany, F. A., ... Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- Dirzo, R. y Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 137–167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A. y Ceballos, G. (2011). Seasonally Dry Tropical Forests. En R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Island Press/Center for Resource Economics. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Duch, G. (1988). *La conformación territorial del estado de Yucatán, los componentes del medio físico*.
- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequién-Abarca, E., Tun-Dzul, F. J. y 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. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00783.x>
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. En *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 14, Número 1, pp. 11–16). Elsevier Ltd. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01532-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01532-8)
- Eamus, D. y Prior, L. (2001). Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: Comparisons among phenologies. En *Advances in Ecological Research* (Vol. 32, pp. 113–197). Academic Press Inc. [https://doi.org/10.1016/s0065-2504\(01\)32012-3](https://doi.org/10.1016/s0065-2504(01)32012-3)
- Ecuador, M., Rhoades, C. C., Eckert, G. E. y Coleman, D. C. (2000). *Soil Carbon Differences among Forest, Agriculture, and Secondary Vegetation in Lower Montane Ecuador* (Vol. 10, Número 2).
- Espinosa, C. I., Cabrera, O., Luzuriaga, A. L. y Escudero, A. (2011). What Factors Affect Diversity and Species Composition of Endangered Tumbesian Dry Forests in Southern Ecuador?

---

*Biotropica*, 43(1), 15–22. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00665.x>

Exelis Visual Information Solutions. (2013). *Environment for Visualizing Images (ENVI)*. Boulder, CO, USA: Exelis Visual Information Solutions.

FAO, F. and A. O. of the U. N. (2010). *Global Forest Resources Assessment*.

Feret, J. B., Corbane, C. y Alleaume, S. (2015). Detecting the Phenology and Discriminating Mediterranean Natural Habitats with Multispectral Sensors-An Analysis Based on Multiseasonal Field Spectra. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2015.2431320>

Ferraz, G., Russell, G. J., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O., Pimm, S. L. y Lovejoy, T. E. (2003). Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(SUPPL. 2), 14069–14073. <https://doi.org/10.1073/pnas.2336195100>

Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312(5990), 109–114. <https://doi.org/10.1038/312109a0>

Flores, J. S. y Espejel, I. C. (1994). Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense. *Etnoflora Yucatanense. Universidad Autónoma de Yucatán., Fascículo*.

Fournier, L. A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas em árboles. *Turrialba*, 24(4), 422–423.

Frankie, G. W., Baker, H. G. y Opler, P. A. (1974). Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. En *Source: Journal of Ecology* (Vol. 62, Número 3). <https://www.jstor.org/stable/2258961?seq=1&cid=pdf->

Freeman, E. A., Moisen, G. G., Coulston, J. W. y Wilson, B. T. (2015). Random forests and stochastic gradient boosting for predicting tree canopy cover: Comparing tuning processes and model performance. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(3), 323–339. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0562>

Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P. y Aerts, R. (2010). Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98(2), 362–373. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x>

- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., González, E. J., Lebrija-Trejos, E. E., Romero-Romero, M. A., Pérez-García, E. A., Gallardo-Cruz, R., Hernández-Stefanoni, J. L. y Martorell, C. (2012). Predicting tropical dry forest successional attributes from space: Is the key hidden in image texture? *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030506>
- Gallardo-Cruz, J. A., Pérez-García, E. A. y Meave, J. A. (2009).  $\beta$ -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24(4), 473–482. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9332-1>
- Ganguly, S., Friedl, M. A., Tan, B., Zhang, X. y Verma, M. (2010). Land surface phenology from MODIS: Characterization of the Collection 5 global land cover dynamics product. *Remote Sensing of Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.04.005>
- García-Oliva, F., Camou, A. y Maass, J. M. (2002). El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En F. . Noguera, J. . Vega, A. . García, & M. Quesada (Eds.), *Historia Natural de Chamela* (pp. 3–10). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gentry, A. H. (1992). Tropical Forest Biodiversity: Distributional Patterns and Their Conservational Significance. *Oikos*, 63(1), 19. <https://doi.org/10.2307/3545512>
- George-Chacon, S. P., Dupuy, J. M., Peduzzi, A. y Hernández-Stefanoni, J. L. (2019). Combining high resolution satellite imagery and lidar data to model woody species diversity of tropical dry forests. *Ecological Indicators*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.015>
- Gerhardt, K. y Hytteborn, H. (1992). Natural Dynamics and Regeneration Methods in Tropical Dry Forests: An Introduction. En *Source: Journal of Vegetation Science* (Vol. 3, Número 3). <https://www.jstor.org/stable/3235761>
- Giraldo, J. P. y Holbrook, N. M. (2011). Physiological Mechanisms Underlying the Seasonality of Leaf Senescence and Renewal in Seasonally Dry Tropical Forest Trees. En *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 129–140). Island Press/Center for Resource Economics. [https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7\\_8](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7_8)
- Givnish, T. J. (2002). Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: Solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36(3), 703–743. <https://doi.org/10.14214/sf.535>

- 
- Gómez-Pompa, A., Flores, J. S. y Sosa, V. (1987). The “Pet Kot”: A Man-Made Tropical Forest of the Maya. *Interciencia*, 12(1), 10–15. <https://eurekamag.com/research/001/965/001965233.php>
- Gond, V., Fayolle, A., Pennec, A., Cornu, G., Mayaux, P., Camberlin, P., Doumenge, C., Fauvet, N. y Gourlet-Fleury, S. (2013). Vegetation structure and greenness in Central Africa from Modis multi-temporal data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0309>
- Gotsch, S. G., Powers, J. S. y Lerda, M. T. (2010). Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons. *Plant Ecol*, 211, 133–146. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9779-9>
- Grace, J., Mitchard, E. y Gloor, E. (2014). Perturbations in the carbon budget of the tropics. En *Global Change Biology* (Vol. 20, Número 10, pp. 3238–3255). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/gcb.12600>
- 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*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.027>
- Griz, L. M. S. y Machado, I. C. S. (2001). Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17(2), 303–321. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001201>
- Guariguata, M. R. y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1–3), 185–206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Hanes, J. M. (2014). Biophysical Applications of Satellite Remote Sensing. En J. M. Hanes (Ed.), *Remote sensing of Forest Biomass*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-25047-7>
- Hanes, J. M., Liang, L. y Morisette, J. T. (2014). *Land Surface Phenology* (pp. 99–125). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-25047-7\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-25047-7_4)
- Haralick, R. M., Dinstein, I. y Shanmugam, K. (1973). Textural Features for Image Classification.

*IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics.*

<https://doi.org/10.1109/TSMC.1973.4309314>

Hernández-Stefanoni, J.L., J.M. Dupuy, Dzul, F. T. y May, F. (2012). Influencia de la estructura del paisaje y la edad de sucesión sobre la diversidad de especies y la biomasa aérea a diferentes escalas. En J. L. Hernández-Stefanoni & J. M. Dupuy (Eds.), *Planeación de uso del suelo a nivel de paisaje en el Sur de Yucatán* (pp. 51–64). Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C.

Hernández-Stefanoni, J. L., Castillo-Santiago, M. Á., Mas, J. F., Wheeler, C. E., Andres-Mauricio, J., Tun-Dzul, F., George-Chacón, S. P., Reyes-Palomeque, G., Castellanos-Basto, B., Vaca, R. y 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*. <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00151-6>

Hernández-Stefanoni, J. L., Johnson, K. D., Cook, B. D., Dupuy, J. M., Birdsey, R., Peduzzi, A. y Tun-Dzul, F. (2015). Estimating species richness and biomass of tropical dry forests using LIDAR during leaf-on and leaf-off canopy conditions. *Applied Vegetation Science*, 18(4), 724–732. <https://doi.org/10.1111/avsc.12190>

Herrerías-Diego, Y., Quesada, M., Stoner, K. E. y Lobo, J. A. (2006). Effects of forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology*, 20(4), 1111–1120. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00370.x>

Hoekstra, J. M., Boucher, T. M., Ricketts, T. H. y Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8(1), 23–29. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x>

Holbrook, N. M., Burns, M. J. y Field, C. B. (1995). Negative xylem pressures in plants: A test of the balancing pressure technique. *Science*, 270(5239), 1193–1194. <https://doi.org/10.1126/science.270.5239.1193>

Houghton, R. A. (2005). Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology*, 11(6), 945–958. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00955.x>

Huante, P., Barradas, V. L. y Rincón, E. (2002). Ecofisiología vegetal. En F. A. Noguera, J. H.

- 
- Vega Rivera, A. N. García Aldrete, & M. Quesada Avendaño (Eds.), *Historia Natural de Chamela* (1a ed., pp. 473–488). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B. y Jaramillo, V. J. (2000). Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications*, 10(2), 515–527. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0515:ESIODA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0515:ESIODA]2.0.CO;2)
- Islebe, G. A., Schmook, B., Calmé, S. y León-Cortés, J. L. (2015). Introduction: Biodiversity and conservation of the yucatán peninsula, Mexico. En *Biodiversity and Conservation of the Yucatan Peninsula*. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8_1)
- Ito, E., Araki, M., Tith, B., Pol, S., Trotter, C., Kanzaki, M. y Ohta, S. (2008). Leaf-shedding phenology in lowland tropical seasonal forests of Cambodia as estimated from NOAA satellite images. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 46(10), 2867–2871. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2008.919820>
- Janzen, D. H. (1988). Management of Habitat Fragments in a Tropical Dry Forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 105. <https://doi.org/10.2307/2399468>
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M. y Méndez, M. (2011). Seed Dispersal Spectrum of Woody Species in South Ecuadorian Dry Forests: Environmental Correlates and the Effect of Considering Species Abundance. *Biotropica*, 43(6), 722–730. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00754.x>
- Jensen, J. R. (2005). *Introductory Digital Image Processing: A Remote Sensing Perspective* (3a ed.). Prentice Hall.
- Jin, Y., Russo, S. E. y Yu, M. (2018). Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest. *Journal of Ecology*, 106, 1634–1645. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12911>
- Jönsson, P. y Eklundh, L. (2002). Seasonality extraction by function fitting to time-series of satellite sensor data. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 40(8), 1824–1832. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2002.802519>
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. y Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-



- based community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5), 1134–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.001>
- Kang, M., Chang, S. X., Yan, E. R. y Wang, X. H. (2014). Trait variability differs between leaf and wood tissues across ecological scales in subtropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 25(3), 703–714. <https://doi.org/10.1111/jvs.12118>
- Keenan, T. F. y Richardson, A. D. (2015). The timing of autumn senescence is affected by the timing of spring phenology: Implications for predictive models. *Global Change Biology*, 21(7), 2634–2641. <https://doi.org/10.1111/gcb.12890>
- Kikuzawa, K. y Lechowicz, M. J. (2011). Ecology of Leaf Longevity. *Ecological Research Monographs*. <https://doi.org/10.1007/978-4-431-53918-6>
- Kummerow, J., Castillanos, J., Maas, M. y Larigauderie, A. (1990). Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio*, 90(1), 73–80. <https://doi.org/10.1007/BF00045590>
- Kushwaha, C. P., Tripathi, S. K., Singh, G. S. y Singh, K. P. (2010). Diversity of deciduousness and phenological traits of key Indian dry tropical forest trees. *Annals of Forest Science*. <https://doi.org/10.1051/forest/2009116>
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G. y Sampaio, E. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. En *Conservation Biology* (Vol. 16, Número 3, pp. 605–618). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x>
- Lavender, S. y Lavender, A. (2015). *Practical Handbook of Remote Sensing*. CRC Press.
- Lawrence, D. (2005). Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of Southern Mexico. *Biotropica*, 37(4), 561–570. <https://doi.org/10.1111/j.1744->

---

7429.2005.00073.x

- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A. y Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422–431. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00398.x>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.09.002>
- 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*. <https://doi.org/10.1890/08-1449.1>
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Poorter, L. y Bongers, F. (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 27(5), 477–489. <https://doi.org/10.1017/S0266467411000253>
- Lee, H., Zhou, D., Jung, Y., Wisniewski, J. y Sathaye, J. (1996). Greenhouse Gas Emissions Inventory and Mitigation Strategies for Asian and Pacific Countries: Summary of Workshop Presentations and Working Group Discussions. En *Source* (Vol. 25, Número 4).
- Li, Y., Yang, F., Ou, Y., Zhang, D., Liu, J., Chu, G., Zhang, Y., Otieno, D. y Zhou, G. (2013). Changes in forest soil properties in different successional stages in lower tropical China. *PLoS ONE*, 8(11), e81359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081359>
- Liaw, A. y Wiener, M. (2002). Classification and Regression by randomForest. *R News*.
- Lillesand, T., Kiefer, R. W. y Chipman, J. (2015). *Remote Sensing and Image Interpretation* (7a ed.). John Wiley & Sons.
- Linares-Palomino, R., Kvist, L. P., Aguirre-Mendoza, Z. y Gonzales-Inca, C. (2010). Diversity and endemism of woody plant species in the Equatorial Pacific seasonally dry forests. *Biodiversity and Conservation*, 19(1), 169–185. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9713-4>
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T. y Pennington, R. T. (2011). Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. En *Seasonally Dry*

- Tropical Forests* (pp. 3–21). Island Press/Center for Resource Economics. [https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7\\_1](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7_1)
- Lobo, J. A., Quesada, M., Stoner, K. E., Fuchs, E. J., Herrerías-Diego, Y., Rojas, J. y Saborío, G. (2003). Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*, 90(7), 1054–1063. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.7.1054>
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L. y Bongers, F. (2015). Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada, M., Álvarez-Añorve, M., Ávila-Cabadilla, L., Martén-Rodríguez, S., Calvo-Alvarado, J., do Espírito-Santo, M. M., Fernandez, G. W., Sánchez-Azofeifa, A., Aguilar-Aguilar, M. J., Balvino-Olvera, F., Brandão, D., Contreras-Sánchez, J. M., Correa-Santos, J., Cristobal-Perez, J., Fernandez, P., Hilje, B., Jacobi, C., Fonseca-Pezzini, F., ... Vázquez-Ramírez, A. (2014). Phenological patterns of tropical dry forest along latitudinal and successional gradients in the Neotropics. En A. Sánchez-Azofeifa, J. S. Powers, G. W. Fernandes, & M. Quesada (Eds.), *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation and Management* (pp. 101–128). CRC Press.
- Lott, E. J. y Atkinson, T. H. (2002). Biodiversidad y fitogeografía de Chamelá-Cuixmala, Jalisco. En F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García, & M. Quesada (Eds.), *Historia Natural de Chamela* (pp. 99–136). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lumley, T. (2020). *leaps: Regression SUBset Selection*. R-CRAN Project.
- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V. J., García-Oliva, F., Martínez-Yrizar, A., Cotler, H., López-Blanco, J., Pérez-Jiménez, A., Búrquez, A., Tinoco, C., Ceballos, 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. En *Ecology and Society* (Vol. 10, Número 1). The Resilience Alliance. <https://doi.org/10.5751/ES-01219-100117>
- Maass, J. M., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, A. y Sarukhán, J. (2002). Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamelá,

- 
- Jalisco. En Noguera, F.A., J. H. Vega, A. N. García, & M. Quesada (Eds.), *Historia Natural de Chamela* (pp. 525–542). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Maass, M. y Burgos, A. (2011). Water Dynamics at the Ecosystem Level in Seasonally Dry Tropical Forests. En *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 141–156). Island Press/Center for Resource Economics. [https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7\\_9](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7_9)
- Mantovani, M., Ruschel, A. R., Reis, M. S. dos, Puchalski, Â. y Nodari, R. O. (2003). Fenología reproductiva de especies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Revista Árvore*, 27(4), 451–458. <https://doi.org/10.1590/s0100-67622003000400005>
- Márdero, S., Nickl, E., Schmook, B., Schneider, L. C., Rogan, J., Christman, Z. y Lawrence, D. (2012). Sequías en el sur de la península de Yucatán: análisis de la variabilidad anual y estacional de la precipitación. *Investigaciones Geográficas*, 78, 19. <https://doi.org/10.14350/rig.32466>
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L. y Bongers, F. (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment*, 34(1), 137–148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x>
- Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. y Martínez-Ramos, M. (2011). Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting Chronosequence and Dynamic Approaches. *Biotropica*, 43(6), 666–675. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00755.x>
- McCulloch, C. E. y Neuhaus, J. M. (2005). Generalized Linear Mixed Models. En *Encyclopedia of Biostatistics*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/0470011815.b2a10021>
- McIntosh, R. P. (2015). The Succession of Succession: A Lexical Chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 80(4), 256–265.
- McLaren, K. P., McDonald, M. A., Hall, J. B. y Healey, J. R. (2005). Predicting species response to disturbance from size class distributions of adults and saplings in a Jamaican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 181(1), 69–84. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-3497-8>
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A. y Olson, M. E. (2013). Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest.

- Trees - Structure and Function*, 27(3), 745–754. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0829-x>
- Méndez-Toribio, M., Ibarra-Manríquez, G., Paz, H. y Lebrija-Trejos, E. (2020). Atmospheric and soil drought risks combined shape community assembly of trees in a tropical dry forest. *Journal of Ecology*, 108(4), 1347–1357. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13355>
- Mendoza, I., Peres, C. A. y Morellato, L. P. C. (2017). Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: A quantitative Neotropical review. En *Global and Planetary Change* (Vol. 148, pp. 227–241). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.12.001>
- 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*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Miranda, F. y Hernández-X, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences*, 28, 29–179.
- Morellato, L. P. C., Abernethy, K. y Mendoza, I. (2018). Rethinking tropical phenology: insights from long-term monitoring and novel analytical methods. *Biotropica*, 50(3), 371–373. <https://doi.org/10.1111/btp.12562>
- Morellato, L. P. C., Alberti, L. F. y Hudson, I. L. (2010). Applications of circular statistics in plant phenology: A case studies approach. En *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis* (pp. 339–359). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2\\_16](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16)
- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., Cancian, L. F., Carstensen, D. W., Escobar, D. F. E., Leite, P. T. P., Mendoza, I., Rocha, N. M. W. B., Soares, N. C., Silva, T. S. F., Staggemeier, V. G., Streher, A. S., Vargas, B. C. y Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, 195, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., D’Eça Neves, F. F., Luize, B. G., Mantovani, A. y Hudson, I. L. (2010). The influence of sampling method, sample size, and frequency of observations on plant phenological patterns and interpretation in tropical forest trees. En *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis* (pp. 99–121). Springer

- 
- Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_5)
- Muldavin, E. H., Neville, P. y Harper, G. (2001). Indices of grassland biodiversity in the Chihuahuan desert ecoregion derived from remote sensing. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015004844.x>
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 17. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Murray, K. G. (1988). *Avian Seed Dispersal of Three Neotropical Gap-Dependent Plants* (Vol. 58, Número 4).
- Myster, R. W. (2001). Mechanisms of plant response to gradients and after disturbances. En *Botanical Review* (Vol. 67, Número 4, pp. 441–452). <https://doi.org/10.1007/BF02857892>
- Nelson, R., Ranson, K. J., Sun, G., Kimes, D. S., Kharuk, V. y Montesano, P. (2009). Estimating Siberian timber volume using MODIS and ICESat/GLAS. *Remote Sensing of Environment*, 113(3), 691–701. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.11.010>
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. y Baker, H. G. (1994). A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), 141. <https://doi.org/10.2307/2388804>
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W., Baker, H. G. y Colwell, R. . (1994). Diversity of long-term flowering patterns. En L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn (Eds.), *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest* (pp. 142–160). The University of Chicago Press. <https://doi.org/10.2307/5839>
- Ochoa-Gaona, S. y de la Cruz-Arias, V. (2002). Distribution and phenology of the arboreal flora of the state of Tabasco based on herbarium information. *Universidad y Ciencia*, 18(36), 114–127. <https://doi.org/10.19136/ERA.A18N36.230>
- Ochoa-Gaona, S., Hernández-Vázquez, F., De Jong, B. H. J. y Gurri-García, F. D. (2007). Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81(81), 65–80. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57708104>
-

- Ochoa-Gaona, S., Pérez Hernández, I. y De Jong, B. H. J. (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. En *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN (Vol. 56, Número 2))*.
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164(3877), 262–270. <https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Oliveira, R. S., Eller, C. B., Barros, F. de V., Hirota, M., Brum, M. y Bittencourt, P. (2021). Linking plant hydraulics and the fast–slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist*, 230(3), 904–923. <https://doi.org/10.1111/nph.17266>
- Olmsted, I., González-Iturbe, J., Granados, J., Duran, R. y Tun-Dzul, F. (1999). Vegetación de la península de Yucatán. En A. García & J. Cordova (Eds.), *Atlas de Procesos Territoriales del estado de Yucatán* (pp. 184–194). Facultad de Arquitectura. Universidad Autónoma de Yucatán.
- Orellana, R., Espadas, C., Conde, C. y Gay, C. (2009). Atlas escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. En *Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY)*. Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY).
- Osborne, P. (2012). Tropical Ecosystems and Ecological Concepts. En *Tropical Ecosystems and Ecological Concepts*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9781139057868>
- Ouédraogo, D. Y., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Mortier, F., Freycon, V., Fauvet, N., Rabaud, S., Cornu, G., Bénédet, F., Gillet, J. F., Oslisly, R., Doucet, J. L., Lejeune, P. y Favier, C. (2016). The determinants of tropical forest deciduousness: disentangling the effects of rainfall and geology in central Africa. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12589>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S. y Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of

- 
- phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9), 1860–1872. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x>
- Pasher, J. y King, D. J. (2010). Multivariate forest structure modelling and mapping using high resolution airborne imagery and topographic information. *Remote Sensing of Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.03.005>
- Pau, S., Wolkovich, E. M., Cook, B. I., Davies, T. J., Kraft, N. J. B., Bolmgren, K., Betancourt, J. L. y Cleland, E. E. (2011). Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology*, 17(12), 3633–3643. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02515.x>
- Pineda-García, F., Paz, H. y Meinzer, F. C. (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: The interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment*, 36(2), 405–418. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02582.x>
- Ploton, P., Barbier, N., Coueron, P., Antin, C. M., Ayyappan, N., Balachandran, N., Barathan, N., Bastin, J. F., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Gastellu-Etchegorry, J. P., Kamdem, N. G., Kenfack, D., Libalah, M., Mofack, G., Momo, S. T., Pargal, S., Petronelli, P., ... Pélissier, R. (2017). Toward a general tropical forest biomass prediction model from very high resolution optical satellite images. *Remote Sensing of Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.08.001>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Almeyda Zambrano, A. M., Balvanera, P., Becknell, J. M., Boukili, V., Brancalion, P. H. S., Broadbent, E. N., Chazdon, R. L., Craven, D., De Almeida-Cortez, J. S., Cabral, G. A. L., De Jong, B. H. J., Denslow, J. S., Dent, D. H., DeWalt, S. J., Dupuy, J. M., Durán, S. M., ... Rozendaal, D. M. A. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530(7589), 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L. y Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40(3), 321–331. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x>
- Portillo-Quintero, C. A. y Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143(1), 144–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
-



- Powers, J. S., Becknell, J. M., Irving, J. y Pèrez-Aviles, D. (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 959–970. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.036>
- Powers, J. S. y Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: Leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01701.x>
- Preuhsler, T., Bastrup-Birk, A. y Beuker, E. (2006). *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests Part IX Phenological Observations. United Nations Economic Commission for Europe Convention on Long-Range Transboundary*. <http://www.metla.fi/eu/icp/phenology/manual>
- Primack, R. B., Ibáñez, I., Higuchi, H., Lee, S. D., Miller-Rushing, A. J., Wilson, A. M. y Silander, J. A. (2009). Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures. *Biological Conservation*, 142(11), 2569–2577. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.06.003>
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M. M., Fagundes, M., Fernandes, G. W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L. P. C., Powers, J. S., Neves, F. de S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. y Sanchez-Montoya, G. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 1014–1024. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.023>
- Ramírez-Guardado, M. A. (2015). *Estimación del carbono retenido en la biomasa aérea en una selva tropical de Yucatán, México*. Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Reich, P. B. (1995). Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany*, 73(2), 164–174. <https://doi.org/10.1139/b95-020>
- Reich, P. B., Walters, M. B. y Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(25), 13730–13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>
- Reiners, W. A., Bouwman, A. F., Parsons, W. F. J. y Keller, M. (1994). Tropical rain forest

- 
- conversion to pasture: Changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications*, 4(2), 363–377. <https://doi.org/10.2307/1941940>
- Restrepo-Coupe, N., Levine, N. M., Christoffersen, B. O., Albert, L. P., Wu, J., Costa, M. H., Galbraith, D., Imbuzeiro, H., Martins, G., da Araujo, A. C., Malhi, Y. S., Zeng, X., Moorcroft, P. y Saleska, S. R. (2017). Do dynamic global vegetation models capture the seasonality of carbon fluxes in the Amazon basin? A data-model intercomparison. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.13442>
- Reyes-García, C., Andrade, J. L., Simá, J. L., Us-Santamaría, R. y Jackson, P. C. (2012). Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree water use in dry forest legume and non-legume trees. *Trees - Structure and Function*, 26(4), 1317–1330. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0708-5>
- Reyes-Palomeque, G., Dupuy, J. M., Johnson, K. D., Castillo-Santiago, M. A. y 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. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz037>
- Richardson, A. D., Keenan, T. F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O. y Toomey, M. (2013). Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169, 156–173. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012>
- Rico-Gray, V. y García-Franco, J. G. (1992). Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 3(5), 617–624. <https://doi.org/10.2307/3235828>
- Rodrigues, R. R., Lima, R. A. F., Gandolfi, S. y Nave, A. G. (2009). On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 142(6), 1242–1251. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.008>
- Rolstad, J. (1991). Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1–2), 149–163. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00557.x>
- Rouse, J. W. . J., Haas, R. H., Schell, J. A. y Deering, D. W. (1974). Monitoring Vegetation
-

- Systems in the Great Plains with Erts. *NASSP*, 351, 309.  
<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/1974NASSP.351..309R/abstract>
- Rueda, X. (2010). Understanding deforestation in the southern Yucatán: Insights from a sub-regional, multi-temporal analysis. *Regional Environmental Change*, 10(3), 175–189.  
<https://doi.org/10.1007/s10113-010-0115-7>
- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. En *comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*.
- Sabogal, C. (1992). Regeneration of Tropical Dry Forests in Central America, with Examples from Nicaragua. En *Source: Journal of Vegetation Science* (Vol. 3, Número 3).  
<https://about.jstor.org/terms>
- Saenz-Pedroza, I., Feldman, R., Reyes-García, C., Meave, J. A., Calvo-Irabián, L. M., May-Pat, F. y Dupuy, J. M. (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>
- Sakai, S. (2001). Phenological diversity in tropical forests. En *Population Ecology* (Vol. 43, Número 1, pp. 77–86). Springer Japan. <https://doi.org/10.1007/PL00012018>
- Sakai, S., Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Nagamasu, H., Hamid, A. A. y Nakashizuka, T. (1999). PLANT REPRODUCTIVE PHENOLOGY OVER FOUR YEARS INCLUDING AN EPISODE OF GENERAL FLOWERING IN A LOWLAND DIPTEROCARP FOREST, SARAWAK, MALAYSIA 1. En *American Journal of Botany* (Vol. 86, Número 10).  
<https://doi.org/10.2307/2656924>
- Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J. M., Andrade, J. L., Reyes-García, C., Jackson, P. C. y Paz, H. (2017). Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environmental Research Letters*, 12(5), 055004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6baa>
- Sanchez-Azofeifa, A., Kalacska, M. E., Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A. y Arroyo-Mora, P. (2003). *Tropical Dry Climates* (pp. 121–137). [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0632-3\\_9](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0632-3_9)
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A.,

- 
- Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A. y Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests<sup>1</sup>. *Biotropica*, 37(4), 477–485. <https://doi.org/10.1046/j.0950-091x.2001.00153.x-i1>
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. En *Conservation Biology* (Vol. 5, Número 1).
- Sentinel, E. S. A. (2015). User Handbook. *ESA Standard Document*, 64.
- Shen, Z.-H., Zhang, X.-S. y Jin, Y.-X. (2000). Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 24(4), 430.
- Singh, K. P. y Kushwaha, C. P. (2016). Deciduousness in tropical trees and its potential as indicator of climate change: A review. En *Ecological Indicators*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.04.011>
- Singh, K. y Singh, D. V. (1992). Effect of rates and sources of nitrogen application on yield and nutrient uptake of Citronella Java (*Cymbopogon winterianus* Jowitt). *Fertilizer Research*, 33(3), 187–191. <https://doi.org/10.1007/BF01050873>
- Smith, J., Sabogal, C., de Jong, W. y Kaimowitz, D. (1997). Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. En *Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina*. <https://doi.org/10.17528/cifor/002557>
- Stoner, K. E. y Sánchez-Azofeifa, G. A. (2009). Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 903–906. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.019>
- Tabarelli, M. I., Almeida Santos, B. I., Arroyo-Rodríguez III, V. y Pimentel Lopes de Melo, F. (2012). Secondary forests as biodiversity repositories in human-modified landscapes: insights from the Neotropics. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.*, 7(3), 319–328.
- Tadwalkar, M. D., Joglekar, A. M., Mhaskar, M., Kanade, R. B., Chavan, B., Watve, A. V., Ganeshiah, K. N. y Patwardhan, A. A. (2012). Dispersal modes of woody species from the northern Western Ghats, India. *Tropical Ecology*, 53(1), 53–67. [www.tropecol.com](http://www.tropecol.com)
- Talora, D. C. y Morellato, L. P. C. (2000). Fenología de espécies arbóreas em floresta de planície
-

- litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(1), 13–26. <https://doi.org/10.1590/s0100-84042000000100002>
- Team, R. C. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94(2), 133–142. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00188-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00188-3)
- Tuomisto, H., Linna, A. y Kalliola, R. (1994). Use of digitally processed satellite images in studies of tropical rain forest vegetation. *International Journal of Remote Sensing*, 15(8), 1595–1610. <https://doi.org/10.1080/01431169408954194>
- Turner, B. L., Kasperson, R. E., Matsone, P. A., McCarthy, J. J., Corell, R. W., Christensene, L., Eckley, N., Kasperson, J. X., Luers, A., Martello, M. L., Polsky, C., Pulsipher, A. y Schiller, A. (2003). A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(14), 8074–8079. <https://doi.org/10.1073/pnas.1231335100>
- Valdez-Hernández, M. (2015). Vegetative and reproductive plant phenology. En *Biodiversity and Conservation of the Yucatan Peninsula* (pp. 57–96). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8_4)
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J. L., Jackson, P. C. y Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: Effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*, 329(1), 155–171. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0142-7>
- Valdez-Hernández, M., González-Salvatierra, C., Reyes-García, C., Jackson, P. C. y Andrade, J. L. (2015). Physiological ecology of vascular plants. En *Biodiversity and Conservation of the Yucatan Peninsula*. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8_5)
- Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22(6), 663–674. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003452>

- 
- van der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D. y Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- van der Sande, M. T., Peña-Claros, M., Ascarrunz, N., Arets, E. J. M. M., Licona, J. C., Toledo, M. y Poorter, L. (2017). Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12756>
- van Schaik, C. P., Terborgh, J. W. y Wright, S. J. (1993). *The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers* (Vol. 24). <https://about.jstor.org/terms>
- Viedma, O., Torres, I., Pérez, B. y Moreno, J. M. (2012). Modeling plant species richness using reflectance and texture data derived from QuickBird in a recently burned area of Central Spain. *Remote Sensing of Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.12.024>
- Vieira, I. C. G., De Almeida, A. S., Davidson, E. A., Stone, T. A., Reis De Carvalho, C. J. y Guerrero, J. B. (2003). Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazônia. *Remote Sensing of Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2002.09.002>
- Viennois, G., Barbier, N., Fabre, I. y Couteron, P. (2013). Multiresolution quantification of deciduousness in West-Central African forests. *Biogeosciences*, 10(11), 6957–6967. <https://doi.org/10.5194/bg-10-6957-2013>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wali, M. K. (1999). Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and Soil*, 213(1–2), 195–220. <https://doi.org/10.1023/a:1004475206351>
- Walker, L. R. y del Moral, R. (2003). Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation. En *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511615078>
- White, D. A. y Hood, C. S. (2004). Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry

- forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science*, 15(2), 151–160. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02250.x>
- White, M. A., Hoffman, F., Hargrove, W. W. y Nemani, R. R. (2005). A global framework for monitoring phenological responses to climate change. *Geophysical Research Letters*, 32(4), 1–4. <https://doi.org/10.1029/2004GL021961>
- Williams-Linera, G. (1997). Phenology of Deciduous and Broadleaved-Evergreen Tree Species in a Mexican Tropical Lower Montane Forest. En *Letters* (Vol. 6, Número 2).
- Williams-Linera, G. y Alvarez-Aquino, C. (2016). Vegetative and reproductive tree phenology of ecological groups in a tropical dry forest in central Veracruz, Mexico. *Botanical Sciences*, 94(4), 745–756. [https://botanicalsciences.com.mx/index.php/botanicalSciences/article/view/745/pdf\\_4](https://botanicalsciences.com.mx/index.php/botanicalSciences/article/view/745/pdf_4)
- Williams, L. J., Bunyavejchewin, S. y Baker, P. J. (2008). Deciduousness in a seasonal tropical forest in western Thailand: Interannual and intraspecific variation in timing, duration and environmental cues. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0938-1>
- Worbes, M., Blanchart, S. y Fichtler, E. (2013). Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica - A multifactorial study. *Tree Physiology*, 33(5), 527–536. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt028>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornellissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wright, S. J., Carrasco, C., Calderón, O. y Paton, S. (1999). The El Niño Southern Oscillation, Variable Fruit Production, and Famine in a Tropical Forest. En *Source: Ecology* (Vol. 80, Número 5).
- Wright, S. J. y van Schaik, C. P. (1994). Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*, 143(1), 192–199. <https://doi.org/10.1086/285600>
- Xiao, X., Hagen, S., Zhang, Q., Keller, M. y Moore, B. (2006). Detecting leaf phenology of seasonally moist tropical forests in South America with multi-temporal MODIS images.

---

*Remote Sensing of Environment*, 103(4), 465–473.  
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2006.04.013>

Xu, X., Medvigy, D., Powers, J. S., Becknell, J. M. y Guan, K. (2016). Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *The New phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.14009>

Zar, J. (1999). *Biostatistical analysis*. 4nd. En *Prentice Hall USA*.

Zhang, X., A., M., Tan, B., D., M. y Yu, Y. (2012). Long-Term Detection of Global Vegetation Phenology from Satellite Instruments. En *Phenology and Climate Change*. InTech. <https://doi.org/10.5772/39197>

Zhou, G., Houlton, B. Z., Wang, W., Huang, W., Xiao, Y., Zhang, Q., Liu, S., Cao, M., Wang, X., Wang, S., Zhang, Y., Yan, J., Liu, J., Tang, X. y Zhang, D. (2014). Substantial reorganization of China's tropical and subtropical forests: Based on the permanent plots. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.12385>

Zhou, J., Yan Guo, R., Sun, M., Di, T. T., Wang, S., Zhai, J. y Zhao, Z. (2017). The Effects of GLCM parameters on LAI estimation using texture values from Quickbird Satellite Imagery. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07951-w>

Zvoleff, A. (2019). *Glcm: calculate textures from grey-level Co-occurrence matrices (GLCMs)*. En *R-CRAN Project*.