



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**MODELACIÓN DE RASGOS FUNCIONALES Y DE LA  
RIQUEZA FUNCIONAL EN BOSQUES TROPICALES  
SECOS USANDO PERCEPCIÓN REMOTA Y DATOS  
DE CAMPO, KIUIC, YUCATÁN,  
MÉXICO**

Tesis que presenta

VÍCTOR ALEXIS PEÑA LARA

En opción al título de

**MAESTRO EN CIENCIAS**

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2021

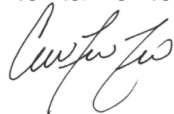
*CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS*



**RECONOCIMIENTO**

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Víctor Alexis Peña Lara** titulado “**Modelación de rasgos funcionales y de la riqueza funcional en bosques tropicales secos usando percepción remota y datos de campo**”, fue realizado en la **Unidad de Recursos Naturales** en la línea de Cambio Global en Ecosistemas Neo-Tropicales dentro del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección de los **Dres. José Luis Hernández Stefanoni y el Dr. Juan Manuel Dupuy Rada**, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente



---

Dra. Cecilia Hernández Zepeda  
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 6 de septiembre del 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.



---

Víctor Alexis Peña Lara

## **AGRADECIMIENTOS**

A CONACYT por la beca otorgada con el número de registro 733688

Al CICY por las facilidades académicas y de infraestructura para elaborar este trabajo.

A los Dres. Juan Manuel Dupuy Rada y José Luis Hernández Stefanoni, codirectores de este trabajo, por su guía, su confianza, por la motivación de seguir a delante y, sobre todo, por siempre tener las puertas abiertas.

A las Dras. Casandra Reyes García y Lucia Sanaphre Villanueva, miembros de mi comité tutorial, por su tiempo y valiosos comentarios que enriquecieron mi trabajo.

Al Dr. Richard Evan Feldman, miembro del comité revisor, por el tiempo dedicado a la lectura y las observaciones para la mejoría de esta tesis.

Al Dr. Jorge Manuel Santamaria Fernández y a su equipo de trabajo: Francisco Espadas Y Gil, Amaranta Girón, Eddy Turrent, Yessica Bautista, por el apoyo brindado y permitirme trabajar en el laboratorio de fisiología vegetal y molecular.

A los técnicos Francisco Chi y Fernando Tun, por el apoyo en las salidas de campo.

A la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic, por permitirme trabajar en sus instalaciones.

A mis compañeros y amigos de Recursos Naturales, Andrés mauricio, Helena Huechacona, Gabriela Palomeque, Stephanie George, por su tiempo y el apoyo brindado.

A mi familia, por todo el cariño y los consejos.

## **DEDICATORIAS**

*A mi madre, Maricela, por siempre apoyarme en todas mis decisiones e impulsarme a seguir a delante.*

*A mi abuela, Margarita.*

**ÍNDICE**

ÍNDICE .....	i
<b>LISTADO DE ABREVIATURAS .....</b>	<b>v</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS.....</b>	<b>vii</b>
<b>ÍNDICE DE TABLAS.....</b>	<b>ix</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>xi</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>xiii</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>CAPÍTULO I: ANTECEDENTES.....</b>	<b>5</b>
1.1 ANTECEDENTES .....	5
1.1.1 El bosque tropical seco .....	5
1.1.2 Rasgos funcionales.....	8
1.1.3 Los grupos funcionales y la diversidad funcional.....	11
1.1.4 Percepción remota .....	14
1.1.5 Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) .....	19
1.1.6 Medidas de textura.....	20
1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA .....	25
1.3 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	27
1.4 HIPÓTESIS.....	27
1.5 OBJETIVOS.....	29
1.5.1 Objetivo general.....	29
1.5.2 Objetivos específicos .....	29
1.6 ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN.....	31

<b>CAPÍTULO II: MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>33</b>
2.1 MATERIALES Y MÉTODOS .....	33
2.1.1 Área de estudio .....	33
2.1.2 Obtención de datos y comparación de rasgos funcionales y de la riqueza funcional entre bosques .....	34
2.1.3 Cálculo de la diversidad funcional .....	36
2.1.4. Procesamiento de imágenes y datos de percepción remota.....	36
2.1.5 Análisis de los datos y construcción de los modelos predictivos .....	38
<b>CAPÍTULO III. RESULTADOS .....</b>	<b>41</b>
3.1 RESULTADOS.....	41
3.1.1 Obtención y comparación de rasgos funcionales entre bosques .....	41
3.1.2 Estimación de la diversidad funcional en las unidades de muestreo .....	42
3.1.3 Modelación de los rasgos funcionales y validación de los modelos.....	43
3.1.4 Modelación de la riqueza funcional y validación de los modelos .....	46
3.1.5 Relaciones entre las variables predictoras y el contenido de materia seca foliar.....	47
3.1.6 Relaciones entre las variables predictoras y la riqueza funcional .....	48
3.1.7 Mapeo de la distribución espacial del contenido de materia seca y su incertidumbre.....	50
3.1.8 Mapeo de la distribución espacial de la riqueza funcional y su incertidumbre .....	53
<b>CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN.....</b>	<b>57</b>
4.1 DISCUSIÓN .....	57
<b>CAPÍTULO V. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS .....</b>	<b>67</b>
5.1 CONCLUSIONES .....	67
5.2 PERSPECTIVAS.....	69
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>71</b>
ANEXO I. ....	89
Tabla 1. Atributos del contenido de materia seca foliar .....	89

Tabla 2. Atributos del área foliar específica .....95

Tabla 3. Atributos del área foliar .....99

Tabla 4. Atributos de la densidad de la madera (Tomado de Hernández-Stefanoni *et al.*, 2020)  
.....102

Anexo II. ....112

Tabla 1. índices de vegetación, bandas espectrales y el modelo digital de elevación .....112





## **LISTADO DE ABREVIATURAS**

**BTS** (Bosque tropical seco)

**BTH** (Bosque tropical húmedo)

**IV** (Índices de vegetación)

**NDVI** (Índice de vegetación de diferencia normalizada)

**RF** (Rasgos funcionales)

**DF** (Diversidad funcional)

**AFE** (Área folia específica)

**CMSF** (Contenido de materia seca foliar)

**FCP** (Felipe Carillo Puerto)

**CV** (Coeficiente de variación)

**IDF** (Índices de diversidad funcional)

**UM** (Unidad de muestreo)

**INF** (Instituto Nacional Forestal)

**MDE** (Modelo digital de elevación)

**SAVI** (Índice de vegetación ajustado al suelo)



---

**ÍNDICE DE FIGURAS**

<b>Figura 2.1</b> Área de estudio en la selva mediana subcaducifolia de Kaxil Kiuic, Yucatán y la selva mediana subperennifolia de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, indicando la distribución de las unidades de muestreo del Inventario Nacional Forestal y de Suelos.....	<b>34</b>
<b>Figura 3.1</b> Distribución de la riqueza funcional dentro de los sitios de estudio de Kaxil kiuic y FCP .....	<b>43</b>
<b>Figura 3.2</b> Resultados validación con datos independientes para calcular la precisión en las predicciones entre los valores predichos por los modelos y los atributos observados. Coeficiente de determinación obtenida en la validación con datos independientes ( $R^2$ ). RMSE: (Root Mean Square Error) error cuadrático medio. Porcentaje del error cuadrático medio (%RMSE). La línea sólida representa la regresión entre los valores predichos y los observados, mientras que la línea punteada es la relación 1:1 entre ambas variables. ....	<b>45</b>
<b>Figura 3.3.</b> Resultados de la validación con datos independientes para calcular la precisión en las predicciones entre los valores de riqueza funcional predichas por los modelos y la riqueza funcional observada. Coeficiente de determinación obtenida en la validación con datos independientes ( $R^2$ ). RMSE: (Root Mean Square Error) error cuadrático medio. Porcentaje del error cuadrático medio (%RMSE). La línea sólida representa la regresión entre los valores predichos y los observados, mientras que la línea punteada es la relación 1:1 entre ambas variables. ....	<b>46</b>
<b>Figura 3.4</b> Importancia de los predictores para explicar la variación en el contenido de materia seca foliar basado en el porcentaje de aumento en el error cuadrático medio (% Inc. MSE) cuando se elimina la variable explicativa. Coeficiente de correlación de Pearson para evaluar el tipo de relación de los predictores con el contenido de materia seca foliar. ....	<b>47</b>
<b>Figura 3.5</b> Importancia de los predictores para explicar la variación en la riqueza funcional basado en el porcentaje de aumento del error cuadrático medio (% Inc. MSE) cuando se elimina la variable explicativa. Coeficiente de correlación de Pearson para evaluar el tipo de relación de los predictores con la riqueza funcional. ....	<b>49</b>
<b>Figura 3.6</b> Mapas del contenido de materia seca foliar en los dos paisajes de estudio .....	<b>51</b>

**Figura 3.7** Mapas de incertidumbre del contenido de materia seca foliar en los dos paisajes de estudio .....52

**Figura 3.8** Mapas de la riqueza funcional en dos paisajes de bosque tropical seco. ....54

**Figura 3.9** Mapas de incertidumbre de la riqueza funcional en los dos paisajes de estudio .....55

**ÍNDICE DE TABLAS**

<b>Tabla 1.1</b> Extensión del bosque tropical seco (Km <sup>2</sup> ) en el continente americano (tomado de Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010).....	<b>6</b>
<b>Tabla 1.2</b> Medidas de textura y su interpretación (Tomado de Reyes-Palomeque et al., 2018)	<b>22</b>
<b>Tabla 3.1</b> Porcentaje de especies con rasgos funcionales (nivel de especie) con respecto al total de las mismas registradas en cada una de las unidades de muestreo (UM).....	<b>41</b>
<b>Tabla 3.2</b> Resultados de las pruebas de t de Student para evaluar si existen diferencias estadísticamente significativas en los rasgos funcionales de las especies en las áreas de estudio, indicando el promedio y la desviación estándar de los atributos. ....	<b>42</b>
<b>Tabla 3.3</b> Estadísticas de evaluación para predecir atributos funcionales a partir de variables de reflectancia, índices de vegetación, modelo digital de elevación (MDE) y medidas de textura usando Sentinel-2: Coeficiente de determinación del modelo (R <sup>2</sup> ).....	<b>44</b>



---

## RESUMEN

En esta era de cambio global, las estimaciones de rasgos funcionales y de la diversidad funcional en comunidades vegetales son esenciales para comprender los mecanismos de adaptación de las especies y las comunidades. Además, permiten evaluar la salud de los ecosistemas, la provisión de servicios ambientales y detectar procesos que estructuran a las comunidades de plantas y animales (por ejemplo, el filtrado ambiental y la diferenciación del nicho). Por lo tanto, resulta necesario obtener estimaciones precisas de rasgos funcionales y de la diversidad funcional en grandes extensiones, a un bajo costo y con un reducido esfuerzo de trabajo. El objetivo principal de la investigación, fue elaborar un modelo predictivo para estimar algunos rasgos funcionales (contenido de materia seca foliar, área foliar específica, área foliar, altura máxima), así como la diversidad funcional en dos bosques tropicales secos de la península de Yucatán combinando datos de campo, variables topográficas e información del sensor Sentinel-2 (bandas espectrales, índices de vegetación y medidas de textura de segundo orden). Para ello, se caracterizó funcionalmente a las especies presentes en parcelas establecidas en los dos tipos de bosques analizados, utilizando información de estudios locales y bases de datos disponibles en línea. Los resultados indican que las especies leñosas presentes en los dos tipos de bosques difieren significativamente en los rasgos funcionales del área foliar específica, área foliar y altura máxima, así como en la riqueza funcional. Además, los modelos predictivos de Random Forest únicamente pudieron explicar un porcentaje moderado en la variabilidad del contenido de materia seca foliar y la riqueza funcional, obteniendo valores de  $R^2$  de 38 % y 54 %, respectivamente. Se encontró que el índice de vegetación ajustado al suelo (SAVI) explicó casi exclusivamente la variabilidad en el contenido de materia seca foliar, sin embargo, también se observó que éste presentó una saturación en áreas donde existe una mayor densidad de la vegetación. En cuanto a la riqueza funcional, la mayor parte de la variabilidad fue explicada por las medidas de textura que miden la heterogeneidad espectral en las imágenes, así como por los valores espectrales de la banda verde. Es posible concluir que, usando datos de estudios locales y bases de datos disponibles en línea, el sensor Sentinel-2 únicamente permite obtener estimaciones del contenido de materia seca foliar y la riqueza funcional en los bosques tropicales secos analizados. Los índices de vegetación que reducen la influencia del suelo son una de las variables más relevantes en la predicción del contenido de materia seca foliar. Por el contrario, la combinación de los valores de reflectancia de las bandas espectrales, índices de vegetación y medidas de textura son mejores predictores para la estimación de la riqueza funcional.

---





---

## ABSTRACT

In this era of global change, estimates of functional traits and functional diversity in plant communities are essential for understanding the adaptive mechanisms of species and communities. In addition, they allow us to evaluate the health of ecosystems, the provision of environmental services and to detect processes that structure plant and animal communities (e.g., environmental filtering and niche differentiation). It is therefore necessary to obtain accurate estimates of functional trait composition and functional diversity over large areas, at low cost and with a reduced work effort. The main objective of the research was to develop a predictive model to estimate some plant functional traits (leaf dry matter content, specific leaf area, leaf area, maximum height), as well as functional diversity in two dry tropical forests of the Yucatan Peninsula by combining field data, topographic variables and Sentinel-2 sensor information (spectral bands, vegetation indices and second order texture measures). For this purpose, the functional traits of the species present in plots in the two types of forests were characterized, using information from local studies and databases available online. The results indicate that the woody species present in the two forest types differed significantly in the specific leaf area, leaf area and maximum height, as well as in functional richness. In addition, the Random Forest predictive models were only able to explain a moderate percentage of the variability of leaf dry matter content and functional richness, obtaining R<sup>2</sup> values of 38 % and 54 %, respectively. The soil-adjusted vegetation index (SAVI) explained almost exclusively the variability in leaf dry matter content, although it showed saturation in areas of high vegetation density. Regarding functional richness, most of the variability was explained by the texture measures that measure spectral heterogeneity in the images, as well as by the spectral values of the green band. We conclude that, using data from local studies and databases available online, the Sentinel-2 sensor allows obtaining moderately accurate estimates of only leaf dry matter content and functional richness in the dry tropical forests analyzed. Vegetation indices that reduce soil influence was the most relevant variables in the prediction of leaf dry matter content, whereas the combination of reflectance values of spectral bands, vegetation indices and texture measures are better predictors for the estimation of functional richness.

---



## INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas terrestres han sido severamente impactados por las actividades humanas, especialmente en el último siglo. Uno de los ecosistemas más impactados por el hombre son los bosques tropicales secos (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). Estos ecosistemas en los últimos 40 años se han enfrentado a una grave disminución de su cobertura y biodiversidad, principalmente a causa del cambio de uso de suelo, el aumento de la densidad poblacional humana y el cambio climático global (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Maas, 1995). En conjunto, estas presiones han producido cambios importantes en la composición de las comunidades vegetales, que tienen efectos en los bienes, las funciones y los servicios ambientales esenciales que estos ecosistemas proveen a la sociedad (Cortez *et al.*, 2007; Díaz *et al.*, 2007). En términos monetarios, se ha estimado que para el año 2050 las consecuencias económicas de la pérdida anual de biodiversidad le costarán a la humanidad lo equivalente a 14 000 millones de euros (Braat *et al.*, 2008). Es por ello que, en esta era de cambio global acelerado, resulta necesario el entendimiento de los cambios producidos por las actividades humanas en las comunidades vegetales, así como la integración de herramientas que permitan realizar un diagnóstico y un monitoreo consistente de la vegetación. Esto, con el fin de adoptar las medidas adecuadas para la mitigación de la pérdida de biodiversidad y promover las estrategias más apropiadas para la conservación de los ecosistemas terrestres.

Hasta comienzos de este siglo, la mayoría de los estudios enfocados a evaluar y comprender los cambios en la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas se centraron casi exclusivamente en el análisis de la diversidad taxonómica (Cadotte *et al.*, 2011), principalmente a través de la riqueza de especies (el número de especies en el área muestreada) como variable predictora, o de los índices de diversidad y equidad basados en sus abundancias relativas (Cordova-Tapia y Zambrano, 2015). Si bien estos trabajos han aportado al entendimiento de las comunidades, su biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas, es necesario tener en cuenta que la biodiversidad es un concepto que no solo comprende la riqueza de especies, sino también muchos aspectos de la variación biológica, que van desde la variación taxonómica y funcional hasta la genética (Magurran, 2004). Incluso, se ha señalado que a largo plazo la conservación de la riqueza de especies, por sí sola, no podrá mantener los servicios ecosistémicos cruciales frente al cambio global continuo (Díaz y Cabido, 2001). Esto es debido a que las especies no contribuyen de la misma manera a los procesos del ecosistema y la provisión de servicios ambientales (Luck *et al.*, 2009), por lo que la sostenibilidad y la capacidad

de recuperación de los ecosistemas no solo dependerán de la riqueza de especies (Stuart-Smith *et al.*, 2013; Díaz y Cabido, 2001), sino de los roles que desempeñan las mismas tanto en la comunidad como en el ecosistema, sus tolerancias ambientales y sus requerimientos ecológicos.

En las últimas décadas, se han destinado importantes esfuerzos a la comprensión y diagnóstico de los procesos ecológicos a través de un enfoque funcional, mediante la estimación de las características biológicas o funcionales que poseen las especies, los llamados rasgos funcionales (RF). El principal interés en la estimación de los RF radica en que son un reflejo de la historia evolutiva de las especies y aportan información acerca de su actividad biológica (Hooper *et al.*, 2005). Además, son catalogados como las bases para comprender y predecir el funcionamiento de las comunidades y los ecosistemas (He *et al.* 2018; Díaz *et al.*, 2007, Hooper *et al.*, 2005), ya que los RF pueden informar acerca de las tolerancias ambientales, los requisitos del hábitat y se relacionan con procesos ecosistémicos, como el flujo de materia y de energía, entre otros (Villéger *et al.* 2010; Hooper *et al.*, 2005)

Además de la medición de los RF particulares de las especies, algunos estudios han estimado la forma en que se distribuyen los valores de los RF en la comunidad o ecosistema, la cual comúnmente es llamada diversidad funcional (DF). Esta última, se ha analizado mediante el cálculo de índices de diversidad funcional, donde algunos estudios han demostrado que una mayor DF en las comunidades se relaciona con un mayor crecimiento de los árboles, una mayor estabilidad de los ecosistemas a causa de factores de complementariedad, así como una mejor adaptabilidad a las condiciones ambientales cambiantes y una menor vulnerabilidad a enfermedades, ataques de insectos, incendios y tormentas (Petchey, 2003; Dukes, 2001; Doak *et al.* 1998; Tilman, 1996). Además, los enfoques funcionales poseen la capacidad de identificar especies idóneas para planes de manejo, así como zonas importantes para la restauración o protección que garantizan una mayor provisión de servicios ecosistémicos.

Entre la variedad de índices de diversidad funcional que existen hoy en día, se ha puesto una particular atención en el índice de riqueza funcional (FRic), debido al alto poder que posee para capturar procesos del filtrado ambiental y la diferenciación del nicho en las especies (Mouchet *et al.*, 2010). Desafortunadamente, los altos costos, el tiempo y el esfuerzo de trabajo en campo que implican las estimaciones de RF y por ende de la DF, han obstaculizado la adopción de tales enfoques en la evaluación de las comunidades de plantas.

Con el advenimiento de nuevas tecnologías en la teledetección, derivado en gran medida de nuevos sensores, técnicas de procesamiento de imágenes y datos complementarios en campo, se ha abierto una brecha para la estimación directa de las propiedades ecológicas a distancia, principalmente relacionadas con la bioquímica, la morfología y la estructura los tejidos vegetales (Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2021; Wang y Gamon, 2019). La adquisición de datos a distancia mediante la teledetección se basa en las interacciones de los diferentes componentes de la superficie terrestre (suelo, pigmentos, contenido el agua, materia seca, etc.) y la manera como éstos reflejan, absorben o emiten determinadas regiones de la energía electromagnética; principalmente proveniente del sol (Feilhaver *et al.*, 2017). A partir de estas interacciones, existe un campo de exploración para identificar las posibles relaciones entre los valores de energía reflejada, absorbida o emitida por las cubiertas vegetales, y las estimaciones de atributos biológicos obtenidos directamente en campo. Esto con el fin de generar modelos predictivos que permitan una extrapolación de los datos de campo a escalas mucho más grandes. Esta aproximación permitiría una estimación de manera eficiente y repetitiva de los RF y de la DF, como base para la cuantificación y el monitoreo de los servicios ecosistémicos terrestres. Esto hace posible el monitoreo de las comunidades y los ecosistemas para el diagnóstico de su integridad en varios intervalos de tiempo, identificar procesos de filtrado ambiental y la diferenciación del nicho, así como evaluar las diferencias funcionales de las comunidades de plantas a través de gradientes ambientales. Todo esto a un bajo costo y con un menor esfuerzo de trabajo a grandes escalas espaciales.

Por lo tanto, dada la importancia que tiene la estimación de rasgos funcionales y de la diversidad funcional en las comunidades vegetales y los ecosistemas, los objetivos de esta investigación son: primero, caracterizar funcionalmente a las especies presentes en parcelas establecidas en el bosque tropical subcaducifolio de Kaxil Kiuic, Yucatán y el bosque tropical subperennifolio de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, usando los rasgos del contenido de materia seca foliar, área foliar específica, altura máxima, densidad de la madera, área foliar y fenología foliar para el cálculo de la diversidad funcional. Y segundo, la estimación espacial de cuatro rasgos funcionales clave en las estrategias de vida de las plantas; el área foliar, el área foliar específica, la altura máxima y el contenido de materia seca foliar, además de la riqueza funcional en los dos tipos de bosques tropicales secos mencionados, usando datos de campo, imágenes del satélite Sentinel-2 y un modelo digital de elevación.



## CAPÍTULO I: ANTECEDENTES

### 1.1 ANTECEDENTES

#### 1.1.1 El bosque tropical seco

El bosque tropical seco (BTS) también denominado selva seca está constituido por comunidades vegetales ubicadas en regiones que experimentan un periodo de 5 a 6 meses de sequía, con una precipitación anual entre los 700 y los 2000 mm y una temperatura media anual superior a los 25° C (Pennington *et al.*, 2006; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). En este tipo de bosque, durante la estación seca la precipitación mensual promedio no supera los 10 milímetros, por lo que las condiciones son tan secas que la mayoría de los árboles dejan caer sus hojas como mecanismo para lidiar con la falta de agua (Maass y Burgos, 2011).

Históricamente, dada su relativa simplicidad en cuanto su estructura y la fertilidad de sus suelos, el BTS ha sido modificado por las actividades humanas, principalmente relacionadas con la agricultura y la ganadería (Maass, 1995; Janzen, 1988). Dichas alteraciones han ocasionado un alto grado de fragmentación y pérdida del hábitat para cientos de especies (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010).

En una evaluación realizada por Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa (2010) sobre la extensión de los BTS a partir de herramientas de percepción remota, se estimó que en América del Norte y América Central el 72 % de los BTS habían desaparecido, mientras que América del Sur había perdido aproximadamente el 60 % de su extensión (tabla 1.1). Entre los países que albergan los fragmentos más grandes y mejor conservados de BTS se encuentran Bolivia, Brasil y México. Este último posee la mayor extensión con 181,461 km<sup>2</sup> (38% del total), aunque sigue estando pobremente representado en áreas protegidas (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). De manera similar, dentro de los límites de México el BTS tiene la mayor extensión entre los bosques tropicales (Dirzo y Ceballos, 2010) y ocupa alrededor del 8 % de la extensión de todo el país (Trejo y Dirzo, 2000). Desafortunadamente, hasta el 2009 México había perdido más del 70% de la cobertura potencial a causa de las actividades humanas (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010).



**Tabla 1.1.** Extensión del bosque tropical seco (Km<sup>2</sup>) en el continente americano (tomado de Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010).

País	Extensión potencial de BTS (basado en Olson <i>et al.</i> , 2001)	Extensión actual de BTS	BTS convertido (%)	BTS protegido (km <sup>2</sup> )	Porcentaje bajo protección
México	625,038	181,461	71	336	0.2
Bolivia	216,031	118,940	45	10,609	8,9
Brasil	168,164	81,046	52	5015	6.2
Venezuela	113,143	29,396	74	302	1
Colombia	92,664	30,713	67	1555	5.1
Perú	48,914	2337	95	188	8.1
Nicaragua	32,277	7414	77	-	-
Honduras	26,582	6280	76	-	-
Ecuador	25,275	6443	75	147	2.3
El Salvador	11,291	3344	70	9 9	0,3
Guatemala	10,431	1463	86	-	-
Costa Rica	7559	1795	76	279	15,6
Panamá	6160	2128	75	-	-
Total	1,383,529	472,759	66	18,620	3.9

Debido a las alteraciones experimentadas a lo largo de la historia de los BTS, la mayoría de los remanentes de BTS que aún persisten en el mundo, se encuentran dominados por bosques en un estado temprano de sucesión secundaria, entendida ésta como los procesos de recambio de especies en una comunidad tras un disturbio que remueve la vegetación existente (Chazdon, 2014). Durante este proceso, las especies vegetales se enfrentan a cambios en los recursos y las condiciones ambientales y generalmente hay un recambio de las especies (Mora *et al.*, 2015; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

El fondo mundial para la naturaleza ha clasificado a los BTS como "en estado crítico" o "en peligro" y, como una de las 200 ecorregiones prioritarias a nivel mundial (Olson *et al.*, 2001). Además, son reconocidos como uno de los ecosistemas más amenazados e incluso olvidados (Ramírez *et al.*, 2018; Mooney *et al.*, 1995), ya que la mayoría de los esfuerzos científicos para el estudio y conservación de la vegetación tropical se ha centrado en los bosques tropicales húmedos, manteniendo una baja representación en el sistema de áreas protegidas y

subrepresentados en la literatura en comparación con otros ecosistemas (Miles *et al.*, 2006; Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005; Olson *et al.*, 2001).

### **1.1.1.2 Bosques tropicales subcaducifolios**

El bosque tropical subcaducifolio (Rzedowski, 1978) o selva mediana subcaducifolia (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963) es un tipo de BTS que ocupa aproximadamente el 0.21 % del territorio mexicano. Este tipo de vegetación presenta características intermedias en su fisionomía y sus requerimientos climáticos con el bosque tropical subperennifolio y el bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). Se distribuye principalmente en la vertiente del pacífico, en el centro de Veracruz y en la parte centro y norte de la península de Yucatán en forma de franja (Pennington y Sarukhán, 2005). En el estado de Yucatán, cubre aproximadamente el 8.58 % del territorio estatal (García y Contreras, 2011). Estos bosques se caracterizan por desarrollarse en climas cálidos subhúmedos, con un rango de precipitación promedio anual de 1078 a 1229 (García, 1979 citado por Flores y Espejel, 1994), con una temperatura media anual mayor a los 20° C y que por lo general no pasa de lo 28° C (Rzedowski, 1978).

De acuerdo con Rzedowski (1978), el bosque tropical subcaducifolio no está ligado con ningún tipo de suelo en particular. Sin embargo, en la península de Yucatán, es común que este tipo de vegetación se desarrolle sobre suelos pedregosos, pero que contienen una delgada capa de materia orgánica (García y Contreras, 2011; Flores y Espejel, 1994). El bosque tropical subcaducifolio experimenta un marcado periodo de sequía de 5 a 6 meses de duración, por lo que alrededor del 50 al 75 % de las especies pierden sus hojas (Flores y Espejel, 1994). Además, generalmente los árboles son de baja estatura, con una altura máxima promedio entre los 10 y 20 m (Flores y Espejel, 1994), y comúnmente se suelen distinguir dos estratos arbóreos (Rzedowski, 1978).

### **1.1.1.3 Bosques tropicales subperennifolios**

El bosque tropical subperennifolio o también llamada selva mediana subperennifolia (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963) es el tipo de BTS con mayor cobertura en la península de Yucatán (Flores y Espejel, 1994), y abarca gran parte de Campeche y Quintana Roo, así como una pequeña porción del estado de Yucatán. En este tipo de bosque la mayoría de la vegetación se desarrolla sobre suelos calizos, con un rango de precipitación media anual de 1100 mm a 1400 mm (Durán y Olmsted, 1999, Flores y Espejel, 1994), y una temperatura media anual superior a

los 20 °C (generalmente alrededor de 27 °C) (Rzedowski, 1978). Aproximadamente, el 25 % de las especies pierden sus hojas durante la época de seca (Flores y Espejel, 1994).

En el bosque tropical subperennifolio, encontramos una mayor complejidad y diversidad de especies (Flores-Guido *et al.*, 2010), en comparación con el subcaducifolio. Asimismo, debido a la menor precipitación que reciben los bosques subcaducifolios comparados con los subperennifolios, este último presenta arboles de mayor altura. Además, es posible considerar tres estratos verticales del dosel; de 4 a 12 metros, de 12 a 22 metros, y de 22 a 35 metros (Reyes-Palomeque *et al.*, 2018).

### 1.1.2 Rasgos funcionales

Los RF se definen como características biológicas (fisiológicas, morfológicas, anatómicas, bioquímicas o conductuales) medibles a nivel de individuo que afectan directamente algún componente de su adecuación (el crecimiento, la reproducción o la supervivencia) (Violle *et al.*, 2007). En este sentido, dentro de una especie un rasgo funcional es una propiedad medible, la cual puede llegar a ser de naturaleza continua o categórica, y el valor o modalidad particular que éste puede llegar a tomar en cualquier lugar y momento dado es llamado un atributo (Lavorel *et al.*, 2008; Díaz *et al.*, 2007).

La capacidad de los organismos para crecer y reproducirse bajo determinadas condiciones ha sido relacionada con la posesión de algunos rasgos funcionales (RF) que reflejan una adaptación a las condiciones del medio (Lavorel *et al.*, 1997). Es por esto que la mayoría de los estudios basados en RF se han enfocado en la variabilidad entre especies para hacer estimaciones comunitarias a partir de la media de los rasgos, en respuesta a variaciones ambientales (Barreto *et al.*, 2019). Estos estudios han permitido relacionar las respuestas de las plantas con los cambios que se dan en el entorno, cuantificando la magnitud de las diferencias entre especies, sus tolerancias ambientales y la influencia relativa del filtrado ambiental, así como para predecir la tasa de procesos del ecosistema (Westoby y Wright 2006; Hooper *et al.*, 2005; Díaz y Cabido, 2001)

Comúnmente, para la vegetación los RF suelen agruparse en cuatro categorías; rasgos de hojas o foliares (p.ej. el área foliar específica o el área foliar), rasgos del tallo o raíces (p.ej. densidad específica del tallo y longitud específica de la raíz), rasgos de toda la planta (p.ej. forma y altura máxima de la planta) y rasgos reproductivos (p.ej. masa de la semilla y forma de dispersión).

Dentro de la ecología funcional, se ha reconocido a los RF foliares como componentes esenciales para la comprensión de los procesos fisiológicos de las plantas, además de ser quienes controlan procesos clave como la fotosíntesis, los ciclos biológicos de los nutrientes y el ciclo del agua (Wang *et al.*, 2019). Por lo tanto, son parámetros esenciales para evaluar el funcionamiento del ecosistema y la biodiversidad.

Entre los rasgos foliares, el área foliar específica (AFE) se ha destacado por sus estrechos vínculos con los ciclos del agua y del carbono en las plantas y porque proporciona información sobre la captura de luz, la capacidad fotosintética y la tasa de crecimiento (Cornelissen *et al.*, 2003; Gunn *et al.*, 1999; Pierce *et al.*, 1994). Los análisis de crecimiento en una variedad de especies han indicado que las especies con un mayor AFE (es decir, una mayor área foliar lograda con relativamente poco tejido) tienden a tener una mayor tasa de crecimiento relativo (Cunningham *et al.*, 1999). En cuanto a los factores ambientales, se ha observado que el AFE disminuye en condiciones con una menor precipitación y disponibilidad de nutrientes (Cunningham *et al.*, 1999). Además, el AFE está correlacionado negativamente con el contenido de materia seca foliar (Yang *et al.*, 2020), y el espesor de la hoja, el cual puede variar dependiendo de la especie y el hábitat en el que crecen (Wilson *et al.*, 1999). Por ejemplo, las especies de crecimiento lento caracterizadas por poseer hojas de larga vida, con menor tamaño celular, presentan hojas que son más gruesas y/o con mayor densidad, por lo que es posible observar que poseen un AFE relativamente bajo (Castro-Díez *et al.*, 2000; Niinemets, 1999).

Otro de los rasgos funcionales foliares de relevancia es el área o tamaño de la hoja, su importancia radica en que el área de la hoja define la capacidad de la cubierta vegetal para interceptar la radiación fotosintética activa, fuente de energía primaria para la elaboración de tejidos y la fabricación de compuestos alimenticios para la planta; además, participa de una manera importante en el balance del agua en las plantas y la absorción de carbono (Wang *et al.*, 2019; Wright *et al.*, 2004). El área de la hoja está correlacionada de manera positiva con la disponibilidad hídrica, por lo que el tamaño de la hoja tiende a reducirse al disminuir la disponibilidad de agua (Cramer *et al.*, 2009; Basal *et al.*, 2005; McDonald *et al.*, 2003), reduciendo a su vez el área de transpiración. Generalmente, la variación interespecífica en el tamaño de las hojas de las especies se ha relacionado con la variación climática, la variación geológica, así como la altitud y la latitud (Cornelissen *et al.*, 2003).

Dentro de los rasgos foliares, no solo son importantes los obtenidos directamente de hojas frescas, si no también se reconoce al contenido de materia seca foliar (CMSF) como uno de los

---

rasgos de la planta más utilizados del espectro económico de las hojas (Westoby y Wright, 2006). Se ha encontrado que el CMSF posee una correlación negativa con la tasa de crecimiento relativa y positiva con la vida útil de las hojas (Cornelissen *et al.*, 2003; Garnier *et al.*, 2001). Así mismo, el CMSF está relacionado directamente con la densidad promedio de los tejidos de las hojas y su penetrabilidad, por lo que hojas con una mayor resistencia física tendrán un mayor CMSF (Cornelissen *et al.*, 2003). De acuerdo con De la Riva *et al.*, (2016), el CMSF tiende a aumentar a lo largo de un gradiente de humedad decreciente, por lo que valores más altos del CMSF (o valores más bajos de SLA) contribuyen a una mayor vida útil de las hojas, retención de nutrientes y protección contra la desecación. Por el contrario, valores más bajos del CMSF (o valores más altos de SLA) confieren ventaja en la eficiencia de la absorción de recursos (De la Riva *et al.*, 2016). Generalmente, las especies con un CMSF bajo tienden a asociarse a ambientes más productivos (Cornelissen *et al.*, 2003). Es por esto que el CMSF se ha propuesto como un indicador para evaluar la disponibilidad y el uso de recursos vegetales en los ecosistemas (Garnier *et al.*, 2001). También, es comúnmente utilizado en modelos de simulación ambiental, principalmente para la propagación de incendios como factor determinante en la asignación y propagación del fuego (Ali *et al.*, 2019).

Por otra parte, dentro de los rasgos funcionales del tallo, se ha destacado a la densidad de la madera ya que refleja la asignación de carbono para el soporte estructural de la planta (Funk *et al.*, 2017; Preston *et al.*, 2006). La densidad de la madera, es una característica asociada con el peso y la resistencia física de la misma, por lo que provee información de las características físicas, mecánicas y anatómicas de las plantas y, a su vez, estas características se asocian con las condiciones climáticas que prevalecen en el sitio donde los individuos crecen, principalmente relacionados con la disponibilidad hídrica en el suelo (Sakschewski *et al.*, 2015; Rodríguez *et al.*, 2001; Barajas-Morales, 1987). De acuerdo con Pineda-García *et al.*, (2011), la densidad de la madera se asocia negativamente con la capacidad de almacenamiento de agua en los tallos y raíces. Además, se sabe que, en ambientes con alta radiación y demanda evaporativa, las plantas que tienen una baja densidad de madera poseen una alta eficiencia en el transporte de agua, lo cual les permite mantener valores altos de potencial hídrico foliar (Campanello *et al.*, 2011)

Dentro del rubro de los rasgos de toda la planta se encuentra la altura máxima, definida como la máxima estatura de un individuo maduro que una especie logra en un hábitat determinado. Posee una marcada asociación con la capacidad competitiva de la planta para la intercepción de luz, además, es un indicador de su capacidad de respuesta (tolerancia o evasión frente a algún estrés

ambiental) a condiciones cambiantes en el medio ambiente (Casanoves *et al.*, 2011; Cornelissen *et al.* 2003). Se ha documentado que, una vez que una planta determinada está sometida a algún tipo de estrés, ya sea biótico o abiótico, ésta debe ser capaz de resistirlo por mecanismos de tolerancia o bien por mecanismos de evasión. Por ejemplo, algunas plantas que poseen una mayor altura pueden evitar con éxito que el fuego alcance estructuras como los meristemas, flores o semillas durante incendios (Cornelissen *et al.*, 2003). Así mismo, los árboles son más altos en los sitios donde abundan los recursos, existe un menor estrés, y una mayor competencia por la intercepción de luz (Koch *et al.*, 2004)

Por último, dentro de los rasgos reproductivos el tamaño de la semilla de una especie es un parámetro importante debido a que la capacidad de dispersión está fuertemente influenciada por el tamaño que ésta tenga, por lo que determina la capacidad de poder establecerse o colonizar otros sitios (Khurana, 2001). Se ha documentado que semillas más pequeñas tienen una mayor capacidad de dispersión en comparación con las semillas más pesadas y más grandes, aunque estas últimas tienen una mayor capacidad competitiva lo que les permite establecerse y sobrevivir bajo diversos tipos de estrés (Khurana, 2001). Además, existe una relación inversa entre el tamaño de la semilla y su número, esto es debido a los costos energéticos que conlleva la fabricación de semillas, por lo que especies caracterizadas por poseer semillas grandes, tienden a producir un número reducido de las mismas (Westoby *et al.*, 2002; Tilman, 1994). Por su parte, las especies con semillas más pequeñas se caracterizan por producir un gran número de éstas, lo que les permite colonizar un gran número de parches (Tilman, 1994).

### **1.1.3 Los grupos funcionales y la diversidad funcional**

Inicialmente, los RF fueron propuestos por Darwin (1859) como predictores del rendimiento de un organismo, pero en las últimas dos décadas los enfoques funcionales se han extendido y hoy en día existen estudios que van desde comprender las adaptaciones de los organismos al medio, hasta entender y predecir la estructura de la comunidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Garnier *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2005). Gran parte de los avances se deben al surgimiento de la ecología funcional, la rama de la ecología que se centra en los roles o funciones que desempeñan las especies en la comunidad o ecosistema a través de sus respuestas ecológicas y evolutivas (Negret, 2016).

En las últimas décadas, los RF se han utilizado para agrupar especies en grupos funcionales, definidos a partir de un conjunto de atributos o rasgos comunes que surgen en organismos con

características biológicas similares (Keddy, 1990; Díaz, 2001). Por definición, las especies dentro de un grupo funcional son ecológicamente equivalentes y proporcionan cierto grado de redundancia al sistema en el que habitan (Blondel, 2003). La clasificación de grupos funcionales ha demostrado ser uno de los métodos que puede ser utilizado para entender patrones de ensamblaje comunitario y permite seleccionar especies clave para el ecosistema (Cordova-Tapia y Zambrano, 2015). La clasificación de grupos funcionales se hace a partir de métodos *a priori* y/o *a posteriori* utilizando métodos multivariados de agrupación basados en datos de RF (Hawkins y MacMahon, 1989). Desafortunadamente, este método tiene ciertas limitantes ya que supone una equivalencia funcional dentro de los grupos y no es posible detectar cambios ontogenéticos (durante el desarrollo del individuo) o en el uso del hábitat (Cordova-Tapia y Zambrano, 2015). El método de usar los grupos funcionales en una comunidad representa una simplificación para poder trabajar con comunidades diversas y, por consiguiente, implica una pérdida de información. En su lugar, se han destinado importantes esfuerzos a medir la diversidad funcional en las comunidades a una escala continua, la cual es definida como el valor, el rango, la abundancia y la distribución relativa de los RF en los organismos presentes en una comunidad (Díaz y Cabido 2001, Gillison *et al.* 2013). Consiste básicamente en resumir la variación de los RF entre organismos que influyen simultáneamente en su aptitud individual y en el funcionamiento del ecosistema (Correa y Torres, 2016; Violle *et al.*, 2007). La cuantificación de la diversidad funcional en comunidades biológicas comúnmente requiere la implementación de índices de diversidad funcional (IDF). Hoy en día existe una gran variedad de IDF que difieren en las propiedades matemáticas, las características que capturan, la consideración de rasgos únicos o múltiples y la inclusión o no de las abundancias de las especies (Casanoves *et al.*, 2011).

Uno de los IDF comúnmente utilizado es el de la riqueza funcional (FRic), su propósito es analizar los mecanismos que vinculan a la biodiversidad con el funcionamiento del ecosistema, ya que provee información sobre la distribución de especies en el espacio de rasgos funcionales (Casanoves *et al.*, 2011; Mason *et al.* 2005). El espacio de rasgos funcionales, de acuerdo con Rosenfeld (2002) representa una visión geométrica del nicho funcional de las especies que consiste en un hipervolumen de n-dimensiones, análogo al nicho ecológico Hutchinsoniano, donde los ejes representan funciones clave asociadas a distintos rasgos funcionales. De manera que, mientras el nicho Hutchinsoniano define dónde y bajo qué circunstancias existirá una especie, el nicho funcional define el efecto que tendrá una especie en un hábitat determinado.

El principal interés en la implementación del índice FRic en la evaluación de las comunidades vegetales radica en que éste posee un alto potencial para detectar procesos del nicho: el filtrado ambiental y la diferenciación del nicho (Mouchet *et al.*, 2010). El clima, el régimen de perturbación, algunos aspectos de la composición atmosférica y las interacciones bióticas son los principales filtros ambientales y determinan fuertemente qué rasgos y funciones pueden sobrevivir en cualquier sitio en particular (Díaz *et al.*, 2007). Estudios en comunidades vegetales han documentado que, en la presencia de determinados filtros ambientales existe una convergencia de RF, por lo que los rasgos de las especies dominantes serán más similares de lo esperado al azar. La similitud funcional es debida a que los filtros sólo permiten el establecimiento de especies con determinados rasgos particulares que les permite tolerar las condiciones ambientales que el filtro impone (Pillar *et al.*, 2009; Grime, 2006). Por otra parte, la diferenciación del nicho establece que los nichos ecológicos de las especies tienen que diferenciarse para coexistir (MacArthur y Levins, 1967). Esto es debido a que, cuando dos o más especies comparten el mismo nicho, estas tenderán a explotar los mismos recursos, por lo que una desplazará a la otra por el principio de exclusión competitiva (Gause, 1934). Teóricamente, especies con rasgos similares tendrán un funcionamiento similar, por lo que el proceso de exclusión competitiva resultaría en especies que difieran en sus rasgos funcionales (Pillar *et al.*, 2009; Gause, 1934).

La FRic mide la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad independientemente de sus abundancias (Cordova-Tapia y Zambrano, 2015). Para ello, FRic considera a las especies con los valores más extremos en cada rasgo funcional (mínimos y máximos) para luego formar un cuerpo irregular poligonal, también llamado envolvente convexa o convex hull (Villéger *et al.*, 2008, Cornwell *et al.*, 2006). En la práctica, valores bajos de este índice indicarían procesos de filtrado ambiental que limitan el rango de estrategias exitosas entre las especies coexistentes y favorecen únicamente a una gama muy limitada de RF. Esto significa que algunos de los recursos disponibles para la comunidad (nicho alfa) no se utilizan, por lo que su productividad podría verse reducida (Petchey, 2003), así como su capacidad de amortiguar las fluctuaciones ambientales (Tilman, 1996). Además, la comunidad podría ser susceptible a la invasión por la disponibilidad de nichos (Dukes, 2001). Por su parte, altos valores de FRic indican condiciones favorables, que promueven la coexistencia entre especies, y minimizan la competencia debido a la complementariedad del nicho (Villéger *et al.*, 2008, Cornwell *et al.*, 2006; Pacala y Tilman, 1994). La complementariedad en el uso de los recursos entre especies puede generar un aumento en la productividad primaria, y en la retención de los nutrientes en los



ecosistemas (Frost *et al.*, 1995; Hooper *et al.*, 2005; Scherer-Lornzen 2005; Tilman, 1999). En particular, una mayor riqueza funcional ha sido relacionada de manera positiva con la producción de biomasa en las comunidades (Sunko *et al.*, 2019; Hooper *et al.* 2005; Díaz y Cabido *et al.*, 2001).

En un mapeo de la DF de árboles realizado por Schneider *et al.* (2017), se observó que las variables topográficas y del suelo fueron unas de las más relacionadas con los rasgos funcionales, y generaban cambios tanto en la diversidad de rasgos morfológicos como en la diversidad de rasgos fisiológicos. Entre los patrones observados, estos autores encontraron una disminución de la riqueza funcional a medida que la altitud incrementaba. Esto era el resultado de las condiciones abióticas en las crestas y laderas de las montañas que actuaban como un filtro ambiental (Schneider *et al.* 2017). Por otra parte, Sanaphre-Villanueva *et al.*, (2016) encontraron que, a diferencia de lo observado en cerros, en parcelas establecidas en sitios planos que comprendían edades entre 3 y 25 años de sucesión en un BTS de la Península de Yucatán, los árboles maduros presentaban valores de FRic más altos de lo esperado al azar, lo que podría ser atribuido a las condiciones más favorables que ahí se presentan y que permiten la coexistencia de múltiples combinaciones de rasgos.

A pesar de que los rasgos funcionales y la diversidad funcional de las comunidades vegetales pueden obtenerse relativamente bien por medio de estimaciones en campo, las estimaciones en campo se limitan a un área pequeña, a un cierto momento en el tiempo y a un cierto número de especies (Hmolová *et al.*, 2013). Esto debido al gran esfuerzo físico y los elevados costos que conllevan las mediciones de atributos funcionales. Por lo que hoy en día, aún faltan por estimarse una gran variedad de RF de plantas para grandes porciones de la biósfera (Jetz *et al.* 2016) que permitan adoptar estrategias espacialmente explícitas que incidan en la conservación de la diversidad funcional frente al cambio de uso de la tierra y el cambio climático global.

### **1.1.4 Percepción remota**

La percepción remota o también llamada teledetección, es una de las herramientas más idóneas para la estimación de diferentes atributos de la vegetación, principalmente porque proporciona una observación planetaria, repetitiva y consistente de las cubiertas vegetales (Chuvieco, 2008). Es definida como la ciencia y el arte de obtener información de cualquier objeto, área o fenómeno de interés sin entrar en contacto físico con él (Lillesand y Kiefer, 1979). De un modo general,

consiste en la adquisición de información a través de la energía electromagnética que emiten o reflejan los cuerpos que conforman la superficie terrestre (Sobrino *et al.*, 2000).

Para obtener información de la superficie terrestre, la teledetección es llevada a cabo a través de sensores remotos ubicados en plataformas ya sean fijas o móviles (grúas, globos, aviones, cohetes o satélites, entre otras) (Sobrino *et al.*, 2001). Dependiendo de las características de los sensores son separados en dos grupos: sensores pasivos y sensores activos. Los sensores pasivos únicamente miden la energía electromagnética de la superficie terrestre proveniente del sol, para luego capturar esta información en imágenes con valores continuos de números digitales, los cuales son contenidos en pixeles de diferentes tamaños de acuerdo a la resolución que posea el sensor (George *et al.*, 2017). Los sensores activos por su parte no dependen de la energía del sol, ya que generan su propia energía electromagnética y la emiten hacia el terreno independientemente de las condiciones atmosféricas, para así finalmente ser registrada por el receptor del sensor (Tuner *et al.*, 2003).

Dentro de las características principales de los sensores remotos está la resolución del sensor, que comprende las habilidades de registrar, diferenciar y distinguir objetos en detalle. Se pueden considerar cuatro tipos de resoluciones relevantes para el análisis de la vegetación:

- a) La resolución espacial está determinada por el tamaño del pixel medido en metros sobre el terreno; depende de la altura del sensor con respecto a la tierra, el ángulo de visión, la velocidad de escaneo y las características ópticas del sensor (García, 2012). Es importante seleccionar el tamaño adecuado de pixel para conseguir una buena definición de los objetos, ya que, si éste es demasiado bajo, se dificultará la discriminación de los objetos o clases.
- b) La resolución espectral, consiste en el número y tamaño de las regiones del espectro de luz que el sensor registra como datos, y se representa por medio de bandas espectrales que abarcan una porción del espectro electromagnético (azul, verde, roja, cercana a infrarroja, termal, etc.). Cuanto más estrechas sean estas bandas mayor será la resolución espectral que posee un sensor.
- c) La resolución temporal es una medida de la frecuencia con la que el sensor es capaz de obtener datos de un área determinada; las altas resoluciones temporales son importantes en el monitoreo de eventos que cambian en periodos relativamente cortos.
- d) Por último, la resolución radiométrica indica la sensibilidad del sensor en términos de detectar las diferencias entre las pequeñas variaciones en la radiación que capta, y está

determinada por la cantidad de niveles de grises o intensidad en los que se divide la radiación electromagnética captada por el sensor. Cuanto mayor sea el número de niveles de grises mayor será el detalle con que se podrán expresar las diferencias de la energía que capta el sensor.

Cuando la radiación proveniente del sol incide sobre un objeto o componente de la superficie terrestre, tenderá a fraccionarse en energía absorbida, energía reflejada y energía transmitida según el material que lo compone (Sobrino *et al.*, 2001). Ya se ha observado que cada uno de los componentes que integra a la superficie terrestre interactúa con la radiación electromagnética de manera diferente, absorbiendo de forma exclusiva determinadas porciones de longitudes de ondas y reflejando otras en distintas regiones del espectro, la cual es comúnmente conocida como su firma o huella espectral. Estos diferentes patrones de energía electromagnética son capturados por los sensores y corresponden a un conjunto de longitudes de onda divididas en bandas o regiones llamado espectro electromagnético (Catuna, 1995). Dichas longitudes de onda comúnmente parten desde la porción “óptica” (0.4 a 14  $\mu\text{m}$ ) hasta las regiones de microondas (14  $\mu\text{m}$  a 1 mm) (Turner *et al.*, 2003). La región visible (VIS) es una pequeña porción del espectro electromagnético que abarca desde los 0.4  $\mu\text{m}$  hasta los 0.7  $\mu\text{m}$  y en ella se encuentran las longitudes de onda del color azul de 0.4 a 0.5  $\mu\text{m}$ , del verde a 0.5 - 0.6  $\mu\text{m}$ , y del rojo a 0.6 - 0.7  $\mu\text{m}$ . Por su parte, la porción del infrarrojo se subdivide en infrarrojo cercano (700 nm a 1  $\mu\text{m}$ ), infrarrojo medio (1  $\mu\text{m}$  a 3  $\mu\text{m}$ ) y terminal (7  $\mu\text{m}$  a 14  $\mu\text{m}$ ) (Chuvienco *et al.*, 1996).

Entre las firmas espectrales identificadas en las cubiertas vegetales, se ha observado que la vegetación sana presenta una baja reflectividad en las regiones del espectro visible, principalmente en las regiones de la banda azul y roja, incrementándose en la banda verde (Chuvienco *et al.*, 1996). Los mayores valores de reflectividad de la vegetación sana se encuentran en las regiones del infrarrojo cercano y disminuye en las regiones del infrarrojo medio e infrarrojo lejano. Estas características espectrales se deben, principalmente, a la influencia que ejercen los pigmentos y el agua que almacenan las hojas (Chuvienco *et al.*, 1996)

En los estudios encargados de evaluar la salud de la vegetación, comúnmente se emplea tanto la banda del infrarrojo cercano como la banda roja, de manera que cuanto mayor sea el “vigor” de la vegetación, la banda roja presentará una reflectancia más baja, y la del infrarrojo cercano una reflectancia más alta. Bajos valores de reflectividad en el infrarrojo cercano pueden indicar una vegetación enferma o con una deficiencia hídrica. Por otra parte, se ha identificado que los pigmentos foliares predominantemente presentan una mayor absorción en la región “visible”

situado en los 0.445  $\mu\text{m}$  de la banda azul (Schweiger *et al.*, 2018). Sin embargo, únicamente las clorofilas a y b absorben fuertemente la luz en las regiones de la banda roja de 0.66  $\mu\text{m}$  para la clorofila a y de 0.68  $\mu\text{m}$  para la clorofila b.

De acuerdo a lo planteado por Schweiger *et al.*, (2018), la manera en cómo se dispersa y absorbe la radiación electromagnética en las distintas cubiertas vegetales está influenciada por la estructura y las características químicas de los tejidos vegetales, además de la estructura tridimensional del dosel. Específicamente, en la región del infrarrojo cercano las propiedades ópticas de la hoja se encuentran influenciadas, en gran medida, por la estructura anatómica de la hoja (Reuter, 2009; Alonso *et al.*, 1999). Principalmente, el mesófilo esponjoso es el responsable de la elevada reflectancia que se produce (Alonso *et al.*, 1999), aumentando con el número de las capas celulares, el tamaño de las células y el contenido celular (Reuter, 2009). Se ha observado que, las especies que presentan hojas más compactas, con paredes celulares más gruesas (mayor masa foliar por área), tienen menos espacios de aire, menos agua y menor dispersión de las interfaces aire-agua, por lo tanto, tienen una menor reflectancia del infrarrojo cercano que las hojas delgadas. (Lichtenthaler *et al.*, 1981; Abrams & Kubiske, 1990). Meliá (1991) afirma que las diferencias en los valores de reflectancia por el grosor de la hoja son influenciadas por la cantidad de pigmentos contenidos y la estructura anatómica, por lo que las hojas gruesas tienden a absorber más y reflejar menos a diferencia de las delgadas que absorben poco y reflejan más.

Con base en los distintos patrones espectrales captados por los sensores, se han realizado importantes esfuerzos para la estimación de rasgos funcionales mediante la percepción remota, principalmente a través de dos enfoques; el enfoque biogeográfico y el de teledetección (Moreno-Martínez *et al.*, 2018). El enfoque biogeográfico consiste en extrapolar y relacionar las mediciones de rasgos locales con factores abióticos (el clima y suelos) a diferentes escalas espaciales. Sin embargo, dicho enfoque no toma en cuenta la dinámica de la vegetación y está limitada por una resolución más gruesa que los datos de entrada (Moreno-Martínez *et al.*, 2018). Por su parte, los enfoques de teledetección a menudo se realizan a través de dos métodos: uno deductivo, a través de modelos físicos de transferencia radiativa (RTM), los cuales intentan modelar explícitamente las interacciones complejas entre la radiación y las propiedades del dosel de la vegetación, introduciendo una serie parámetros de entrada para simular la reflectividad resultante, o inversamente, en donde estiman los parámetros de entrada a partir de la reflectividad medida por el sensor (Moreno-Martínez *et al.*, 2018; Yebra *et al.*, 2008). Los métodos inductivos o estadísticos por su parte se basan en relaciones estadísticas entre un número de

observaciones *in situ* de rasgos de plantas con datos de teledetección, generalmente utilizando técnicas de regresión (Ali *et al.*, 2016). Los índices de vegetación son ampliamente utilizados en este método y por su naturaleza son computacionalmente más rápidos y resumen eficazmente los datos locales (Ali *et al.*, 2016).

En la evaluación realizada por Jiang *et al.* (2018), en la cual comparó la capacidad de los métodos deductivos y los inductivos en la estimación del contenido bioquímico de las hojas de trigo (clorofila a y b, carotenoides y agua) y el contenido de materia seca, encontró un desempeño muy similar en términos de clasificación. Por su parte, Féret *et al.*, (2011) infieren que independientemente de cuál sea el método implementado, su éxito dependerá de la calidad del conjunto de datos de entrenamiento, la selección de longitudes de onda y la disponibilidad de un conjunto de datos independientes para la validación del método.

Aguirre-Gutiérrez *et al.*, (2021) a través de un enfoque estadístico usando datos espectrales obtenidos del sensor pasivo Sentinel-2, combinado con datos de clima, suelo y medidas de textura, encontraron un buen desempeño predictivo de rasgos funcionales relacionados con la química de la hoja, rasgos fotosintéticos, así como rasgos funcionales morfológicos y estructurales de la planta a una escala pantropical y regional. Entre sus resultados, los modelos construidos para cada región tropical presentaron marcadas diferencias en la precisión de la predicción en los rasgos funcionales. El porcentaje de explicación o coeficiente de determinación ( $R^2$ ) varió de 0.04 (Brasil) a 0.35 (Australia) para el área foliar, el área foliar específica varió de 0.06 (Malasia) a 0.54 (Brasil), el área de la hoja varió de 0.04 (Brasil) a 0.35 (Australia), mientras que la masa seca de la hoja varió de 0.07 (Malasia) a 0.38 (Brasil). En general, las variables más importantes en las predicciones de cada uno de estos rasgos fueron los valores de reflectancia y las medidas de textura obtenidas de sensor Sentinel-2. Estos resultados sugieren que, con las variables espectrales del sensor Sentinel-2 y las medidas de textura, es posible capturar la variabilidad que presentan los rasgos funcionales morfológicos y estructurales de la vegetación en regiones tropicales, permitiendo construir modelos predictivos a una escala regional

En cuanto a la DF, las aproximaciones para su estimación a partir de herramientas de percepción remota han sido relativamente escasas, y los pocos estudios que han abordado su estimación han sido mediante un enfoque biogeográfico (Thonicke *et al.*, 2020; Ma *et al.*, 2019; Sakschewski *et al.*, 2015) o a través de la implementación de métodos que generalmente involucran el uso de sensores que poseen más de 100 bandas espectrales; llamados hiperespectrales (Zheng *et al.*, 2021; Durán *et al.*, 2019; Asner *et al.*, 2017; Schneider *et al.*, 2017). Si bien estos últimos han

demostrado un buen poder predictivo para la estimación y mapeo de los componentes que integran a la DF, los altos costos de adquisición de datos de los sensores hiperespectrales han limitado su adopción para el monitoreo de la vegetación y la evaluación de los ecosistemas en el mundo.

### **1.1.5 Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)**

El índice de vegetación de diferencia normalizada o NDVI (Normalized difference vegetation index, por sus siglas en inglés), es un índice de vegetación obtenido a partir de operaciones algebraicas basadas en los contrastes de las bandas espectrales (Tucker, 1979). Es calculado a partir de las diferencias de los valores de reflectancia de las regiones del rojo (R) y del infrarrojo cercano (IRC), dividida por la suma de los mismos valores (Chinea, 2002).

Actualmente, además del NDVI existen otros índices de vegetación implementados en las evaluaciones de las coberturas terrestres, sin embargo, el NDVI es el más utilizado hasta la fecha. Su interés radica en que puede ser de utilidad tanto para discriminar las diferentes coberturas vegetales como para conocer su estado de salud (vegetación sana o enferma).

En los cálculos para un pixel dado el NDVI puede presentar valores de -1 a +1, donde los valores próximos a -1 corresponden cuerpos de agua. Los valores cercanos a cero (-0.1 a 0.1) generalmente corresponden a sitios de roca, arena o nieve y sólo los valores mayores a cero se asocian a la vegetación. Valores positivos bajos (aproximadamente de 0.2 a 0.4), corresponden a matorrales y pastizales, valores altos entre 0.6 a 0.8 se han asociado con bosques templados o tropicales, mientras que valores más cercanos a 1 corresponden a vegetación con una mayor densidad de hojas verdes (vegetación “vigorosa”) (Romero-Arias, 2016).

Además de la relativa sencillez de su cálculo e interpretación, el NDVI ha sido relacionado directamente con la producción primaria neta en comunidades vegetales y con el número de especies (Oindo y Skidmore, 2012). Adicionalmente, está fuertemente influenciado por otros factores como la biomasa, el estrés hídrico, los patrones cambiantes de floración y la biodiversidad (Wang *et al.*, 2016), por lo que resulta una herramienta eficiente para la evaluación de los ecosistemas y la biodiversidad de forma rápida, repetida y sin dañar o alterar la vegetación bajo estudio.

El inconveniente principal del NDVI y por lo que hay que ser cautelosos en su uso es que en áreas donde existe una mayor densidad de follaje presenta una saturación, que consiste en que

el valor del NDVI permanece constante, a pesar de que la densidad de follaje continúe incrementando. Este inconveniente del NDVI ha sido ampliamente documentado, especialmente en tierras agrícolas y bosques tropicales donde se ha observado una saturación a un nivel mayor a los 1500 kg/ha de biomasa (Prabhakara *et al.*, 2015).

### 1.1.6 Medidas de textura

Además de los índices de vegetación, en el campo de la percepción remota existen otras herramientas para el estudio la vegetación conocida como medidas de textura (tabla 1.2). Consisten en estimar la variación espacial de los valores de cada pixel comparado con los pixeles vecinos de una imagen, es decir, qué tan homogéneos o heterogéneos son. Las medidas de textura se calculan partir de una “ventana” en movimiento de  $n \times n$  pixeles establecida por el usuario, la cual representa un tamaño de área dada. La elección del tamaño apropiado de la ventana dependerá de los objetivos a alcanzar, ya que tamaños de ventanas pequeñas son útiles en la identificación de las variaciones tonales a escalas reducidas, mientras que para identificar variaciones a escalas mayores es conveniente usar tamaños de ventanas más grandes (Kelsey y Neff, 2014).

Es posible diferenciar dos grupos de medidas de textura comúnmente utilizadas, las medidas de textura de primer orden o de ocurrencia que son calculadas a partir de los valores de gris originales de la imagen y su frecuencia, como la media, varianza y su desviación estándar, esto sin considerar la dependencia e interacción entre pixeles (Presutti, 2004). Las medidas de textura de segundo orden o de co-ocurrencia por su parte consideran la relación entre grupos de dos pixeles de la imagen original a través de una matriz de co-ocurrencia. La matriz de co-ocurrencia describe la frecuencia de un pixel con un nivel de gris aparece en una relación espacial específica con otro valor de gris, dentro del área de una ventana determinada (Presutti, 2004).

Se espera que hábitats que son heterogéneos, muestren una alta heterogeneidad espectral (Palmer *et al.*, 2000) y además tengan una alta diversidad de especies de plantas. Esto es debido a que, de acuerdo a la teoría de la variación espectral (Palmer *et al.*, 2000), una mayor heterogeneidad espectral está relacionada a una mayor heterogeneidad ambiental y, a su vez, estos hábitats estarán asociados con un mayor número de nichos ecológicos que las especies pueden explorar (Pettorelli, 2013). Diversos estudios han probado esta teoría y documentado que una mayor heterogeneidad ambiental, es decir, una mayor variación de los factores abióticos en un área en particular (Stewart *et al.*, 2000), se relaciona de manera positiva con la diversidad

funcional (Gastauer *et al.*, 2021; Bergholz *et al.*, 2017). Esto debido a que la variación espacial y temporal en el ambiente influye en el establecimiento, en su desarrollo, reproducción y supervivencia de las plantas, dando como resultado comunidades funcionalmente más diversas (Gastauer *et al.*, 2021; Bergholz *et al.*, 2017; Santibáñez–Andrade *et al.*, 2009). Asimismo, en el estudio realizado por Schweiger *et al.*, (2018) observaron que la disimilitud espectral entre pares de especies aumentaba con la disimilitud funcional. En particular, Schweiger *et al.*, (2018) proporcionaron evidencia de que la variabilidad espectral, calculada a partir de espectros de imágenes a nivel de hoja y de detección remota, se relaciona positivamente con la riqueza funcional y la productividad en las comunidades (tomando la biomasa aérea por parcela como una medida de la productividad). Por lo tanto, estos resultados muestran la capacidad que posee la percepción remota en el estudio de las comunidades de plantas.

Así mismo, estudios han relacionado las texturas de las imágenes con variabilidad horizontal entre las plantas y demostrado que están fuertemente correlacionadas con varios atributos de la vegetación, como el índice de área foliar (Wulder *et al.*, 1998), la altura de la vegetación, así como la biomasa aérea (Reyes-Palomeque *et al.*, 2018). Además, las medidas de textura pueden ayudar a mejorar el procesamiento de los IV en donde se presentan problemas de saturación (Cutler *et al.*, 2012). En el estudio realizado por Gallardo-Cruz *et al.*, (2012) utilizando datos de campo y 40 variables de medidas de textura, tanto de primero como de segundo orden basadas en las bandas roja, cercana infrarroja y el NDVI, demostraron un gran poder predictivo para la estimación del área basal ( $R^2= 0.93$ ), la altura y la cobertura de la vegetación ( $R^2= 0.89$ ), además de la riqueza de especies ( $R^2= 0.87$ ) y la edad de los rodales (0.85).

Por su parte, Schumacher *et al.*, (2016) infieren que las medidas de textura y las bandas de borde rojo (0.705-0.745 $\mu$ m) juegan un papel importante en las regiones semiáridas con escasa vegetación, pues dichas variables mejoraron la estimación del volumen de la madera en una región montañosa semiárida. Por su parte, Aguirre-Gutiérrez *et al.*, (2021) observaron que las medidas de textura de segundo orden obtenidas de las bandas espectrales del sensor Sentinel-2A demostraron ser el primero o segundo contribuyente más importante en la predicción de nueve rasgos funcionales en los trópicos (área foliar, área foliar específica, espesor de la hoja, masa de la hoja seca, masa de la hoja fresca, contenido de agua de la hoja, contenido de carbono de la hoja, contenido de magnesio de las hojas, contenido de potasio de las hojas).



**Tabla 1.2** Medidas de textura y su interpretación (Tomado de Reyes-Palomeque et al., 2018)

Medida	Descripción
Media	<p>En esta medida, el valor del píxel corresponde al valor medio de toda la matriz. Sus valores varían de acuerdo a la cantidad de grises que contiene la imagen. Valores altos se relacionan con áreas homogéneas y viceversa.</p>
Varianza	<p>Utiliza la combinación entre los píxeles de referencia y vecino, está basada en la dispersión de los píxeles dentro de la imagen. Representa una medida de la heterogeneidad y muestra valores altos en zonas heterogéneas si la variación existente en los tonos de grises es elevada y valores bajos en zonas donde la variación es menor (homogénea).</p>
Entropía	<p>Relacionada con la aleatoriedad de la distribución de los píxeles dentro de la imagen, midiendo el “desorden” de la imagen. Valores altos implican un mayor desorden (variabilidad de valores de píxeles) asociados a áreas heterogéneas y viceversa.</p>
Segundo momento angular	<p>También denominada uniformidad u homogeneidad de energía. Los valores de grises observados en la imagen original se conservan y aquellos que son diferentes se muestran en colores blancos. Tiene un rango de 0 a 1. Valores altos se presentan en zonas homogéneas y valores bajos se presentan en zonas heterogéneas.</p>
Disimilaridad	<p>En ésta, las áreas blancas representan zonas donde los valores de los píxeles son diferentes, mientras que áreas oscuras indican zonas donde los valores de los píxeles son similares. Valores altos se presentarán en áreas heterogéneas</p>

Medida	Descripción
	y valores bajos se presentarán en regiones homogéneas. Registra un valor máximo de 255 y mínimo de 0.
Correlación	Es una medida de dependencia lineal entre los tonos de gris de la imagen, si los valores son altos, esto indica una alta relación entre el valor de un píxel y su vecino relacionados con zonas homogéneas y viceversa. Rango de -1 a 1.
Homogeneidad	Es una medida que representa la transición de los tonos de grises, por lo que existe un poco variación en los tonos cuando la imagen es homogénea y se observan zonas oscuras. Valores altos se presentan en zonas homogéneas y valores bajos se presentan en zonas heterogéneas. Rango de 0 a 1.
Contraste	Medida la cantidad de variación local (heterogeneidad) presente en una imagen. Por lo que se pueden observar grandes manchas blancas cuando hay grandes variaciones de los píxeles. Valores altos corresponden a regiones heterogéneas y viceversa.



## 1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

A pesar de que es posible mapear RF y la DF de los árboles a partir de información de sensores remotos (Zheng *et al.*, 2021; Thonicke *et al.*, 2020; Durán *et al.*, 2019; Ma *et al.*, 2019; Asner *et al.*, 2017; Schneider *et al.*, 2017; Sakschewski *et al.*, 2015), son muy pocos los estudios que han explorado este campo con el fin de ampliar más allá de una escala local, un momento en el tiempo y para un cierto número de especies nuestra comprensión de las estrategias funcionales de las especies vegetales. En particular, en ecosistemas altamente degradados como lo es el BTS, los análisis bajo un enfoque funcional son muy escasos, mientras que los acercamientos a la estimación y mapeo de RF, así como de los componentes que integran a la DF de manera remota son inexistentes. Esto, a pesar de que los análisis basados en rasgos se consideran las herramientas más idóneas para evaluar y predecir las respuestas probables de las especies y los procesos del ecosistema a los cambios ambientales (Suding *et al.*, 2008; Lavorel y Garnier 2002).

En la actualidad, existe una creciente disponibilidad de información de las cubiertas vegetales que proveen los sensores remotos pasivos. Por ejemplo, el satélite Sentinel-2A posee una resolución espacial de 10 m en las bandas roja, azul, verde y cercana infrarroja, bandas reconocidas por sus estrechos vínculos con la composición química y estructural de la vegetación. Conjuntamente con la aplicación de técnicas que aprovechan la información contenida en estas bandas como los IV (Chuvieco,1996), complementadas con medidas de texturas, las imágenes satelitales han demostrado poseer un buen poder predictivo en la estimación de una serie de RF bioquímicos, estructurales y morfológicos de la vegetación (Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2021; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012).

Hacen falta estudios enfocados en caracterizar funcionalmente las comunidades de plantas con el propósito de evaluar las estrategias funcionales de las especies, en relación con regímenes de perturbación o cambios ambientales. Esto permitirá ampliar el conocimiento de las estrategias de adaptación de las especies al medio en el cual se desarrollan, así como seleccionar especies para planes de manejo. Asimismo, es necesario la integración de datos de campo y herramientas de percepción remota con el fin de buscar correlaciones que permitan construir modelos predictivos para generar mapas de los RF y de la DF a grandes escalas espacio-temporales. La estimación de RF y de la DF de manera remota proporcionará un medio para el monitoreo,

análisis y comprensión de los rasgos funcionales, así como de la diversidad funcional. Además, permitirá evaluar la salud de la vegetación e identificar procesos que estructuran a las comunidades de manera consistente y eficiente en tiempo y recursos. De igual manera, esta estimación permitirá la integración de mapas que posibiliten la identificación de patrones de cambio de los RF y de la DF a través del tiempo (Wang y Gamon 2019), permitiendo identificar y seleccionar áreas para la gestión de la conservación o la restauración de los ecosistemas.

### 1.3 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Como difieren los rasgos del contenido de materia seca foliar, el área foliar específica, el área foliar y la altura máxima entre los bosques de estudio (mediano subcaducifolio y mediano subperennifolio)?

¿Es posible obtener estimaciones precisas del contenido de materia seca foliar, el área foliar específica, la altura máxima, el área foliar y la riqueza funcional a nivel de paisaje en los bosques de estudio usando percepción remota y datos de campo?

¿Qué variables de la percepción remota contribuyen de mejor manera a explicar la variación del contenido de materia seca foliar, el área foliar específica, la altura máxima, el área foliar y la riqueza funcional a nivel de paisaje en los bosques de estudio?

### 1.4 HIPÓTESIS

**Hipótesis 1.** Dadas las condiciones de menor disponibilidad hídrica que se presentan en el bosque tropical subcaducifolio con respecto al subperennifolio, las especies poseerán en promedio menor área foliar específica, altura máxima, área foliar y un mayor contenido de materia seca foliar. Por el contrario, la mayor diversidad de especies asociada a las condiciones más favorables en el bosque tropical subperennifolio ocasionará una mayor competencia por la intercepción de luz, por lo que se espera que las especies posean en promedio mayor área foliar específica, altura máxima, área foliar y un menor contenido de materia seca foliar que en el bosque subcaducifolio.

**Hipótesis 2.** Debido a la variabilidad que presentan los rasgos funcionales de área foliar específica, área foliar y contenido de materia seca foliar en función de la estructura anatómica y el contenido de agua en las hojas, se espera que las medidas de textura que indican la heterogeneidad espectral presente en las imágenes, se relacionen de manera estrecha y positiva con dichos rasgos y permitan realizar predicciones confiables a una escala de paisaje en los bosques de estudio.

**Hipótesis 3.** Las diferencias entre las especies en el rasgo de la altura máxima causarán patrones de heterogeneidad en el dosel, por lo que se espera que las medidas de textura que

---

indican la heterogeneidad espectral presente en las imágenes se relacionen de manera positiva con este rasgo funcional, permitiendo realizar predicciones confiables a una escala de paisaje en los bosques de estudio.

**Hipótesis 4.** Debido a la relación directa que existe entre la riqueza funcional y la producción de biomasa en las comunidades, la cual puede ser medida directamente mediante la heterogeneidad de los valores de reflectancia en una imagen de satélite, se espera encontrar una relación positiva de las medidas de textura que indican la heterogeneidad espectral y la riqueza funcional, permitiendo realizar predicciones confiables a una escala de paisaje en los bosques de estudio.

## 1.5 OBJETIVOS

### 1.5.1 Objetivo general

El objetivo general de este trabajo es mapear con la mayor precisión posible cuatro rasgos funcionales clave de las estrategias de vida de las plantas, así como la riqueza funcional en un bosque tropical seco subcaducifolio y un bosque tropical seco subperennifolio de la península de Yucatán utilizando datos de campo y percepción remota.

### 1.5.2 Objetivos específicos

- Calcular la riqueza funcional en parcelas establecidas en los dos tipos de bosques tropicales secos de la península de Yucatán utilizando los rasgos funcionales del contenido de materia seca foliar, el área foliar específica, la altura máxima, la densidad de la madera, el área foliar y la fenología foliar.
- Evaluar las diferencias en los atributos del contenido de materia seca foliar, el área foliar específica, el área foliar y la altura máxima en dos paisajes de bosque tropical seco.
- Evaluar la relación de los rasgos funcionales del contenido de materia seca foliar, el área foliar específica, la altura máxima, el área foliar y de la riqueza funcional, con un conjunto de datos obtenidos mediante la percepción remota para la obtención de un modelo predictivo que permita mapear estos atributos en los dos paisajes de bosque tropical seco.
- Evaluar la precisión de los modelos y los mapas de los rasgos funcionales y de la riqueza funcional obtenidos en cada bosque y en ambos de manera conjunta.
- Evaluar la contribución relativa de las variables obtenidas mediante la percepción remota a la predicción de los rasgos funcionales y la riqueza funcional en los dos paisajes de bosque tropical seco.





## 1.6 ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN

Mediante resultados de estudios locales y bases de datos disponibles en línea, se obtuvieron los atributos de seis RF para las especies vegetales leñosas presentes en parcelas del Inventario Nacional Forestal (INF), muestreadas entre 2009 y 2014 en dos paisajes de BTS en la Península de Yucatán. Se calculó la media comunitaria ponderada de únicamente cuatro RF para cada unidad de muestreo del INF, que consta de cuatro parcelas circulares de 400 m<sup>2</sup> distribuidas dentro de un área de 1 ha en el bosque tropical subcaducifolio de Kaxil Kiuic y en parcelas de igual tamaño en el bosque tropical subperennifolio de Felipe Carrillo Puerto. Se realizaron pruebas de T de Studen y de Welch para evaluar si las especies establecidas en los dos tipos bosques difieren en los rasgos funcionales antes mencionados. Adicionalmente, se calculó el índice de riqueza funcional (FRic) considerando seis RF para cada una de las unidades de muestreo. Mediante imágenes adquiridas del sensor pasivo sentinel-2, se obtuvieron dos conjuntos de variables: 1) bandas espectrales y 2) índices de vegetación, de las cuales se calcularon ocho medidas de textura de segundo orden. También, a través del sensor ALOS (Advanced Land Observation Satellite) se adquirió un modelo digital de elevación para cada uno de los sitios de estudio. Posteriormente, de cada una de las variables obtenidas de los sensores remotos (bandas espectrales, índices de vegetación, medidas de textura y el modelo digital de elevación) se extrajeron los valores correspondientes a las áreas de 1 ha en la cual se distribuían las cuatro parcelas de 400 m<sup>2</sup>. Los valores obtenidos se utilizaron como variables independientes o explicativas, mientras que la media ponderada de los atributos y de la riqueza funcional se establecieron como variables dependientes en la construcción de un modelo regional para la estimación y mapeo de cuatro rasgos funcionales clave en las estrategias de las plantas y de la diversidad funcional en los dos paisajes de BTS. Finalmente, se evaluaron las importancias relativas de las variables explicativas en la predicción de los rasgos funcionales y la diversidad funcional, así como la precisión de los mapas generados.



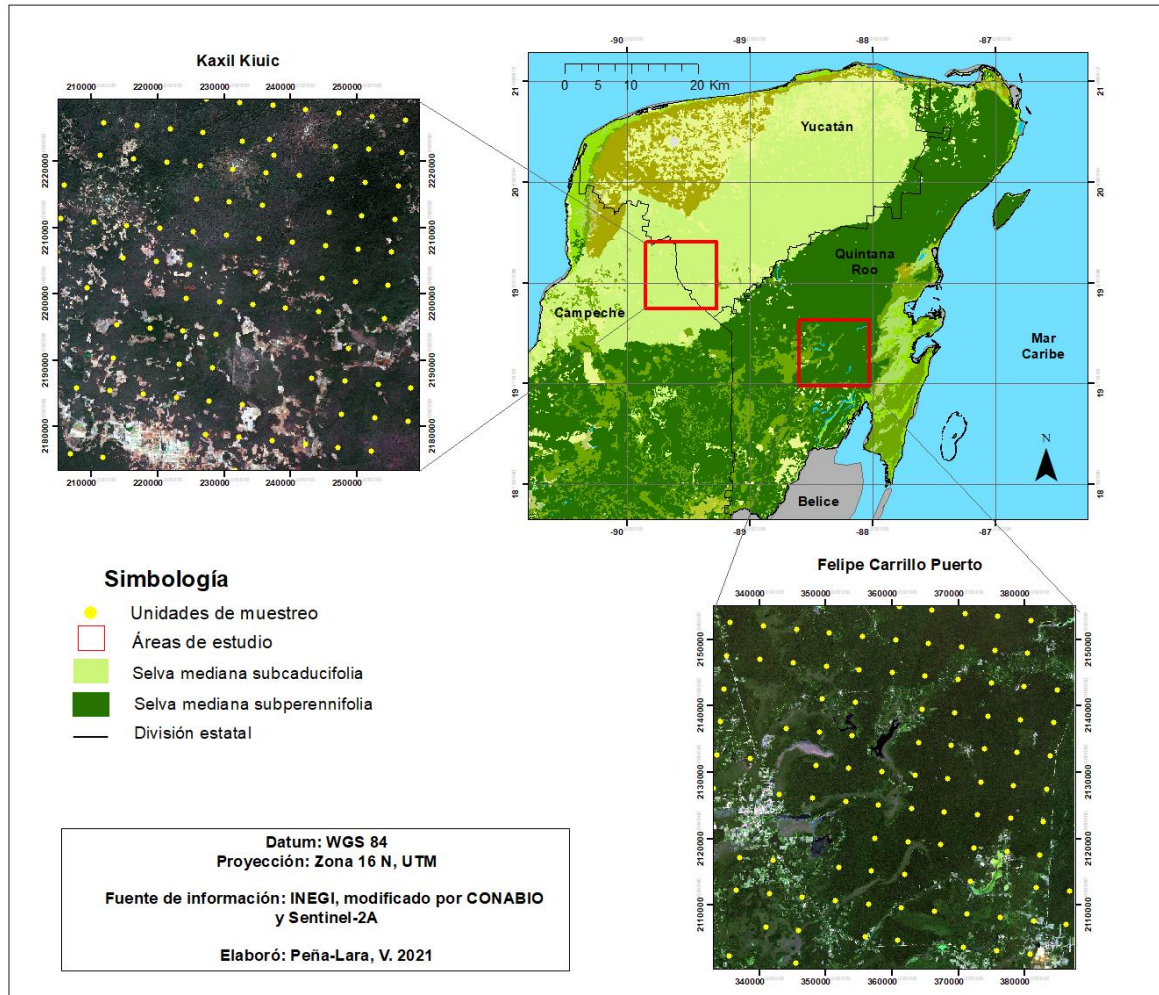
## CAPÍTULO II: MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 MATERIALES Y MÉTODOS

#### 2.1.1 Área de estudio

El área de estudio comprende dos tipos de bosque tropical seco de la península de Yucatán (figura 2.1). El primer sitio (Kaxil Kiuic) se ubica al sur del estado de Yucatán (20 ° 04 ' N – 20 ° 06 ' N, 89 ° 32 ' W – 89 ° 34 ' W). El segundo sitio se encuentra en la porción media del estado de Quintana Roo, en el municipio de Felipe Carrillo Puerto (19° 28' N – 19° 30' N, 88° 03' W – 88° 05' W). Ambos sitios poseen una extensión de 3600 m<sup>2</sup> con un clima cálido tropical, con lluvias en verano y una estación de seca de noviembre a abril y una temperatura media anual mayor a 20 °C. En el sitio de Kaxil Kiuic la precipitación media anual oscila entre 900 y 1100 mm (Orellana *et al.*, 2003) y la geomorfología combina áreas planas con colinas de piedra caliza con pendientes moderadas. El tipo de vegetación principal se cataloga como bosque tropical seco subcaducifolio, donde alrededor del 50-75% de los árboles pierden sus hojas durante la época seca (Miranda y Hernández X, 1963). El paisaje se compone principalmente de tierras forestales (94% del área), en su mayoría dominado por rodales de bosque de diferentes edades sucesionales posterior al uso para la agricultura tradicional de roza, tumba y quema (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2014).

El sitio de Felipe Carrillo Puerto (FCP) es relativamente plano y su precipitación media anual oscila entre 1100 a 1300 mm. El paisaje está compuesto por un mosaico de campos agrícolas y parches de bosques con diferentes edades de sucesión. En este sitio, las principales actividades que se realizan son la agricultura tradicional y el aprovechamiento maderable (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2014). El tipo de vegetación dominante pertenece al bosque tropical subperennifolio donde únicamente el 25-30 % de las especies pierden sus hojas durante la estación de seca (Miranda y Hernández X, 1963).



**Figura 2.1** Área de estudio en la selva mediana subcaducifolia de Kaxil Kiuc, Yucatán y la selva mediana subperennifolia de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, indicando la distribución de las unidades de muestreo del Inventario Nacional Forestal y de Suelos.

### 2.1.2 Obtención de datos y comparación de rasgos funcionales y de la riqueza funcional entre bosques

Para el mapeo de rasgos funcionales y de la diversidad funcional se usaron los datos de parcelas establecidas por el Inventario Nacional Forestal (INF) muestreadas entre 2009 y 2014. En total se utilizaron 192 unidades de muestreo (UM), 85 para Kaxil Kiuc y 107 para FCP. Cada unidad de muestreo del INF consta de cuatro parcelas circulares de 400 m<sup>2</sup> distribuidas en forma de Y invertida dentro de un área de 1 ha, en las que se identificaron y midieron todos los árboles  $\geq 7.5$  cm de diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m). A partir de la base de datos generada por el INF, todos los individuos muestreados fueron identificados a nivel de especie o, en su defecto,

de género o familia, mientras que aquellos individuos que no pudieron ser identificados fueron descartados de los análisis.

Se seleccionaron cuatro rasgos funcionales para realizar el mapeo: 1) el contenido de materia seca foliar, obtenido a partir del peso seco foliar (mg) derivado luego de secar en un horno el material y dividirlo por el peso fresco foliar saturado de agua (g) (Cornelissen *et al.*, 2003). 2) el área foliar específica, obtenida al dividir el área de la hoja fresca (cm<sup>2</sup>) entre el peso seco de la misma después de secar en un horno el material (g) (Cornelissen *et al.*, 2003). 3) el área foliar, obtenida al medir la superficie laminar de una hoja o la media de varias, expresado en centímetros cuadrados (cm<sup>2</sup>) (Cornelissen *et al.*, 2003) 4) la altura máxima, la cual se obtiene al medir desde el nivel del suelo hasta el límite superior de los principales tejidos fotosintéticos de una planta, expresado en metros (m) (Cornelissen *et al.*, 2003). Estos rasgos funcionales fueron elegidos por ser de gran relevancia ecológica y por los antecedentes que sugieren que es posible su estimación a través de la percepción remota. Para ello, para la mayoría de las especies de árboles muestreados en el INF se obtuvieron los atributos (valor o modalidad del rasgo funcional) de cada uno de los rasgos. Los atributos de cada uno de los rasgos fueron obtenidos de estudios locales y bases de datos disponibles en línea (Huechacona-Ruiz *et al.*, 2020; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2020; Kattge *et al.*, 2020; Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016; Letcher *et al.*, 2015) mientras que para aquellas especies para las que no fue posible la obtención de los atributos a nivel de especie, se les asignó el promedio del género o en su caso de la familia, y como última opción el promedio de los valores del rasgo en particular de las especies presentes en la unidad de muestreo. Posteriormente, para obtener los valores de cada uno de los rasgos funcionales de la comunidad, en cada unidad de muestreo se calculó por separado la media de los atributos de los rasgos funcionales y fue ponderada por el área basal de las especies presentes en las mismas (media ponderada por la comunidad). Estos resultados fueron considerados como variables dependientes o de respuesta en la construcción de los modelos predictivos para el mapeo del contenido de materia seca foliar, el área foliar específica, el área foliar y la altura máxima en los bosques de estudio.

Para evaluar las diferencias en las comunidades de especies presentes en el bosque subcaducifolio de Kaxil Kiuc y el bosque subperennifolio de FCP, se compararon las medias comunitarias de los rasgos funcionales del CMSF, el AFE, el área foliar, la altura máxima y de la riqueza funcional. Debido a que el tamaño de muestra era mayor a 30, y en la mayoría de los casos las medias comunitarias presentaron una distribución normal o muy cercana a la normal, además de una igualdad en sus varianzas (homocedasticidad), se optó por realizar una prueba

de t de Studen. Únicamente para las medias comunitarias de la altura máxima y las estimaciones de la riqueza funcional, fue necesario realizar una prueba t de Welch (Adjusted Welch's t), esto debido a que no cumplían con el supuesto de homocedasticidad. Todos estos análisis fueron realizados con el software R (R Core Development Team, 2020).

### **2.1.3 Cálculo de la diversidad funcional**

Para el cálculo de la diversidad funcional se utilizaron los rasgos del contenido de materia seca, el área foliar específica, el área foliar, la altura máxima y se agregaron los rasgos de la fenología foliar y densidad de la madera. Este último se obtiene dividiendo el peso seco de la madera sobre su volumen verde (Cornelissen *et ál.* 2003). Por su parte, la fenología foliar es rasgo funcional nominal (fenología foliar; deciduo= 1, perennifolio = 0), en el cual se consideraron deciduas aquellas especies que están totalmente deciduas durante algún periodo del año (un mes), por el contrario, las especies que conservan sus hojas durante todo el año, se consideraron perennifolias (Huechacona-Ruiz *et al.*, 2020). Los atributos de cada uno de estos rasgos fueron obtenidos de estudios locales (Huechacona-Ruiz *et al.*, 2020; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2020; Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016). En total, se consideraron seis rasgos funcionales para estimar la riqueza funcional en cada una de las UM, cinco de ellos de naturaleza continua y uno de ellos nominal. Las estimaciones de la diversidad funcional se realizaron en cada una de las 192 UM utilizando el índice de riqueza funcional (FRic). Éste se calculó utilizando la función dbFD del paquete FD (Laliberté y Legendre, 2010) en R (R Core Development Team, 2020). Antes de efectuar el cálculo, se realizaron transformaciones para que todos los rasgos presentaran una media igual a cero y una varianza igual a uno (Swenson, 2014). En el cálculo, debido a que no todos los rasgos eran continuos (fenología foliar; deciduo =1 perennifolio =0), se decidió usar la distancia de Gower para estimar las distancias multivariadas entre especies. Además, para evitar valores propios negativos, la matriz de distancias de Gower fue transformada con la raíz cuadrada. Posteriormente, estos datos de distancias se sometieron a un análisis de coordenadas principales (PCoA) y los ejes del PCoA resultantes se utilizaron como nuevos rasgos funcionales compuestos para el cálculo de la riqueza funcional (Lalibertè y Legendre, 2010).

### **2.1.4. Procesamiento de imágenes y datos de percepción remota**

Se utilizaron imágenes del sensor pasivo Sentinel de nivel 2A obtenidas durante la estación de seca del 2018. Las imágenes poseen 13 bandas espectrales (443–2190 nm) en diferentes resoluciones espaciales, para 10 m existen cuatro bandas en la región del espectro visible e

infrarroja cercana, para 20 m existen seis bandas en las regiones de borde rojo e infrarroja corta, y para 60 m existen tres bandas enfocadas principalmente a la detección de nubes y la corrección atmosférica (~ 443 nm para aerosoles y ~ 945 nm para vapor de agua) y detección de cirros (~ 1374 nm). Las imágenes fueron adquiridas y pre-procesadas en la plataforma Google Earth Engine enmascarando tanto nubes opacas como cirros. De estas imágenes únicamente se utilizaron las bandas con una resolución espacial de 10 m (banda roja, azul, verde y cercana infrarroja), esto para capturar con más detalle la heterogeneidad espacial que puede reflejar la diversidad funcional y la variación de los rasgos funcionales en las áreas de estudio.

A partir de las bandas espectrales adquiridas se calcularon los índices NDVI y el Índice de Vegetación Ajustado al Suelo (SAVI), este último es una versión ajustada del NDVI que corrige la influencia del brillo del suelo en áreas donde la cobertura vegetativa es baja. Los índices de vegetación fueron calculados con el software ArcMap 10.5, mediante la función *Raster Calculator* a partir de las siguientes formulas:

**EI NDVI;**

$$\text{NDVI} = (\text{IRC} - \text{Red}) / (\text{IRC} + \text{Red})$$

Donde;

Red = Banda roja (B4)

IRC = Banda infrarrojo cercano (B8)

**EI SAVI;**

$$\text{SAVI} = ((\text{IRC} - \text{Red}) / (\text{IRC} + \text{Red} + L)) * (1 + L)$$

Donde;

Red = Banda roja (B4)

IRC = Banda infrarrojo cercano (B8)



L= Es un factor de corrección de la luminosidad del suelo y es definido en 0.5 para acomodar la mayoría de los tipos de cobertura del suelo

Para cuantificar la variabilidad de los valores tonales de los píxeles se calcularon ocho medidas de textura de segundo orden ya que estas consideran las relaciones entre píxeles vecinos. Las medidas de textura fueron calculadas con base en una matriz de co-ocurrencia con un tamaño de ventana de 9 x 9 píxeles. El tamaño de ventana se eligió porque los píxeles de las bandas seleccionadas del sensor Sentinel-2A poseen una resolución de 10 m, por lo que una ventana de 9 x 9 píxeles representaría un área de 8100 m<sup>2</sup>, siendo esta la más cercana a los 10000 m<sup>2</sup> que comprenden las unidades de muestreo.

Las medidas de segundo orden calculadas fueron: media, varianza, entropía, segundo momento angular, disimilaridad, correlación, homogeneidad y contraste. Las medias fueron calculadas para cada una de las bandas espectrales y los índices de vegetación utilizando el paquete “gIcm” (Zvoleff, 2020) del software R (R Core Development Team, 2020).

Adicionalmente, dada la influencia de la topografía en los atributos funcionales y en la riqueza funcional, se adquirieron modelos digitales de elevación (MDE) para cada uno de las áreas de estudio. Cada uno de los MDE fue obtenido del radar de apertura sintética ALOS PALSAR, el cual es un sensor activo con una resolución espacial de 12.5 m. Para que la resolución espacial de los MDE coincidiese con las bandas espectrales e índices de vegetación (10 m), fue necesario realizar un “*Resampling*” en cada uno de los MDE mediante el software ArcMap 10.5.

### **2.1.5 Análisis de los datos y construcción de los modelos predictivos**

Una vez realizados estos procesos se extrajeron los valores promedio de los píxeles que estaban ubicados dentro de cada una de las unidades de muestreo de 1 ha de cada una de las bandas espectrales e índices de vegetación. Estos valores también fueron extraídos de las medidas de textura generadas de las bandas espectrales, índices de vegetación y los MDE. En total se extrajeron 55 variables predictoras o explicativas, sin embargo, se eliminaron de los análisis 27 variables explicativas con valores de correlación de Pearson superiores a 0.8 entre ellas (Liaw y Wiener, 2002). Por lo tanto, únicamente 28 variables fueron consideradas para la estimación y mapeo de los rasgos funcionales y de la riqueza funcional (variables dependientes o de respuesta) en las áreas de estudio.

Se usaron modelos de regresión de Bosques Aleatorios (*Random Forest*) para predecir el CMSF, el AFE, el área foliar, la altura máxima y la riqueza funcional en los sitios de estudio. Para ello, se utilizó la función *model.build* utilizando el paquete “ModelMap” (Freeman y Frescino, 2018) del software R (R Core Development Team, 2020). *Random Forest* es un algoritmo de aprendizaje automático de regresión y clasificación, es una técnica estadística no paramétrica que se basa en la construcción de una gran cantidad de árboles de decisión a partir de datos de entrenamiento y cada uno estos árboles generan una predicción donde al final se obtiene la predicción media de los árboles individuales (Breiman, 2001). Al ser un método no paramétrico, *Random Forest* no requiere ningún tipo de supuestos sobre la distribución de los parámetros de la población (Breiman, 2001).

Para cada uno de los rasgos funcionales y la diversidad funcional se crearon modelos individuales seleccionando alrededor del 70 % de las unidades de muestreo (134 unidades de muestreo) para realizar el ajuste del modelo predictivo y el 30 % restante (58 unidades de muestreo) se mantuvieron como datos independientes y se utilizaron para la validación o evaluación del ajuste del modelo. La importancia de las variables independientes en la predicción de los rasgos funcionales y de la diversidad funcional se clasificó utilizando el porcentaje de aumento en el error cuadrático medio (% IncMSE) cuando la variable se elimina del modelo, de manera que entre más alto sea el error cuadrático medio mayor es la importancia de la variable en la predicción (Freeman *et al.*, 2018). Luego, para evaluar las relaciones entre las variables dependientes y la diversidad funcional y los rasgos funcionales considerados para el mapeo, se realizó un análisis de correlación mediante el coeficiente de correlación de Pearson en el software R (R Core Development Team, 2020).

El desempeño de cada modelo en la predicción de los rasgos funcionales y la riqueza funcional se evaluó por el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y el error cuadrático medio (RMSE). Este último mide la cantidad de error que hay entre dos conjuntos de datos, es decir, entre los valores predichos y los valores observados. También, se calculó el error cuadrático medio normalizado (%RMSE) para poder comparar los errores entre las diferentes variables. Todo esto se realizó con la función “*model.diagnostics*” utilizando el paquete “ModelMap” (Freeman y Frescino, 2018) del software R (R Core Development Team, 2020).

Finalmente, aquellos modelos predictivos de los rasgos funcionales y de la riqueza funcional que presentaron un buen ajuste fueron utilizados para mapear su distribución espacial en los paisajes de estudio utilizando la función *model.mapmake* del paquete “ModelMap” (Freeman y Frescino, 2018) del software R (R Core Development Team, 2020). La calidad de los mapas se analizó mediante la construcción de mapas de incertidumbre, estos mapas se construyeron calculando el coeficiente de variación (CV) para cada pixel a partir de las predicciones de todos los árboles independientes que compusieron el modelo de *Random Forest*. Estos mapas se construyeron con la función *model.mapmake* del paquete “ModelMap” (Freeman y Frescino, 2018) del software R (R Core Development Team, 2020).

## CAPÍTULO III. RESULTADOS

### 3.1 RESULTADOS

#### 3.1.1 Obtención y comparación de rasgos funcionales entre bosques

Se encontró un total de 17493 individuos pertenecientes a 202 especies en las áreas de muestreo del sitio de FCP. Mientras que para el sitio de Kaxil Kiuic se encontró un total de 16650 individuos pertenecientes a 209 especies. En total, fueron 297 especies presentes en ambos sitios de estudio, de las cuales la disponibilidad de los atributos varió entre rasgos funcionales (tabla 3.1). Del promedio de especies registradas en cada una de las 85 UM en Kaxil Kiuic y las 107 en FCP, los atributos para el rasgo de la fenología foliar y de la altura máxima fueron los mejor representados, seguido de la densidad de la madera, mientras que el contenido de materia seca foliar, el área foliar específica y el área foliar presentaron una representación menor. Las pruebas de t de Student y de Welch mostraron diferencias significativas entre los dos bosques de estudio para tres de los cuatro rasgos funcionales: área foliar, área foliar específica y altura máxima (tabla 3.2).

**Tabla 3.1.** Porcentaje de especies con rasgos funcionales (nivel de especie) con respecto al total de las mismas registradas en cada una de las unidades de muestreo (UM).

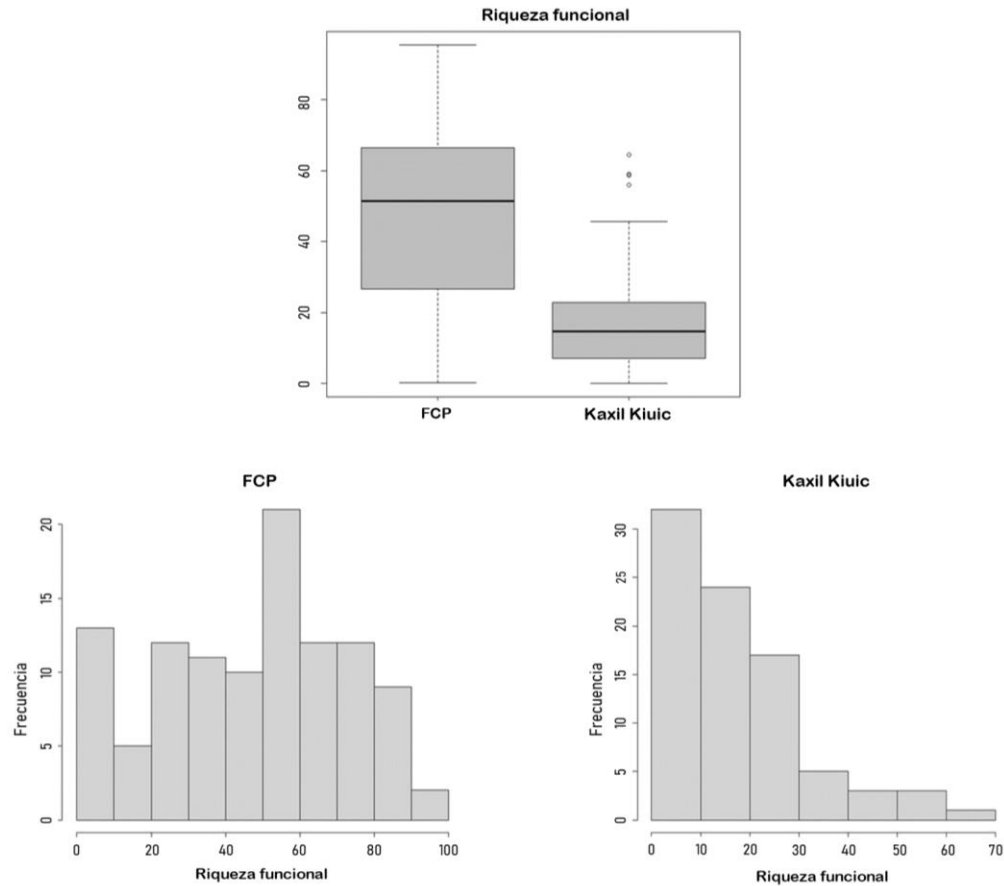
Sitio	Promedio de especies en cada unidad de muestreo	Porción de especies con atributos (promedio $\pm$ desviación estándar)					
		Altura máxima	Fenología foliar	Densidad de la madera	Área foliar específica	Contenido de materia seca foliar	Área foliar
Kaxil Kiuic	21	100 %	100 %	85 $\pm$ 9 %	66 $\pm$ 12.9 %	74 $\pm$ 11.1 %	66 $\pm$ 11 %
FCP	32	100 %	100 %	75 $\pm$ 7.9 %	58 $\pm$ 8.2 %	58 $\pm$ 7.7 %	36 $\pm$ 8.5 %

**Tabla 3.2** Resultados de las pruebas de t de Student para evaluar si existen diferencias estadísticamente significativas en los rasgos funcionales de las especies en las áreas de estudio, indicando el promedio y la desviación estándar de los atributos.

Rasgo funcional	Unidades	FCP	Kaxil Kiuic	T	Valor de p
Promedio del contenido de materia seca foliar	mg/g <sup>-1</sup>	377.7 ± 18.6	381.7 ± 18.3	-1.50	0.14
Promedio del área foliar	cm <sup>2</sup>	87.66 ± 9.3	98.41 ± 9.7	-4.89	< 0.001
Promedio del área foliar específica	cm <sup>2</sup> /g	120.84 ± 15.1	117.33 ± 15.2	2.53	0.01
Promedio de la altura máxima	M	10.42 ± 1.8	9.59 ± 1.1	3.76	< 0.001

### 3.1.2 Estimación de la diversidad funcional en las unidades de muestreo

La riqueza funciona en las UM de FCP y Kaxil Kiuic difirió significativamente ( $t = 9.6321$ ,  $p < 0.001$ ), siendo mayor en el sitio de FCP que en Kaxil Kiuic (47.19 y 17.29, respectivamente), al igual que la desviación estándar (12.9 y 4.3, respectivamente) (figura 3.1).



**Figura 3.1** Distribución de la riqueza funcional dentro de los sitios de estudio de Kaxil kiuc y FCP

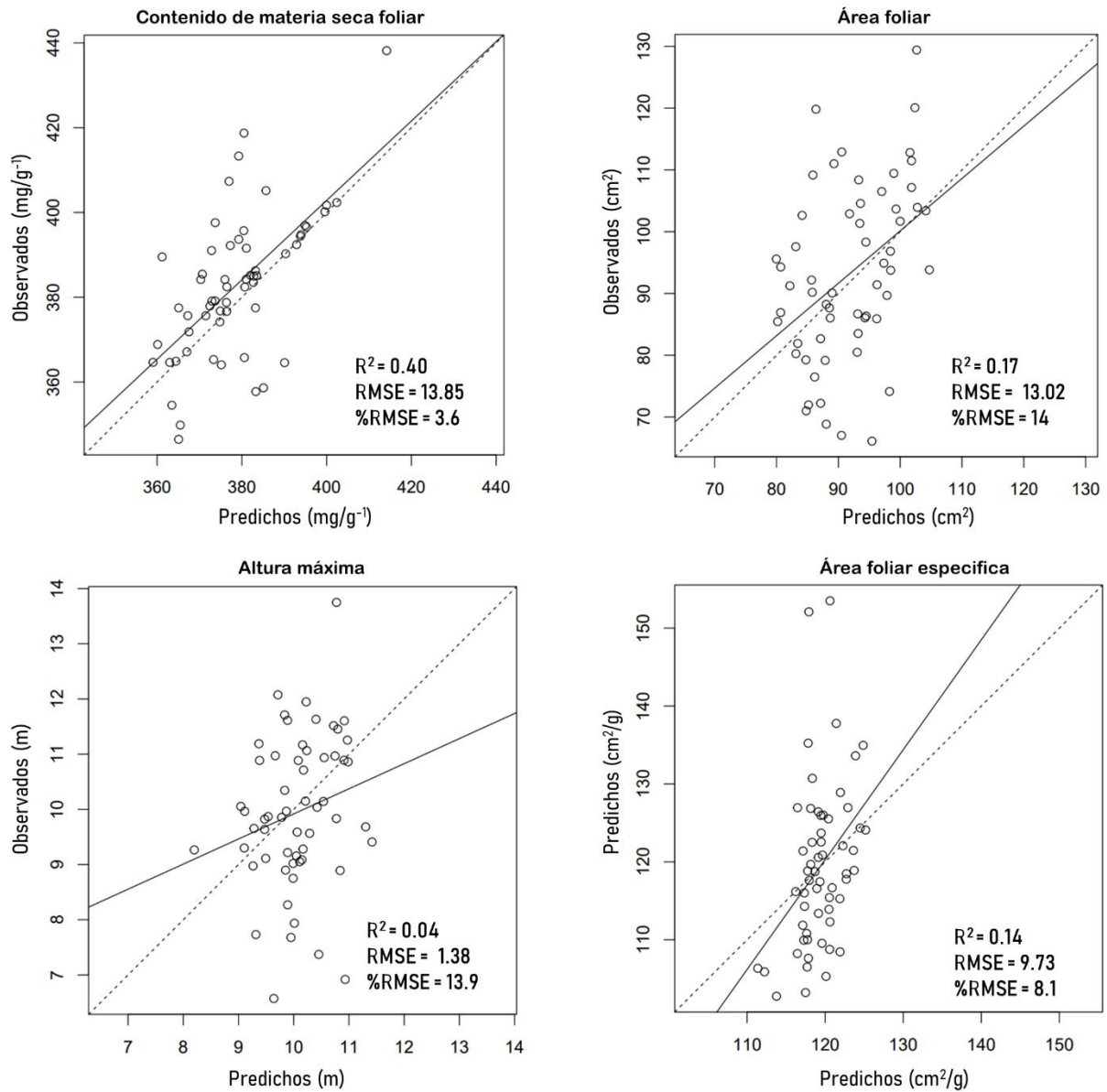
### 3.1.3 Modelación de los rasgos funcionales y validación de los modelos

Los modelos de calibración para predecir los rasgos funcionales del área foliar específica, el área foliar y la altura máxima a partir de los conjuntos de variables explicativas obtenidas mediante la percepción remota, explicaron un porcentaje muy bajo de la variación en los atributos (tabla 3.3 y figura 3.2). Por otra parte, el modelo predictivo para el CMSF explicó un mayor porcentaje de la variabilidad (casi 30%), mientras que, en la validación con un grupo independiente de datos, los valores predichos explicaban el 40 % de la variación de los observados. Asimismo, de todos los modelos, el modelo predictivo del CMSF presentó el menor porcentaje de error cuadrático medio (figura 3.2). Debido a que el mejor modelo fue el del CMSF, con él se hizo un mapeo en los sitios de estudio.

**Tabla 3.3** Estadísticas de evaluación para predecir atributos funcionales a partir de variables de reflectancia, índices de vegetación, modelo digital de elevación (MDE) y medidas de textura usando Sentinel-2: Coeficiente de determinación del modelo ( $R^2$ ).

<b>Rasgos funcionales</b>	<b>Variables predictoras</b>	<b><math>R^2</math></b>
Altura máxima	Valores espectrales de la banda azul,	0.003
Área foliar específica	verde, roja y NIR + MDE + SAVI + NDVI	0.016
Contenido de materia seca foliar	+ las medidas de textura de las bandas	0.296
Área foliar	espectrales, NDVI y SAVI	0.056

---

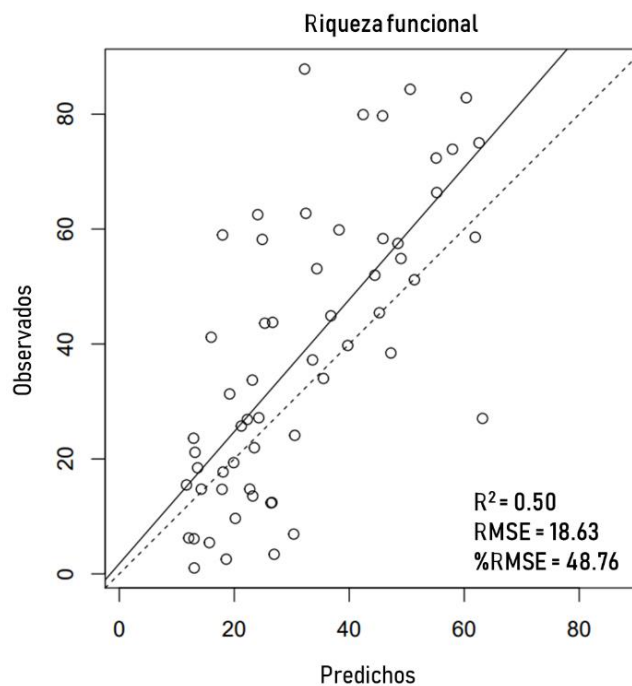


**Figura 3.2** Resultados validación con datos independientes para calcular la precisión en las predicciones entre los valores predichos por los modelos y los atributos observados. Coeficiente de determinación obtenida en la validación con datos independientes ( $R^2$ ). RMSE: (Root Mean Square Error) error cuadrático medio. Porcentaje del error cuadrático medio ( $\%RMSE$ ). La línea sólida representa la regresión entre los valores predichos y los observados, mientras que la línea punteada es la relación 1:1 entre ambas variables.



### 3.1.4 Modelación de la riqueza funcional y validación de los modelos

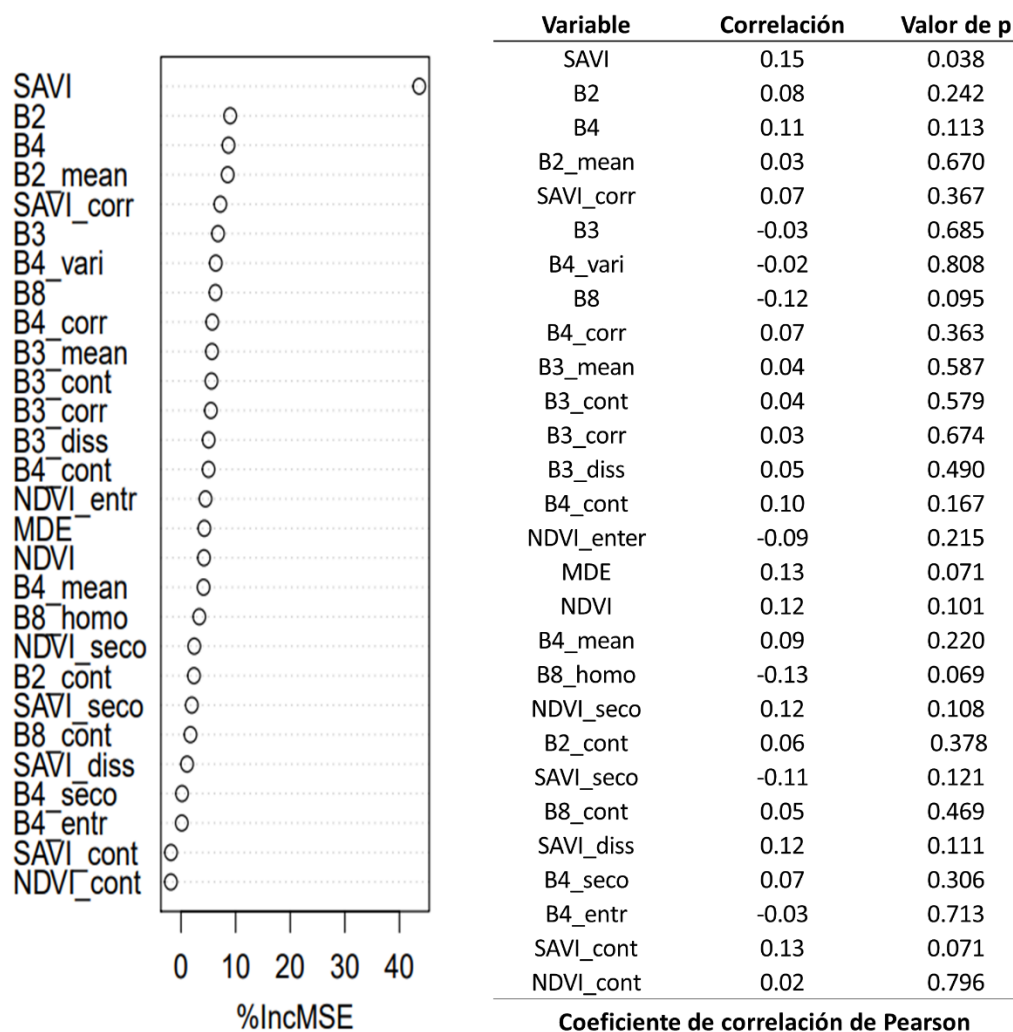
El modelo utilizado para estimar la riqueza funcional explicó un porcentaje moderado de la varianza en los datos de calibración con un valor de  $R^2$  de 0.36. Por otro lado, los resultados de la validación con un conjunto de datos independientes, mostraron que los valores predichos de la riqueza funcional explicaron el 50 % de la variación en los valores observados (figura 3.3). Por su parte, el porcentaje de error cuadrático medio mostró valores relativamente altos, sin embargo, se puede observar en la figura 3.3 que la línea sólida que representa la regresión entre los valores predichos y los observados mostró muy poca desviación y se observa un buen ajuste con la línea punteada, la cual representa la relación 1:1 entre ambas variables, lo cual indica que el sesgo para realizar predicciones y por consiguiente un mapeo es pequeño, con una ligera subestimación.



**Figura 3.3.** Resultados de la validación con datos independientes para calcular la precisión en las predicciones entre los valores de riqueza funcional predichas por los modelos y la riqueza funcional observada. Coeficiente de determinación obtenida en la validación con datos independientes ( $R^2$ ). RMSE: (Root Mean Square Error) error cuadrático medio. Porcentaje del error cuadrático medio (%RMSE). La línea sólida representa la regresión entre los valores predichos y los observados, mientras que la línea punteada es la relación 1:1 entre ambas variables.

### 3.1.5 Relaciones entre las variables predictoras y el contenido de materia seca foliar

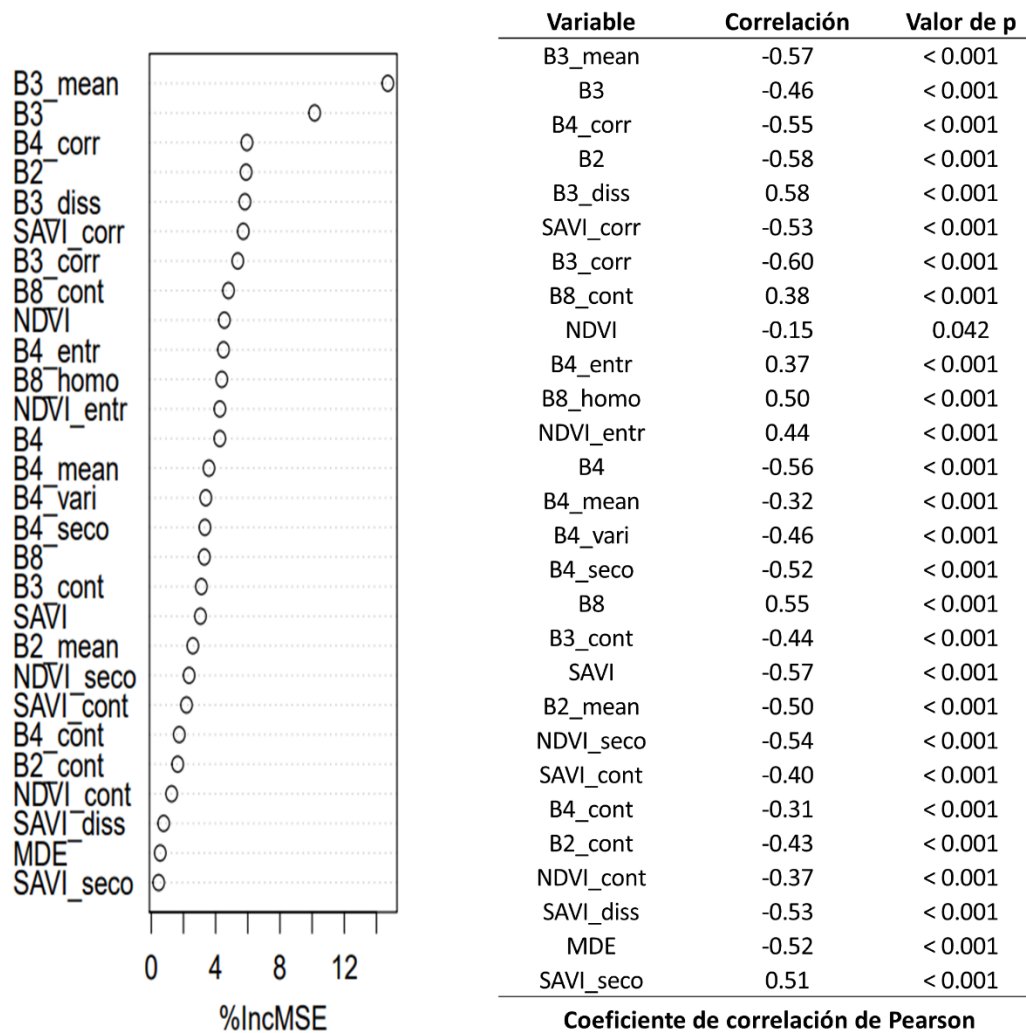
El porcentaje de aumento en el error cuadrático medio (% IncMSE) cuando la variable se elimina del modelo reveló que el índice de vegetación SAVI fue una de las variables de mayor importancia y que más aportó en la predicción del contenido de materia seca foliar (figura 3.4). SAVI exhibió una correlación positiva y significativa con el contenido de materia seca foliar. Mientras que el resto de las variables no fueron de importancia en el modelo predictivo, además, estas no mostraron una correlación estadísticamente significativa ( $p > 0.05$ ) con el contenido de materia seca foliar (figura 3.4).



**Figura 3.4** Importancia de los predictores para explicar la variación en el contenido de materia seca foliar basado en el porcentaje de aumento en el error cuadrático medio (% Inc. MSE) cuando se elimina la variable explicativa. Coeficiente de correlación de Pearson para evaluar el tipo de relación de los predictores con el contenido de materia seca foliar.

### 3.1.6 Relaciones entre las variables predictoras y la riqueza funcional

En lo que respecta a la riqueza funcional, se puede observar en la figura 3.5 que las variables de mayor importancia en el modelo y que presentaron correlaciones estadísticamente significativas con la riqueza funcional ( $p < 0.001$ ) fueron las medidas de textura que cuantifican la homogeneidad en las imágenes (media, correlación, segundo momento angular). Éstas presentaron una correlación de tipo negativa con la riqueza funcional, una de estas en la banda verde (B3\_mean) fue una de las variables de mayor importancia en el modelo predictivo de la riqueza funcional (figura 3.5). Por otra parte, las medidas de textura que cuantifican la heterogeneidad presentaron una correlación de tipo positiva con la riqueza funcional (disimilaridad, contraste, entropía). Sin embargo, algunas de estas medidas de textura que cuantifican la heterogeneidad, principalmente las de menor relevancia en el modelo, mostraron relaciones contrastantes con la riqueza funcional (B4\_vari, B3\_cont, SAVI\_cont, B4\_cont, B2\_cont, NDVI\_cont, SAVI\_diss). En cuanto a las bandas espectrales, la riqueza funcional presentó una relación de tipo negativa con las bandas verde (B3), azul (B2), y la banda roja (B4). Por su parte, la banda cercana infrarroja (B8) presentó una relación de tipo positiva con la riqueza funcional. Por último, tanto los índices de vegetación NDVI y SAVI se correlacionaron negativamente con la riqueza funcional (figura 3.5).

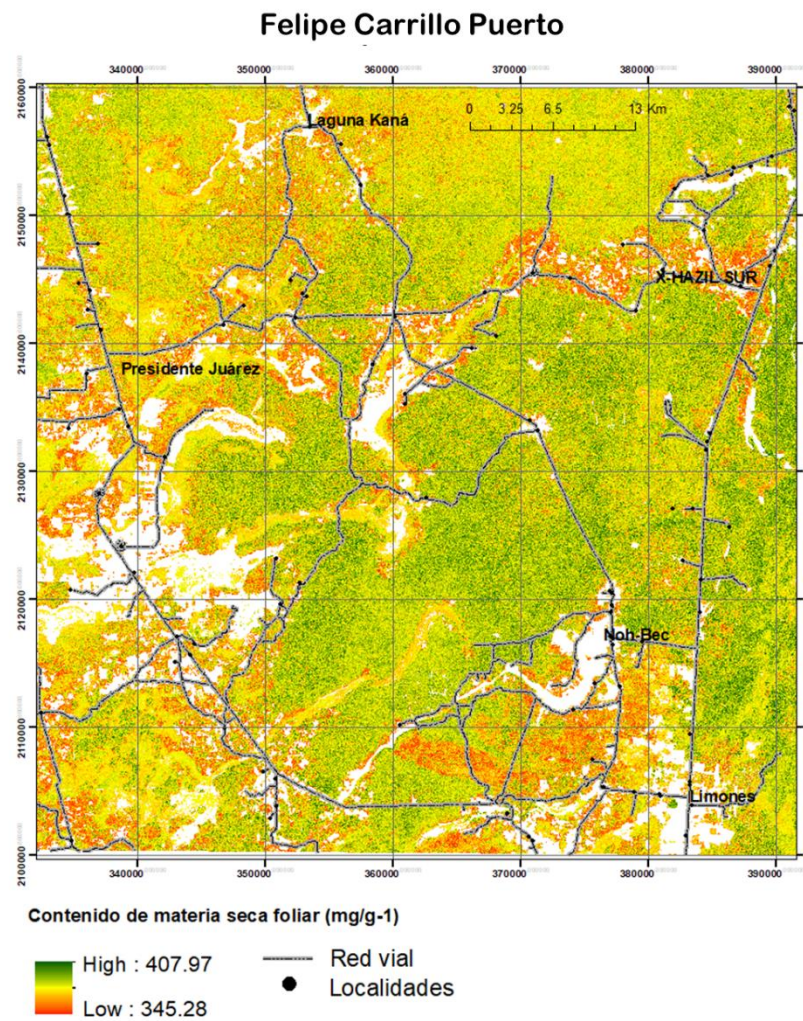
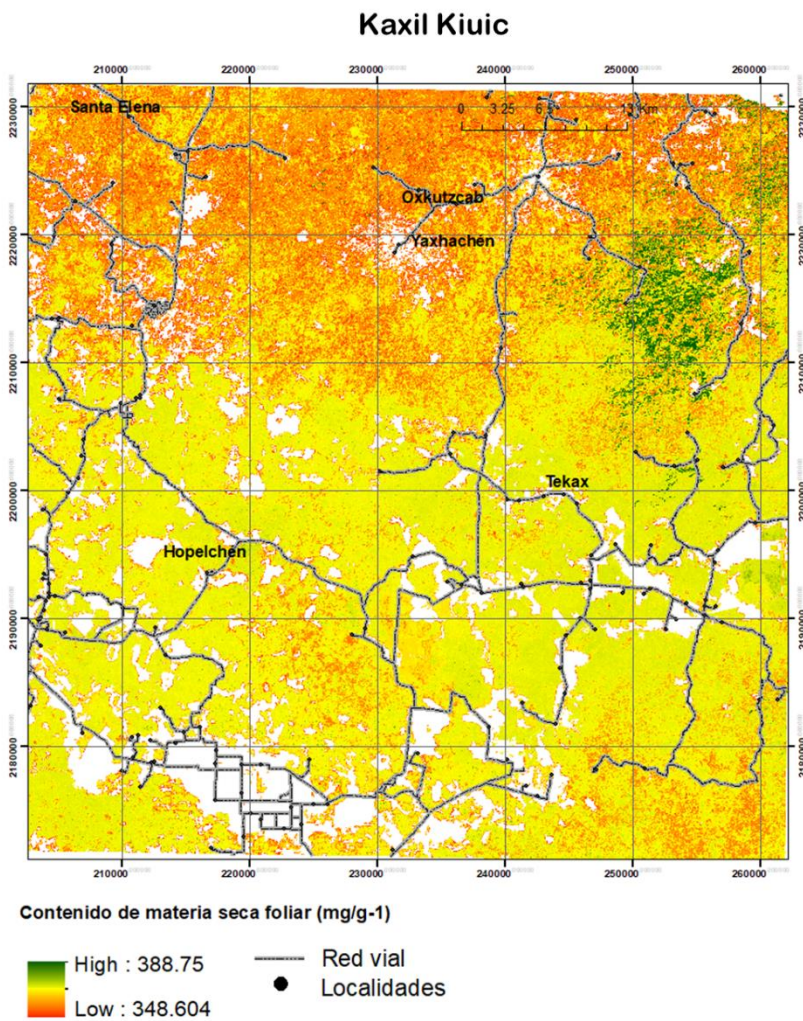


**Figura 3.5** Importancia de los predictores para explicar la variación en la riqueza funcional basado en el porcentaje de aumento del error cuadrático medio (% Inc. MSE) cuando se elimina la variable explicativa. Coeficiente de correlación de Pearson para evaluar el tipo de relación de los predictores con la riqueza funcional.

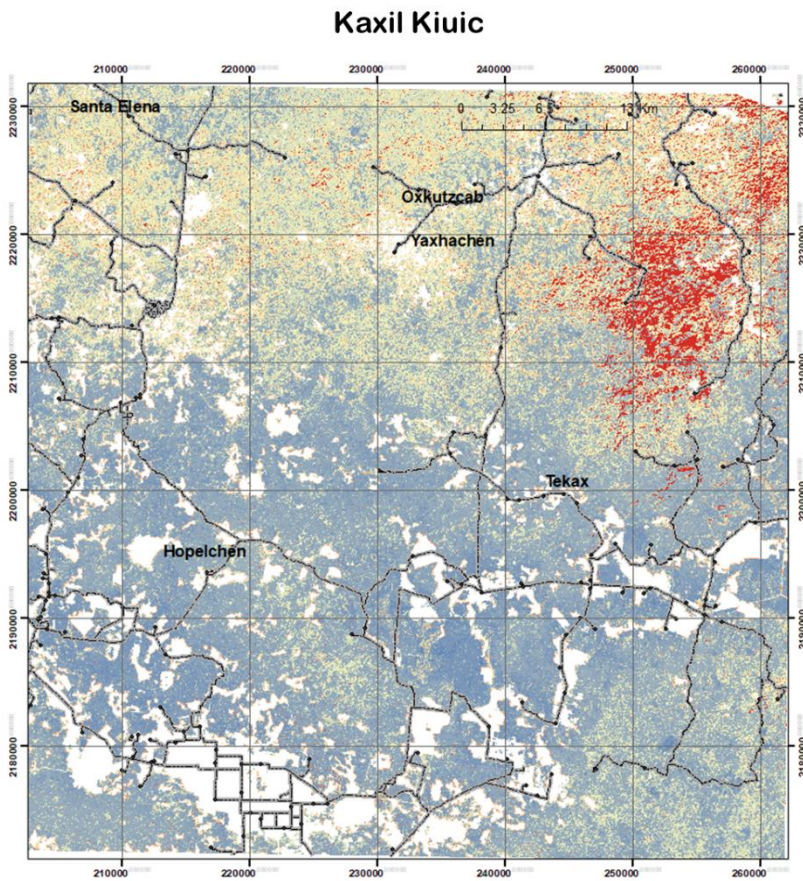
### 3.1.7 Mapeo de la distribución espacial del contenido de materia seca y su incertidumbre

Los mapas obtenidos del contenido de materia seca foliar mostraron valores que van desde 345.28 a 407.97 mg/g<sup>-1</sup> para el sitio de FCP y de 348.60 a 388.75 mg/g<sup>-1</sup> para el sitio de Kaxil Kiuic (Figura 3.6). Las áreas en blanco en los mapas corresponden a áreas no forestales, en su mayoría tierras agrícolas y asentamientos humanos. Se observa que la mayor parte de la cubierta forestal en el área de FCP se encuentra dominada por valores superiores a los 370 mg/g<sup>-1</sup>, mientras que para el sitio de Kaxil Kiuic la mayor parte del área presenta valores entre los 350 y 370 mg/g<sup>-1</sup>.

De acuerdo a la información de los mapas generados, para el sitio de FCP los valores promedio del CMSF fueron de 375.73 mg/g<sup>-1</sup>, con una desviación estándar de 7.39 mg/g<sup>-1</sup>. Mientras que el sitio de Kaxil Kiuic presentó un promedio de 360.33 mg/g<sup>-1</sup>, con una desviación estándar de 4.35 mg/g<sup>-1</sup>. Estos valores difieren de los estimados a partir de estudios locales y bases de datos disponibles en línea, pues el sitio de Kaxil Kiuic exhibió un contenido de materia seca foliar ligeramente mayor, con un promedio de 381.7 mg/g<sup>-1</sup> (desviación estándar de 18.3 mg/g<sup>-1</sup>) en las 85 UM, mientras que las 107 UM de FCP prestaron un promedio de 377.7 mg/g<sup>-1</sup> (desviación estándar de 18.6). Por otra parte, los resultados de los mapas de incertidumbre en la estimación del contenido de materia seca foliar indicaron un porcentaje mayor al 5 % del coeficiente de variación (CV) en la mayor parte de área cubierta por FCP, mientras que el sitio de Kaxil Kiuic presentó valores del coeficiente de variación por debajo del 5% (figura 3.7)



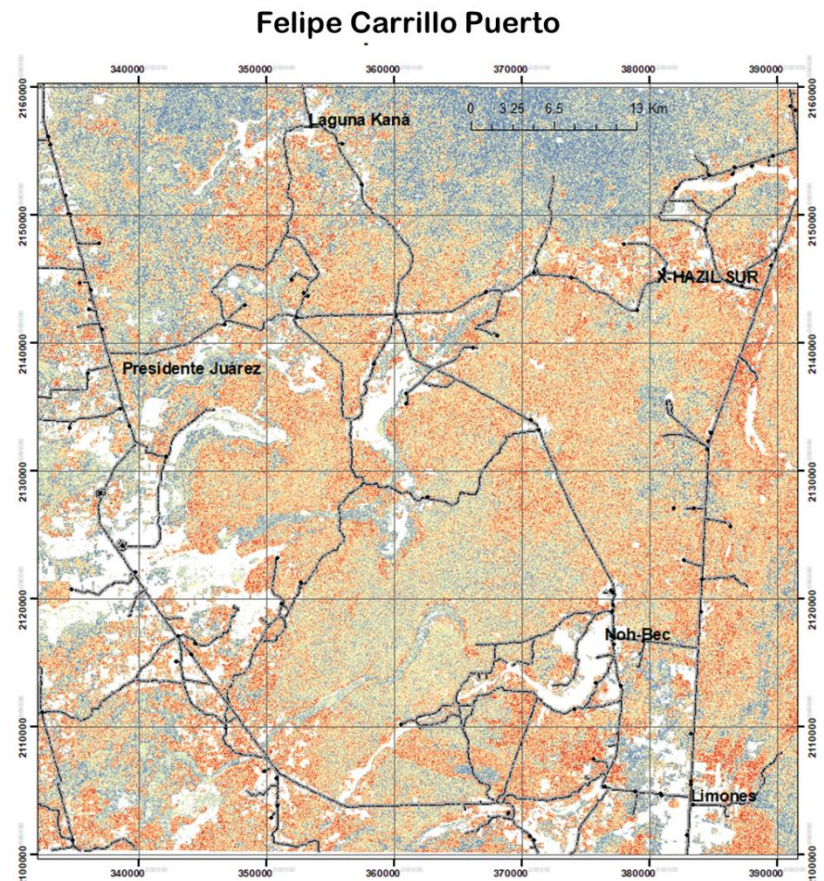
**Figura 3.6** Mapas del contenido de materia seca foliar en los dos paisajes de estudio



Coefficiente de variación



— Red vial  
● Localidades



Coefficiente de variación



— Red vial  
● Localidades

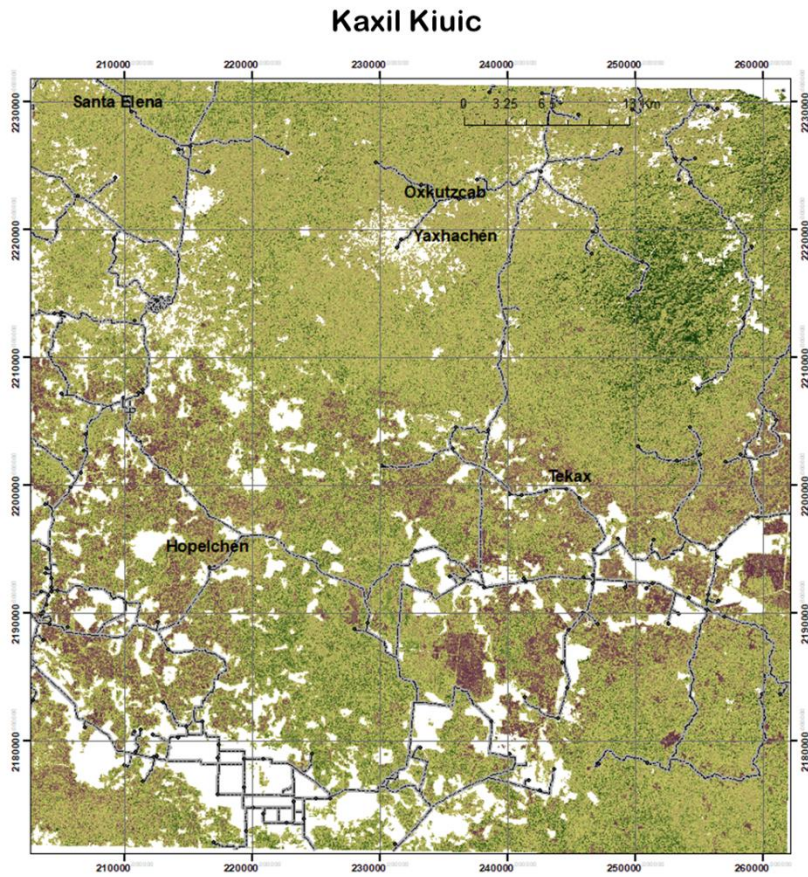
**Figura 3.7** Mapas de incertidumbre del contenido de materia seca foliar en los dos paisajes de estudio

### **3.1.8 Mapeo de la distribución espacial de la riqueza funcional y su incertidumbre**

Los mapas de riqueza funcional (Figura 3.8) mostraron valores que van desde 6.66 a 77.88 para el sitio de FCP y de 13.80 a 40.93 para el sitio de Kaxil Kiuic. De acuerdo al análisis de los mapas generados, los valores promedio (y desviaciones estándar) de riqueza funcional que se presentan en estos son de 39.34 (12.62) para el sitio de FCP y de 25.52 (1.97) para el sitio de Kaxil Kiuic. De acuerdo a estos resultados, la distribución de la riqueza funcional en los dos sitios mostró patrones muy similares con los datos estimados a partir de estudios locales y las bases de datos, presentando un promedio de riqueza funcional mayor en el sitio de FCP (47.19) en comparación con el sitio de Kaxil Kiuic (17.29), así como una mayor desviación estándar (12.9 y 4.3, respectivamente)

Por otra parte, los resultados de los mapas de incertidumbres (figura 3.9) mostraron que en la mayor parte del área cubierta por FCP estuvo por debajo del 53 % de CV, mientras que para el sitio de Kaxil Kiuic la incertidumbre fue superior y en la mayor parte del área cubierta se obtuvieron valores superiores al 70% de CV. Los mayores valores de CV se presentaron en las áreas aledañas a las tierras no forestales y localidades con valores superiores al 80% de CV en ambos paisajes.

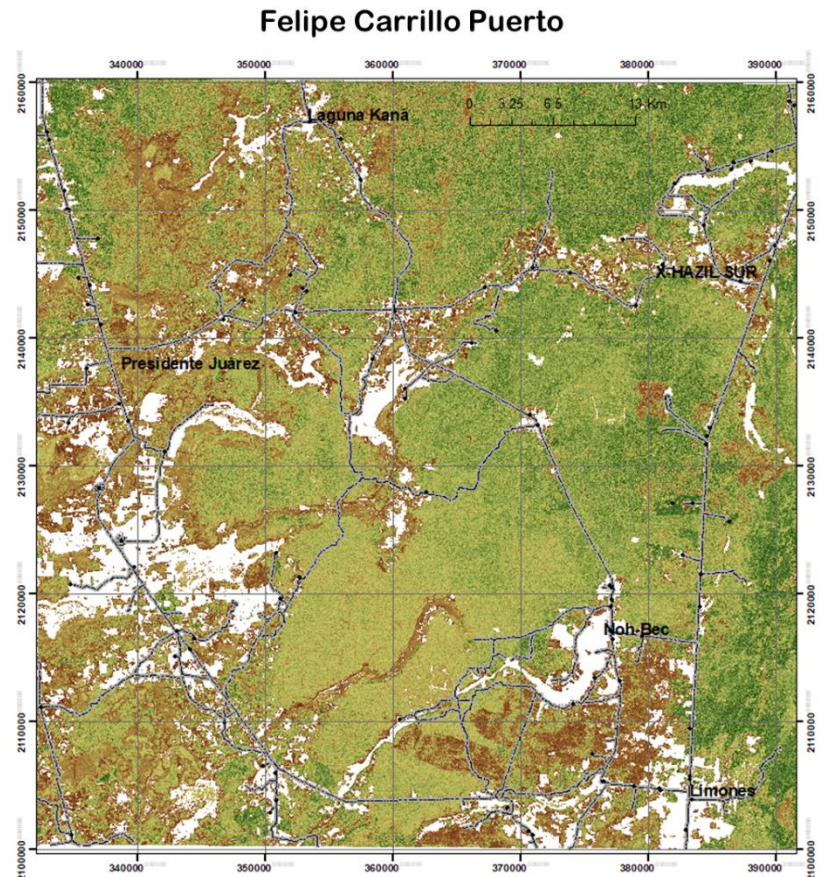




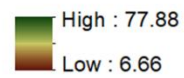
Riqueza funcional



Red vial  
● Localidades



Riqueza funcional



Red vial  
● Localidades

Figura 3.8 Mapas de la riqueza funcional en dos paisajes de bosque tropical seco.

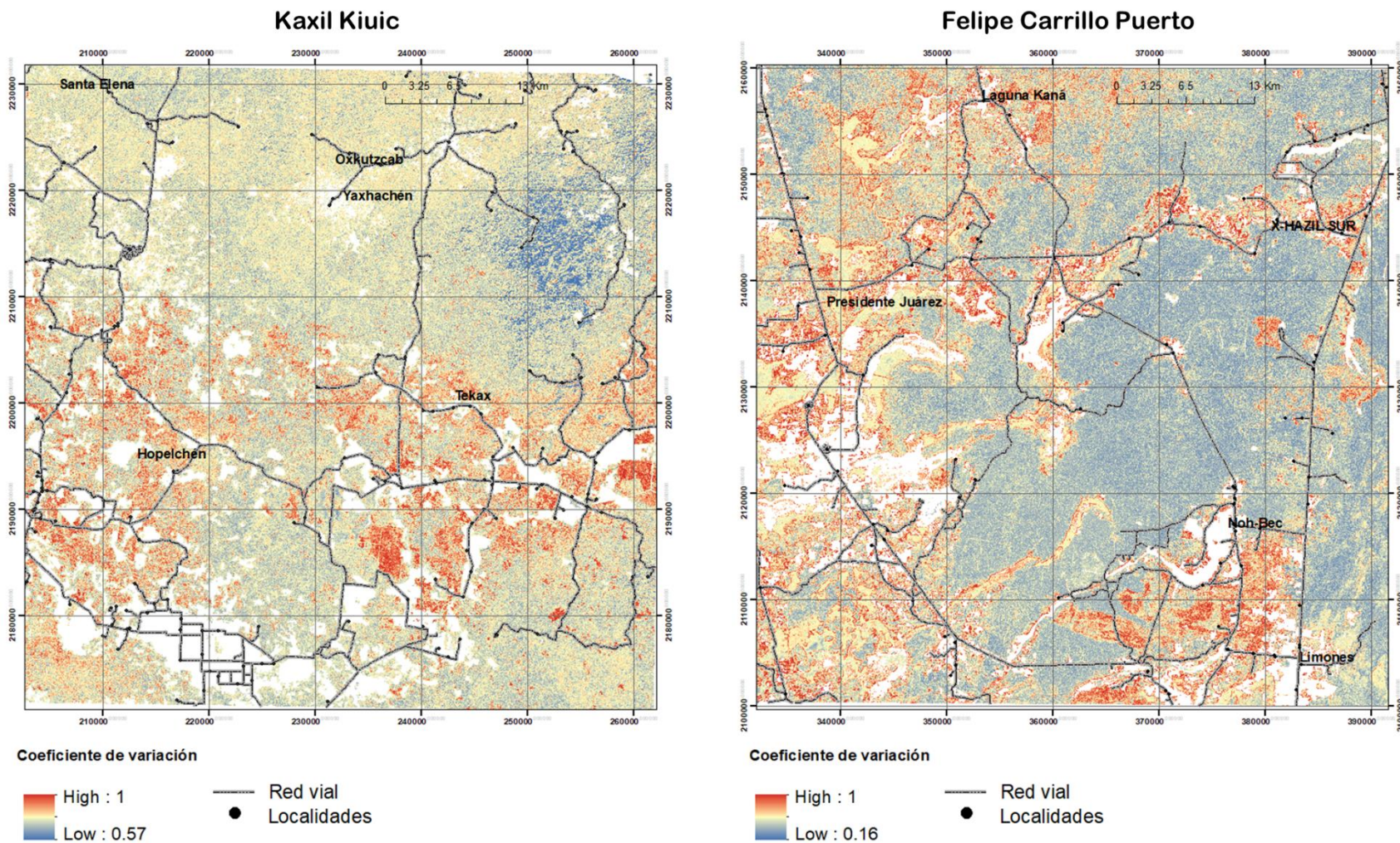


Figura 3.9 Mapas de incertidumbre de la riqueza funcional en los dos paisajes de estudio



## CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN

### 4.1 DISCUSIÓN

#### 4.1.1 Caracterización funcional de las especies presentes en los dos tipos de bosques tropicales secos

En el presente estudio, se caracterizó funcionalmente a la mayoría de las especies presentes en parcelas establecidas en dos tipos de bosques tropicales secos de la península de Yucatán usando los rasgos funcionales (RF) del contenido de materia seca foliar (CMSF), el área foliar específica (AFE), la altura máxima, la densidad de la madera, el área foliar y la fenología foliar para el cálculo de la riqueza funcional. Debido a la considerable variación en la precipitación, la topografía y la historial de uso de la tierra entre el bosque tropical subcaducifolio de Kaxil Kiuic (Kiuic) y el bosque tropical subperennifolio de Felipe Carrillo Puerto (FCP), se esperaba observar una diferenciación significativa en los rasgos funcionales del CMSF, AFE, altura máxima y área foliar. De acuerdo con los resultados, tres de los cuatro RF analizados presentaron diferencias significativas entre los dos paisajes de estudio (AFE, altura máxima, área foliar). Tal y como lo esperábamos, los valores promedio de AFE y altura máxima fueron superiores en el bosque de FCP. Esto es debido a que la mayor diversidad de especies asociada a las condiciones méxicas que se presenta el bosque tropical subperennifolio (Flores-Guido *et al.*, 2010; Rzedowski, 1978) ocasiona una mayor competencia para la intercepción de luz, por lo que las especies son más altas (Klein *et al.*, 2015; Casanoves *et al.*, 2011; Cornelissen *et al.* 2003) y poseen mayor AFE en respuesta a la sombra (Evans y Poorter, 2001). Además, tanto el AFE como la altura máxima son influenciados por la variación ambiental local (Klein *et al.*, 2015; Dwyer *et al.*, 2014), y se ha documentado que disminuyen en condiciones de menor precipitación y menor disponibilidad de nutrientes (Klein *et al.*, 2015; Cunningham *et al.*, 1999). Por lo tanto, en el bosque tropical subcaducifolio de Kiuic donde persiste un marcado periodo de sequía de 5 a 6 meses de duración, es de esperarse que las especies presenten baja AFE y una baja altura en comparación con el bosque de FCP.

En lo que respecta al área foliar y el CMSF, se observaron resultados opuestos a lo que esperábamos. Las especies leñosas establecidas en el bosque de Kiuic presentaron en promedio mayor área foliar en comparación con las del bosque de FCP. Además, no encontramos diferencias en el CMSF. Hay razones para sospechar que estos resultados pueden ser debidos a una subestimación o sobreestimación en los atributos de las especies, ya que, en particular,

se ha demostrado que las hojas más pequeñas confieren ventaja en ambientes cálidos y secos y con altas intensidades de radiación solar, mientras que las hojas grandes con una capacidad de intercambio de energía menos eficiente son ventajosas en ambientes más húmedos y con baja radiación solar (Wang *et al.*, 2019; Wright *et al.*, 2017). También, se ha observado que el tamaño de la hoja tiende a reducirse al disminuir la disponibilidad de agua (Cramer *et al.*, 2009; Basal *et al.*, 2005; McDonald *et al.*, 2003). Es por esto que se esperaba que las especies establecidas en el bosque de FCP poseyeran en promedio mayor área foliar en comparación con las especies del bosque de Kiuc. De acuerdo con los resultados (tabla 3.1), el área foliar fue uno de rasgo funcionales con la menor disponibilidad de atributos, especialmente en FCP, donde se tienen datos para menos del 40% de las especies. Este porcentaje es insuficiente para obtener estimaciones fiables a nivel de comunidad, ya que a la mayoría de las especies se les asignaron valores promedio (a nivel de género, familia y de la unidad de muestreo). Por lo tanto, debido a al bajo esfuerzo de muestreo en el sitio de FCP es probable que el área foliar pudo ser subestimada. En cuanto al CMSF, se ha documentado que tiende a aumentar a lo largo de un gradiente de humedad decreciente, por lo que especies con alto CMSF a menudo se encuentran en áreas con baja precipitación, alta temperatura y radiación solar (De la Riva *et al.*, 2016; Poorter *et al.*, 2009; Wright *et al.*, 2002). Por lo tanto, se esperaba encontrar en promedio mayor CMSF en el bosque de Kiuic en comparación con el de FCP. En el estudio realizado por Sanaphre-Villanueva *et al.*, (2016) en una extensión de 352 km<sup>2</sup> del bosque de Kaxil Kiuic, en el cual obtuvo los atributos del CMSF y área foliar para alrededor de 65 especies que representaban el 90% del valor de importancia relativa, estas 65 especies tenían un promedio de 366.09 mg/g-1 de CMSF, así como un promedio de área foliar de 56.90 cm<sup>2</sup>. Dichos valores son inferiores a los valores estimados en la presente investigación para el sitio de Kiuic (381.7 mg/g-1 y 98.41 cm<sup>2</sup>, respectivamente). Desafortunadamente, la vegetación del BTS de FCP carece de estimaciones *in situ* de rasgos funcionales que permitan un punto de comparación para evaluar nuestros resultados, y descartar un sesgo considerable en los mismos. Es por esto que resulta necesario ampliar el muestreo de los rasgos funcionales de las especies presentes en los diferentes tipos de vegetación, particularmente en FCP.

### **4.1.2 Modelación de los rasgos funcionales y de la riqueza funcional en los sitios de estudio**

En cuanto a los modelos predictivos, esperábamos que las medidas de textura que cuantifican la heterogeneidad en las imágenes satelitales fueran buenos predictores de la variabilidad que presentan el CMSF, el AFE y el área foliar en función del contenido de agua en las hojas y de su

grosor y tamaño (Saura-Mas y Lloret, 2007; Cornelissen *et al.*, 2003; McDonald *et al.*, 2003; Castro-Díez *et al.*, 2000). Sin embargo, ninguno de los modelos predictivos construidos con los valores de reflectancia de las bandas del sensor Sentinel-2; (verde, azul, roja, cercana infrarroja), los índices SAVI y NDVI, ni las medidas de textura y variables topográficas, pudieron explicar más del 5 % de la variabilidad en el área foliar y AFE (tabla 3.3). Creemos que esto pudo ser debido a la baja resolución espacial y espectral que posee el sensor Sentienel-2, la que únicamente captura un promedio de lo que ocurre en 10 m<sup>2</sup>, y gran parte de las propiedades de dispersión y absorción de la energía electromagnética causadas por los rasgos de las hojas se confunden con el suelo, la vegetación no fotosintética (hojarasca, corteza y ramas), las características del tallo, la estructura del dosel y las sombras (Ali *et al.*, 2015), por lo que capturar la estructura anatómica de una hoja resultaría una tarea difícil con dichas resoluciones. Otro factor importante a considerar, es que en estos rasgos existe una gran variación en respuesta a los gradientes ambientales, relacionados con las características geográficas como la presencia de agua superficial (en el caso de FCP), o de una colina (en el caso de Kiuic) (Smart *et al.*, 2017; Sanaphre-Villanueva *et al.*, 2016; Kichenin *et al.*, 2013). Por lo que la asignación de atributos ajenos a los sitios de estudio a las especies, así como valores promedio, pueden añadir un sesgo considerable en cuanto a la explicación de su variabilidad con lo registrado por las imágenes de Sentinel-2. Para ahondar más en esto, sería interesante evaluar si midiendo los rasgos funcionales foliares de todos los individuos presentes en las UM que forman el dosel superior, se pudiera incrementar de manera significativa la asociación del promedio del rasgo en la parcela con lo que se registra en la imagen de satélite.

En lo que respecta a la altura máxima, esperábamos que las diferencias en las alturas máximas entre las especies causaran patrones de heterogeneidad en el dosel que las medidas de textura que cuantifican la heterogeneidad podrían capturar, explicando la mayor parte de la variabilidad en este rasgo funcional. Sin embargo, el modelo predictivo no pudo explicar la variabilidad en las alturas máximas de las especies en los bosques de estudio. Esto a pesar que, de los cuatro rasgos analizados, la altura máxima fue el único rasgo funcional que presentó un muestreo representativo, obteniendo datos para el 100% de las especies (tabla 3.1). Sin embargo, el modelo predictivo (*random forest*) para la estimación de dicho rasgo funcional, fue uno de los que presentó el menor porcentaje de explicación en la variabilidad de las alturas máximas de las especies (tabla 3.3). Esto a pesar que en los mismos sitios que comprende la presente investigación se ha demostrado que es posible realizar estimaciones de la altura de las especies con el uso del Sentinel-2 (Andres-Mauricio *et al.*, 2021). Creemos que esto pudo ser debido a la

poca variabilidad que presentan los atributos de la altura máxima en las UM (figura 3.3), ya que mientras menos variación tenga la variable dependiente o de respuesta (altura máxima), menor es el poder explicativo de las variables independientes. Es decir, ya que la mayoría de los árboles únicamente tenían una altura máxima promedio entre 10 m y 11 m, aproximadamente, no fue posible que se relacionara con la variabilidad espectral detectada por las variables de la percepción remota y el modelo digital de elevación. Otro factor importante a considerar es la influencia de la topografía (particularmente en el sitio de Kiuic), la cual pudo haber distorsionado la altura real de los árboles, al sumar o restar la elevación del terreno, haciendo que, visto desde arriba mediante las imágenes de satélite, algunos árboles parezcan más altos o más chaparros de lo que realmente son y de cómo se verían en un terreno plano. En consecuencia, pudo añadir un sesgo considerable en cuanto a la altura registrada en campo y los valores obtenidos por las imágenes de Sentinel-2, impidiendo realizar predicciones confiables en los bosques de estudio.

Por otra parte, los modelos predictivos (*random forest*) pudieron explicar un porcentaje del 30 % de la variabilidad en el CMSF, mientras que en la validación con un conjunto de datos independientes los datos predichos explicaron un 40 % de la variación en los observados, por lo que se consideró un modelo aceptable que permite realizar un mapeo de la distribución espacial del CMSF en los sitios de estudio. Una razón por la cual fue posible realizar predicciones del CMSF, es debido a la mayor variabilidad que presentó dicho rasgo en las UM, lo cual permitió relacionarla con la variabilidad espectral detectada por las imágenes de Sentinel-2. La mayor variabilidad que presentó el CMSF en Kiuic y FCP puede ser debida a la mezcla de especies perennifolias y caducifolias establecidas en las UM, ya que estas especies presentan diferencias en el CMSF. De acuerdo con Poorter *et al.*, (2009), tanto en campo como en condiciones controladas se ha encontrado que las especies de hoja perenne tienen un CMSF más alto que las especies de hojas deciduas. Esto es debido a que las hojas perennes a menudo tienen un mayor grosor (Villar *et al.*, 2013), ya que estas especies asignan más al tejido de sostén mecánico, por lo que sus células poseen paredes celulares más gruesas que aportan una mayor resistencia mecánica (De la Riva *et al.*, 2016; Poorter *et al.*, 2009).

En los mapas generados (figura 3.6) es posible observar que la mayor parte de la cobertura vegetal de FCP posee una mayor cantidad de CMSF (valores superiores a 380 mg/g<sup>-1</sup>) en comparación con Kiuic (valores entre los 350 y 370 mg/g<sup>-1</sup>). También, de acuerdo a la información que presentan los mapas, FCP mostró en promedio mayor CMSF en comparación con Kiuic. Además, de acuerdo con estos resultados es posible observar que los valores derivados de estudios locales y bases de datos son relativamente semejantes con los valores predichos por el

modelo para el bosque de FCP. Sin embargo, esto no fue así para el sitio de Kiuic, ya que los valores estimados en las UM fueron muy superiores a los predichos por el modelo. Este resultado podría ser debido a la influencia de la topografía, ya que, para el sitio Kiuic la mayoría (71.8%) de las UM utilizadas para calibrar el modelo predictivo se encuentran en zonas planas, en las cuales existe un mayor porcentaje de especies caducifolias (Sanapre-Villanueva *et al.* 2016). Por lo tanto, el modelo reflejará un menor CMSF en las UM de Kiuic. No obstante, los valores predichos por el modelo predictivo en el bosque de Kiuic fueron más cercanos a lo reportado por Sanaphre-Villanueva *et al.*, (2016) para las 65 especies muestreadas en una extensión que comprende el mismo sitio. Por lo que quizá, asumiendo que nuestros resultados derivados de estudios locales y bases de datos sobrestimaron el CMSF para el sitio de Kiuic, y el valor real del CMSF se acerca más a lo reportado por Sanaphre-Villanueva *et al.*, (2016), las posibles diferencias en los bosques de estudio en el CMSF podrían ser explicadas por el porcentaje de especies deciduas que presentan. Ya que como se mencionó, las especies perennifolias tienen un alto CMSF (De la Riva *et al.*, 2016; Villar *et al.*, 2013; Poorter *et al.*, 2009). Según un mapa del porcentaje de especies deciduas elaborado por Huechacona-Ruiz *et al.*, (2020) en las mismas regiones de estudio, se estima que el 43.3 % de las especies presentes en FCP son deciduas, mientras que en el sitio de Kaxil Kiuic el 80 % de las especies son deciduas. Por lo tanto, debido a la mayor cantidad de parches con dosel perennifolio capturados por medio de las imágenes de Sentinel-2 en el sitio de FCP, se esperaría observar que la mayor parte de la cobertura vegetal de dicho sitio presenten altos valores de CMSF en comparación con el sitio de Kiuic, tal y como muestran los mapas. Para hondar más en esto, y evitar especulaciones sería importante realizar una estimación del CMSF *in siti* en FCP, para así cotejar si nuestras estimaciones en los sitios concuerdan con las predicciones realizadas en los mapas.

De acuerdo con los modelos, se pudo observar que la variable más importante en la predicción del CMSF fue el índice SAVI, con el cual el CMSF presentó una correlación positiva. El índice SAVI es una versión ajustada del índice NDVI que elimina la influencia del brillo del suelo y la humedad del mismo, reduciendo las distorsiones en los valores de reflectancia cuando la vegetación se encuentra sobre suelos expuestos (Herrera *et al.*, 2014; Huete, 1988). Este tipo de relación nos indicó que, a medida que aumentan los valores de reflectancia del índice SAVI debido a una mayor densidad de la vegetación, también se incrementará el CMSF. Dicho patrón podía ser debido a que en las UM de 1 ha que poseen una mayor disponibilidad de recursos de manera homogénea en el tiempo soportaran una mayor cantidad de especies perennifolias, así como una mayor densidad de la vegetación y especies más grandes, lo cual se relaciona con



más biomasa y un mayor CMSF. Por su parte, el resto de las variables predictivas fueron de menor relevancia en el modelo, y no presentaron una relación estadísticamente significativa con el CMSF. Por lo tanto, la mayor parte de la variabilidad en el CMSF en nuestros sitios de estudio fue explicada casi exclusivamente por el índice SAVI. Este resultado es similar a lo reportado por Ali *et al.*, (2019), quienes destacaron la importancia de incluir índices espectrales en la predicción del CMSF, ya que, al igual que en la presente investigación, muchas de las bandas de Sentinel-2 no mostraron una correlación estadísticamente significativa con el CMSF. Esto se debe a que los índices de vegetación involucran más información espectral (especialmente de diferentes regiones del espectro), a diferencia que cuando se usa información de una sola banda. En particular, en el cálculo del índice SAVI intervienen la banda roja (B4) y la banda cercana infrarroja (B8), las cuales son comúnmente empleadas en estudios que evalúan la salud de la vegetación, debido a la influencia que ejercen los pigmentos y el agua que almacenan las hojas en los valores de reflectancia en dichas bandas (Chuvieco *et al.*, 1996).

En cuanto al mapeo de riqueza funcional, hubo un apoyo parcial a nuestra cuarta hipótesis en la que esperábamos que las variables de mayor importancia en la explicación de la variabilidad en la riqueza funcional fueran las medidas de textura que miden la heterogeneidad espectral presente en las imágenes, además, que estas se relacionaran positivamente con la riqueza funcional. De acuerdo con el %IncMSE, las variables de mayor importancia en la predicción de la riqueza funcional fueron, en su mayoría, las medidas de textura que miden la homogeneidad espectral presente en las imágenes (B3\_mean, B4\_corr, SAVI\_corr, B3\_corr). Estas medidas presentaron una relación negativa con la riqueza funcional, de manera que, cuando existe menor variación en los valores de reflectancia en los píxeles de las imágenes de Sentinel-2 (mayor homogeneidad espectral), la riqueza funcional también disminuye. Esta relación podría ser atribuida a que, las UM que presentan características climáticas, topográficas y edáficas que no varían en tiempo y espacio, están dominadas por especies con un dosel caducifolio o con un dosel perennifolio, según la condición ambiental que prevalezca, ocasionando una baja mezcla de firmas espectrales por parte de las especies (homogeneidad espectral). Además, debido a que éstas presentan el mismo hábito foliar, las especies pueden mostrar una alta redundancia funcional (es decir, rasgos funcionales similares), reflejando una baja riqueza funcional en las UM. De acuerdo a la hipótesis de variación espectral, cuanto mayor es la variación espectral de una imagen (heterogeneidad espectral), mayor es la heterogeneidad ambiental del área en particular, la cual resulta de la variación de los factores bióticos en un área determinada (Rocchini *et al.*, 2010; Santibáñez-Andrade *et al.* 2009; Palmer *et al.*, 2000). Por lo tanto, una baja mezcla

de firmas espectrales (homogeneidad espectral) guarda relación con un ambiente en el que los factores bióticos no varían en tiempo y espacio (Rocchini *et al.*, 2010). En consecuencia, las especies coexistentes experimentan las mismas condiciones ambientales, por lo que exhibirán estrategias ecológicas similares y compartirán rasgos funcionales similares (convergencia de rasgos) y, por ende, reflejarán una baja riqueza funcional (Bergholz *et al.*, 2017).

De igual manera, la hipótesis de variación espectral también explicaría la relación positiva que exhibió la riqueza funcional con algunas medidas de textura que cuantifican la heterogeneidad espectral presente en las imágenes (B3\_diss, B8\_cont, B4\_entr, NDVI\_entr). Esto debido a que la variación ambiental en el área en particular, proporcionará nichos para especies con diferentes preferencias ambientales y estrategias ecológicas, por lo que las especies reflejarán una diferenciación en sus rasgos funcionales (divergencia de rasgos) y, por ende, una alta riqueza funcional debido al aumento en la diversidad de estrategias ecológicas de la especie (Bergholz *et al.*, 2017). En relación con esto, es posible que en algunas UM exista una distribución desigual de agua, nutrientes y luz que ocasiona una mezcla de especies con dosel caducifolio y perennifolio, reflejando una alta variabilidad espectral en las imágenes, así como altos niveles de diversidad funcional debido a las diferencias en las estrategias ecológicas por parte de las especies.

En la actualidad, existe un creciente número de estudios que han evaluado las relaciones entre la heterogeneidad espectral y la heterogeneidad ambiental (Rocchini *et al.*, 2010; Palmer *et al.*, 2000). Así como la influencia de esta última en la riqueza funcional de las comunidades de plantas en diferentes ecosistemas terrestres (Torresani *et al.*, 2021; Bergholz *et al.* 2017; Hu *et al.*, 2014; Yang *et al.* 2015). La gran mayoría han encontrado un efecto positivo y significativo de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad de especies y la diversidad funcional (Bergholz *et al.*, 2017). Esto debido a que la heterogeneidad ambiental local puede actuar como factor estabilizador para la coexistencia entre especies mediante la provisión de diferentes microhábitats, reflejando un mayor número de nichos ecológicos que las especies pueden ocupar (Bergholz *et al.*, 2017; Palmer *et al.*, 2000). Sin embargo, hasta donde sabemos, muy pocos estudios han explorado las relaciones entre la riqueza funcional y las medidas de heterogeneidad espectral. Únicamente, en el estudio de Schweiger *et al.* (2018) utilizando imágenes hiperespectrales han encontrado que la diversidad espectral a nivel de hoja se correlaciona de manera positiva con la diversidad funcional. Además, Schweiger *et al.* (2018) observaron que las especies funcionalmente diferentes eran más diferentes espectralmente (es decir, poseen distintas firmas espectrales). Estos resultados destacan la importancia del uso de medidas de

---

textura en los estudios enfocados en evaluar la riqueza funcional en comunidades de plantas de manera remota.

De acuerdo con el %IncMSE (figura 3.5), otra de las variables de importancia en el modelo predictivo de la riqueza funcional fueron las bandas espectrales, principalmente la banda verde (B3) y la banda azul (B2), las cuales presentaron una relación negativa con la riqueza funcional. En particular, la relación negativa que presentó la banda verde con la riqueza funcional fue contrario a lo que esperaríamos por parte de vegetación en condiciones saludables, ya que la vegetación fotosintéticamente activa presenta una mayor reflectancia en las regiones de la banda verde, debido a que los pigmentos de las hojas reflejan la mayor parte de la luz que reciben (Chuvieco et al., 1996). Por lo tanto, ya que la riqueza funcional se relaciona de manera significativa la producción de biomasa aérea en las comunidades vegetales (Hooper et al. 2005; Díaz y Cabido et al., 2001), se esperaría observar una relación positiva entre la riqueza funcional y los valores de reflectancia presentados en la banda verde. Este tipo de relaciones opuestas a lo esperado también se presentó con algunas medidas de textura, que de acuerdo %IncMSE (figura 3.5) son de menor relevancia en el modelo predictivo. También, los índices de vegetación SAVI y NDVI presentaron una relación negativa con la riqueza funcional, de manera que, cuanto mayor son los valores de reflectancia de los índices SAVI y NDVI, menor es la riqueza funcional. Sin embargo, los mayores valores de reflectancia de dichos índices corresponden a vegetación con una mayor densidad de hojas verdes o mayor biomasa (vegetación “vigorosa”) (Romero-Arias, 2016) y, en particular el NDVI está relacionado de forma positiva con el número de especies (Oindo y Skidmore, 2012). Por lo tanto, al igual que con la banda verde, esperaríamos observar una relación positiva entre estos índices y la riqueza funcional. En lo que respecta a la banda azul (B2), la relación negativa que presentó con la riqueza funcional puede ser explicada por los niveles de biomasa en las UM. Esto debido que la vegetación fotosintéticamente activa presenta una reflectividad menor en la banda azul, ya que los pigmentos absorben fuertemente las regiones espectrales de dicha banda (Chuvieco, 1996). Por lo tanto, los mayores niveles de riqueza funcional relacionados con altos valores de biomasa en las comunidades (Hooper *et al.* 2005; Díaz y Cabido *et al.*, 2001), ocasionaran una menor reflectancia en la banda azul atribuida a la acción de los pigmentos fotosintéticos y accesorios (Chuvieco et al., 1996). Por el contrario, una baja riqueza funcional indicaría una alta reflectancia en la banda azul, debido a que existe una menor cantidad de biomasa en las UM.

Hasta donde sabemos, este es el primer estudio que mapea la riqueza funcional y el CMSF en bosques tropicales secos junto con su incertidumbre utilizando información satelital a una

---

resolución espacial de 10 m. La mayoría de los estudios que han cartografiado la riqueza funcional en otros ecosistemas se han realizado bajo una resolución espacial gruesa, en su mayoría utilizando modelos dinámicos de vegetación global basados en datos climáticos y del suelo para predecir patrones de diversidad funcional y sus componentes (Thonicke *et al.*, 2020; Ma *et al.* 2019; Sakschewski *et al.*, 2015). Otros estudios que se han realizado a menores escalas espaciales han optado por utilizar datos hiper-espectrales y sensores activos (LIDAR) (Zheng *et al.*, 2021; Schneider *et al.*, 2017), los cuales son poco accesibles debido a los costos de adquisición que estos tienen. En lo que respecta al CMSF, la mayoría de los estudios han optado por un enfoque deductivo (Yang *et al.*, 2020; Ali *et al.*, 2016; Jacquemoud *et al.*, 1996) que requiere para su modelado la estimación de variables que algunas veces resultan difíciles de conseguir (Moreno-Martínez *et al.*, 2018; Yebra *et al.*, 2008). Por su parte, el enfoque inductivo o estadístico utilizado en la presente investigación demostró que las bandas espectrales, los índices de vegetación y las medidas de textura de imágenes de alta resolución son buenos predictores de la riqueza funcional en los bosques tropicales secos estudiados. En contraste el CMSF, al igual que en otros estudios (Ali *et al.*, 2019), posee correlaciones más fuertes con índices de vegetación.

En la evaluación de los niveles de incertidumbre o error en las predicciones realizadas en los mapas mediante el coeficiente de variación (CV), los mapas del CMSF presentaron los menores porcentajes de error en comparación con los mapas de la riqueza funcional. FCP presentó una mayor variabilidad en el CMSF con un CV superior a 5 % en la mayor parte del área cubierta. Creemos que éste mayor porcentaje de error puede atribuirse a la saturación en el índice SAVI, ya que esta fue la única variable que aportó en la predicción del CMSF. Es bien sabido que la mayoría de los índices de vegetación presenta una saturación donde existe una mayor densidad de follaje (Cutler *et al.*, 2012), la cual consiste en que el valor del índice permanece constante a pesar de que la densidad de follaje aumente. Al comparar los mapas de incertidumbre y del CMSF, es posible observar un patrón en el que los mayores niveles de incertidumbre en su mayoría corresponden a área donde existe un mayor CMSF y, por lo tanto, una mayor cantidad de biomasa.

Por el contrario, en los mapas de incertidumbre de la riqueza funcional, el sitio de Kiuc fue el que presentó la mayor variación con valores superiores al 70% de CV. Gran parte de esta incertidumbre creemos que puede ser atribuido a las condiciones de sitio, ya que las copas de los árboles son más estrechas, los individuos están más dispersos, y poseen alturas menores, por lo tanto, existe una mezcla espectral considerable del suelo y de la vegetación en las

---

imágenes satelitales. Un patrón que se pudo observar en los mapas de incertidumbre de la riqueza funcional fue que los mayores niveles de incertidumbre, en su mayoría, correspondían a áreas transformadas en un mosaico de fragmentos de diferentes tamaños, por lo que sería importante evaluar la influencia de la fragmentación en las firmas espectrales de la vegetación, así como con la riqueza funcional de las comunidades.

## CAPÍTULO V. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

### 5.1 CONCLUSIONES

Con base en los resultados del presente trabajo, es posible concluir que las comunidades de especies presentes en el bosque tropical subcaducifolio de Kaxil Kiuic y en el bosque tropical subperennifolio de Felipe Carrillo Puerto, difieren significativamente en los rasgos funcionales de la altura máxima, el área foliar y el área foliar específica. Sin embargo, el uso de atributos ajenos a los sitios de estudio y, aun mas, el uso de valores promedio sugieren que hay que ser cautelosos con los resultados de los promedios ponderados a nivel de la UM del área foliar y el CMSF.

Se demostró que sí es posible obtener estimaciones y mapas con una precisión aceptable del CMSF y la riqueza funcional a través de la percepción remota en nuestros bosques de estudio. El modelo *Random forest* reveló la importancia del índice SAVI en la predicción del CMSF, ya que fue la única variable que aportó de manera significativa en la explicación de la variabilidad de este rasgo funcional. Por otra parte, las medidas de textura fueron las variables que más aportaron en la estimación de la riqueza funcional en nuestros sitios de estudio, principalmente las de las bandas verde, roja y cercana infrarroja. Así mismo, se pudo observar que los valores de reflectancia de las bandas espectrales del sensor Sntinel-2 se correlacionaron significativamente con la riqueza funcional. Es por ello que, al combinar los valores de reflectancia de las bandas espectrales, índices de vegetación y medidas de textura se puede obtener una estimación más precisa de la riqueza funcional.

En cuanto a los rasgos del área foliar, el área foliar específica, la baja resolución espacial y espectral que posee el sensor Sentionel-2 no permitió capturar y diferenciar las propiedades de dispersión y absorción de la energía electromagnética causadas por estos rasgos. Mientras que, para el rasgo de la altura máxima, la poca variación que presentó en las UM influyó en el poder explicativo de las variables independientes obtenidas de la percepción remota (bandas espectrales, índices de vegetación, modelo digital de elevación, medidas de textura), por lo que no fue posible realizar predicciones confiables. Asimismo, la topografía pudo ser otro factor importante que influyó en la predicción de la altura máxima al distorsionar la altura real de los árboles, particularmente en el sitio de Kaxil Kiuic.

Un aspecto interesante en los modelos, fue el tipo de correlación que presentó la riqueza funcional con algunas de las variables explicativas, que en algunos de los casos fueron contrarias a lo que se esperaba. Una asociación que resulta de particular interés es relación negativa que posee la riqueza funcional con la banda verde y los índices espectrales (SAVI y NDVI). Sería interesante estimar la riqueza funcional considerando únicamente aquellos rasgos funcionales que cuentan con un mayor porcentaje de atributos medidos a nivel de especie, esto para evaluar si las correlaciones cambian con el número de rasgos funcionales, y también descartar que dichas asociaciones sean producto de la calidad en los datos.

En cuanto a la incertidumbre en los mapas generados, los mapas de la distribución del CMSF presentaron los menores niveles de incertidumbre en comparación con los mapas de riqueza funcional. Gran parte de la incertidumbre en la predicción del CMSF pudo ser debida a la saturación del índice SAVI. Por su parte, la incertidumbre en los mapas de riqueza funcional se observó que tendía a ser mayor en el bosque de Kaxil Kiuic, lo cual es muy probable que sea debido a las condiciones de dicho bosque que ocasiona una mezcla espectral considerable del suelo y de la vegetación en las imágenes satelitales. Asimismo, se observó en los mapas de incertidumbre de riqueza funcional que esta tendía a incrementar en aquellas áreas fragmentadas, por lo que las métricas del paisaje, que describen la composición y configuración del mismo podrían ser un punto de partida para investigaciones futuras.

## 5.2 PERSPECTIVAS

Los resultados de este estudio contribuyen a ampliar el conocimiento de los patrones de variación funcional de comunidades vegetales en bosques tropicales secos mediante el uso de la percepción remota. Sin embargo, aún se requieren varias aproximaciones de investigación adicionales para poder entender las relaciones entre los atributos de la vegetación y las variables espectrales.

- Se requieren más estudios de campo en los sitios de estudio con el fin de adquirir atributos funcionales de la vegetación, lo que permitirá la calibración de modelos predictivos que permitan extrapolar las estimaciones locales a áreas más grandes. En el mejor de los casos, una base de datos de rasgos funcionales por región proporcionaría datos más precisos para encontrar patrones y relaciones entre la información recabada en campo y la obtenida a través de técnicas de percepción remota.
- Así mismo, dada a las correlaciones que presentó la riqueza funcional con algunas variables independientes de nuestros modelos, sería interesante estimar la riqueza funcional utilizando únicamente aquellos rasgos funcionales con un mayor porcentaje de atributos medidos a nivel de especie. Esto para evaluar si las correlaciones cambian con el número de rasgos funcionales, y también descartar que dichas asociaciones sean producto de la calidad en los datos.
- Los niveles de incertidumbre que presentan los mapas en áreas fragmentadas sugieren la relevancia de incluir variables derivadas de índices de fragmentación en los sitios de estudio, con el fin de evaluar el aporte de estas a la predicción de los rasgos funcionales y la riqueza funcional.
- Debido a que únicamente utilizamos 4 bandas espectrales de las 12 que posee el sensor Sentinel 2, sería interesante evaluar si la inclusión de otras bandas espectrales, además de considerar otros índices de vegetación ayudan a mejorar el ajuste de los modelos predictivos.
- Debido a las características del relieve que presenta el bosque de Kaxil Kiuic, sería interesante evaluar más a fondo el efecto que tiene la topografía, es decir, la presencia de lomas, en la precisión de la estimación de RF y de la riqueza funcional.





**BIBLIOGRAFÍA**

Abrams, M. D., & Kubiske, M. E. (1990). Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: influence of light regime and shade-tolerance rank. *Forest Ecology and Management*, 31(4), 245-253.

Aguirre-Gutiérrez, J., Rifai, S., Shenkin, A., Oliveras, I., Bentley, L. P., Svátek, M., ... & Malhi, Y. (2021). Pantropical modelling of canopy functional traits using Sentinel-2 remote sensing data. *Remote Sensing of Environment*, 252, 112122.

Ali, A. M., Darvishzadeh, R., Shahi, K. R., & Skidmore, A. (2019). Validating the predictive power of statistical models in retrieving leaf dry matter content of a coastal wetland from a Sentinel-2 image. *Remote sensing*, 11(16), 1936.

Ali, A. M., Darvishzadeh, R., Skidmore, A. K., & van Duren, I. (2015). Effects of canopy structural variables on retrieval of leaf dry matter content and specific leaf area from remotely sensed data. *IEEE Journal of selected topics in applied earth observations and remote sensing*, 9(2), 898-909.

Ali, A. M., Darvishzadeh, R., Skidmore, A. K., van Duren, I., Heiden, U., & Heurich, M. (2016). Estimating leaf functional traits by inversion of PROSPECT: Assessing leaf dry matter content and specific leaf area in mixed mountainous forest. *International journal of applied earth observation and geoinformation*, 45, 66-76.

Alonso, C., Moreno, V., & Rodríguez, E. (1999). Determinación experimental de la firma espectral de la Vegetación. una sencilla práctica de introducción a la teledetección. In *TELEDETECCIÓN. Avances y Aplicaciones. VIII Congreso Nacional de Teledetección*. Albacete, España (pp. 429-43).

Andres-Mauricio, J., Valdez-Lazalde, J. R., George-Chacón, S. P., & Hernández-Stefanoni, J. L. (2021). Mapping structural attributes of tropical dry forests by combining Synthetic Aperture Radar and high-resolution satellite imagery data. *Applied Vegetation Science*, 24(2), e12580.

Asner, G. P., Martin, R. E., Knapp, D. E., Tupayachi, R., Anderson, C. B., Sinca, F., ... & Llactayo, W. (2017). Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. *Science*, 355(6323), 385-389.

Barajas-Morales J. Wood specific gravity in species from two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin* n.s. 1987; 8(2): 143 – 148.

Barreto, J. E. M., & Calderón, K. D. R. (2019). Aproximación al uso de rasgos funcionales y gradientes ambientales para seis especies del arbolado urbano de Bogotá. *Revista Facultad De Ciencias Básicas*, 15(2), 17-33.

Basal, H., Smith, C. W., Thaxton, P. S., and Hemphill, J. K. (2005). Seedling drought tolerance in upland cotton. *Crop Sci.* 45, 766–771. doi: 10.2135/cropsci2005.0766

Basal, H., Smith, C. W., Thaxton, P. S., and Hemphill, J. K. (2005). Seedling drought tolerance in upland cotton. *Crop Sci.* 45, 766–771. doi: 10.2135/cropsci2005.0766

Bergholz, K., May, F., Giladi, I., Ristow, M., Ziv, Y., & Jeltsch, F. (2017). Environmental heterogeneity drives fine-scale species assembly and functional diversity of annual plants in a semi-arid environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 24, 138-146.

Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter?. *Oikos*, 100(2), 223-231.

Braat, L. C., ten Brink, P. E., & Klok, T. C. (2008). The Cost of Policy Inaction: The case of not meeting the 2010 biodiversity target (No. 1718). *Alterra*.

Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine learning*, 45(1), 5-32.

Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48(5), 1079-1087.

Campanello, P. I., Gatti, M. G., Montti, L. F., Villagra, M., & Goldstein, G. H. (2011). Ser o no ser tolerante a la sombra: economía de agua y carbono en especies arbóreas del Bosque Atlántico (Misiones, Argentina).

Casanoves, F., Pla, L., & Di Rienzo, J. A. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. *Serie técnica, Informe técnico*, 384.

Casanoves, Fernando, et al. "FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity." *Methods in Ecology and Evolution* 2.3 (2011): 233-237.

Castro-Díez, P., Puyravaud, J. P., & Cornelissen, J. H. C. (2000). Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124(4), 476-486.

Catuna, N. (1995). La percepción remota y el análisis del espacio geográfico. *Cuadernos de Geografía: Revista Colombiana de Geografía*, 5(2), 83-106.

Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The Promise Of Tropical Forest Regeneration* 485. An Age Of Deforestation.

China, J.D. (2002). Teledetección del bosque. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones Libro Universitario Regional, Costa Rica. Pp 625-646.

Chuvieco, S.E. (1996). *Fundamentos y teledetección espacial*. 2º edición, ed. RIALP S.A. Madrid. pp 449.

Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3), 78-87.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465-1471

CORREA, J. B., & TORRES, J. P. (2016). Functional diversity: a key aspect in the provision of ecosystem services. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA*, 8(1), 94-111.

Cortez, J., Garnier, E., Pérez-Harguindeguy, N., Debussche, M., & Gillon, D. (2007). Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil*, 296(1), 19-34.

Cramer, M. D., Hawkins, H. J., and Verboom, G. A. (2009). The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia* 161, 15–24. doi: 10.1007/s00442-009-1364-3

Cunningham, S. A., Summerhayes, B., & Westoby, M. (1999). Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological monographs*, 69(4), 569-588.

Cutler, M.E.J., D.S. Boyd, G.M. Foody y A. Vetrivel (2012). Estimating tropical forest biomass with a combination of SAR image texture and Landsat TM data: An assessment of predictions between regions. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sensing*, 70: 66–77.

Darwin's, C. (1859). *On the origin of species*. published on, 24.

De la Riva, E. G., Olmo, M., Poorter, H., Ubera, J. L., & Villar, R. (2016). Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PloS one*, 11(2), e0148788.

de la Riva, E. G., Olmo, M., Poorter, H., Ubera, J. L., & Villar, R. (2016). Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PloS one*, 11(2), e0148788.

Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655.

Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655.

Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, F. S., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., & Grigulis, K. (2007). Functional diversity—at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In *Terrestrial ecosystems in a changing world* (pp. 81-91). Springer, Berlin, Heidelberg.

Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689.

Dirzo, R., & Ceballos, G. (2010). Las selvas secas de México: un reservorio de biodiversidad y laboratorio viviente. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, 13-17.

- Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., O'malley, R. E., & Thomson, D. (1998). The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, 151(3), 264-276.
- Dukes, J. S. (2001). Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 126(4), 563-568.
- Durán, R., & Olmsted, I. (1999). Vegetación de la Península de Yucatán. A. García de Fuentes, & J. Córdoba.(Eds.), *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*, 183-194.
- Durán, S. M., Martin, R. E., Díaz, S., Maitner, B. S., Malhi, Y., Salinas, N., ... & Enquist, B. J. (2019). Informing trait-based ecology by assessing remotely sensed functional diversity across a broad tropical temperature gradient. *Science advances*, 5(12), eaaw8114.
- Dwyer, J. M., Hobbs, R. J., & Mayfield, M. M. (2014). Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology*, 95(2), 399-410.
- Evans, J., & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, cell & environment*, 24(8), 755-767.
- FAO (Food and Agriculture Organization). *Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: A Primer*. FAO Forestry Paper – 134. 1997.
- Féret, J. B., François, C., Gitelson, A., Asner, G. P., Barry, K. M., Panigada, C., ... & Jacquemoud, S. (2011). Optimizing spectral indices and chemometric analysis of leaf chemical properties using radiative transfer modeling. *Remote sensing of environment*, 115(10), 2742-2750.
- Flores, J. e I. Espejel (1994). *Etnoflora yucatanense, tipos de vegetación de la península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida. *Sostenibilidad Maya*. pp. 73-80
- Flores, J. S., & Espejel, I. (1994). *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán*. *Etnoflora Yucatanense*. Etnoflora Yucatanense; Universidad Autónoma de Yucatán: Yucatán, México.
- Flores-Guido, J., Durán, R. & Ortiz-Díaz, J. (2010). *Ecosistemas y comunidades*. En R. Duran & M. Méndez (eds.), *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán* (125-129). CICY, PPD FMAM, CONABIO, SEDUMA

Freeman, E., Frescino, T., & Freeman, M. E. (2018). Package 'ModelMap'.

Freeman, Elizabeth, Tracey Frescino, and G. Moisen. "ModelMap: An R package for modeling and map production using Random Forest and Stochastic Gradient Boosting." USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station 507 (2009).

Frost, T.M., Carpenter, S.R., Ives A.R., Timothy, K.K. 1995. Species compensation and complementarity in ecosystem function. En: Jones, C.G., Lawton, J.H. (eds.), Linking Species and Ecosystems, pp. 224-239.

Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., ... & Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156-1173.

Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., González, E. J., Lebrija-Trejos, E. E., Romero-Romero, M. A., Pérez-García, E. A., ... & Martorell, C. (2012). Predicting tropical dry forest successional attributes from space: is the key hidden in image texture?. *PLoS One*, 7(2), e30506.

García, R. D., & Contreras, G. G. (2011). Distribución espacial de la vegetación. *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*, 131-135.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology*, 688-695.

Gastauer, M., Mitre, S. K., Carvalho, C. S., Trevelin, L. C., Sarmiento, P. S., Neto, J. A. M., ... & Jaffé, R. (2021). Landscape heterogeneity and habitat amount drive plant diversity in Amazonian canga ecosystems. *Landscape Ecology*, 36(2), 393-406.

GAUSE, G.F. (1934). *The Struggle for existence*. Baltimore.

GEORGE, S. (2017). *MODELIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES DE PLANTAS LEÑOSAS EN BOSQUES TROPICALES SECOS MEDIANTE IMÁGENES DE ALTA RESOLUCIÓN Y DATOS LIDAR (Maestría)*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Gillison, A. N. (2013). Plant functional types and traits at the community, ecosystem and world level. *Vegetation ecology*. Second edition. Wiley-Blackwell, New York, New York, USA, 347-386.

Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17(2), 255-260.

Gunn, S., Farrar, J. F., Collis, B. E., & Nason, M. (1999). Specific leaf area in barley: individual leaves versus whole plants. *New Phytologist*, 143(1), 45-51.

Hawkins, C. P., & MacMahon, J. A. (1989). Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual review of entomology*, 34, 423-451.

Hernández-Stefanoni, J. L., Castillo-Santiago, M. Á., Mas, J. F., Wheeler, C. E., Andres-Mauricio, J., Tun-Dzul, F., ... & Dupuy, J. M. (2020). Improving aboveground biomass maps of tropical dry forests by integrating LiDAR, ALOS PALSAR, climate and field data. *Carbon balance and management*, 15(1), 1-17.

Hernández-Stefanoni, J.L., J.M. Dupuy, K.J. Jhonson, R. Birdsey, F. Tun-Dzul, A. Peduzzi, J.P. Camal-Sosa, G. Sánchez-Santos y D. López-Merlín (2014). Improving Species Diversity and Biomass Estimates of Tropical Dry Forest Using Airbone LiDAR. *Remote Sensing*, 6: 4741-4763.

Hooper, D. U., Chapin iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.

Hu, G., Jin, Y., Liu, J., & Yu, M. (2014). Functional diversity versus species diversity: relationships with habitat heterogeneity at multiple scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Ecological research*, 29(5), 897-903.

Huechacona-Ruiz, A. H., Dupuy, J. M., Schwartz, N. B., Powers, J. S., Reyes-García, C., Tun-Dzul, F., & 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(11), 1234.

Huete, A. R. (1988). A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote sensing of environment*, 25(3), 295-309.



Jacquemoud, S., Ustin, S. L., Verdebout, J., Schmuck, G., Andreoli, G., & Hosgood, B. (1996). Estimating leaf biochemistry using the PROSPECT leaf optical properties model. *Remote sensing of environment*, 56(3), 194-202.

Janzen, D. H. (1988). Tropical dry forests. *Biodiversity*, 130-137.

Jiang, J., Comar, A., Burger, P., Bancal, P., Weiss, M., & Baret, F. (2018). Estimation of leaf traits from reflectance measurements: comparison between methods based on vegetation indices and several versions of the PROSPECT model. *Plant methods*, 14(1), 1-16.

Kattge, J., Boenisch, G, Diaz, S, et al. TRY plant trait database - enhanced coverage and open access. *Glob Change Biol.* 2020; 26: 119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904> as the TRY reference

Keddy, P. A. (1990). The use of functional as opposed to phylogenetic systematics: a first step in predictive community ecology. *Biological approaches and evolutionary trends in plants*, 387-406.

Kelsey, KC y Neff, JC (2014). Estimaciones de biomasa aérea a partir del análisis de textura de imágenes Landsat. *Percepción remota* , 6 (7), 6407-6422.

Khurana, E. K. T. A., & Singh, J. S. (2001). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental conservation*, 39-52.

Kichenin, E., Wardle, D. A., Peltzer, D. A., Morse, C. W., & Freschet, G. T. (2013). Contrasting effects of plant inter-and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*, 27(5), 1254-1261.

Klein, T., Randin, C., & Körner, C. (2015). Water availability predicts forest canopy height at the global scale. *Ecology letters*, 18(12), 1311-1320.

Koch, G. W., Sillett, S. C., Jennings, G. M., & Davis, S. D. (2004). The limits to tree height. *Nature*, 428(6985), 851-854.

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.

Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., & Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422-431.

Letcher, S. G., Lasky, J. R., Chazdon, R. L., Norden, N., Wright, S. J., Meave, J. A., Pérez-García, E. A., Muñoz, R., Romero-Pérez, E., Andrade, A., Andrade, J. L., Balvanera, P., Becknell, J. M., Bentos, T. V., Bhaskar, R., Bongers, F., Boukili, V., Brancalion, P. H. S., César, R. G., ... Williamson, G. B. (2015). Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: A test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, 103(5), 1276-1290. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12435>

Li, C., Wulf, H., Schmid, B., He, J. S., & Schaepman, M. E. (2018). Estimating plant traits of alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan plateau using remote sensing. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 11(7), 2263-2275.

Liaw, A., & Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R news*, 2(3), 18-22.

Lichtenthaler, H. K., Buschmann, C., Döll, M., Fietz, H. J., Bach, T., Kozel, U., ... & Rahmsdorf, U. (1981). Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis research*, 2(2), 115-141.

Lillesand, T. M., and Kiefer, R. W. (1979). Remote sensing and image interpretation. *Remote Sens. Image Interpret.* 146, 448–449. doi: 10.2307/ 634969

Luck, G. W., Harrington, R., Harrison, P. A., Kremen, C., Berry, P. M., Bugter, R., ... & Haslett, J. R. (2009). Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *Bioscience*, 59(3), 223-235.

Ma, X., Mahecha, MD, Migliavacca, M., van der Plas, F., Benavides, R., Ratcliffe, S., ... y Wirth, C. (2019). Inferir diversidad funcional de plantas desde el espacio: el potencial de Sentinel-2. *Percepción remota del medio ambiente* , 233 , 111368.

Maass, J. M. (1995). Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, 468.

Maass, M., & Burgos, A. (2011). Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. In *Seasonally dry tropical forests* (pp. 141-156). Island Press, Washington, DC.

MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The american naturalist*, 101(921), 377-385.

Magurran A. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, UK: Blackwell Science

Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.

McDonald, P. G., Fonseca, C. R., Overton, J. M., & Westoby, M. (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades?. *Functional Ecology*, 17(1), 50-57.

Meliá, J. (1991). La Teledetección en el Seguimiento de los Fenómenos Naturales. *Recursos Renovables: Agricultura*. España: Universidad de Valencia, 390-399.

Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of biogeography*, 33(3), 491-505.

Miranda, F. y E. Hernández-X (1963). Los tipos de Vegetación de México y su clasificación. *Escuela Nacional de Agricultura, Colegio de Postgraduados*. pp. 151.

Mooney, H. A., S. H. Bullock, y E. Medina. 1995. Introducción. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A., y Medina, E. (eds.). (1995). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press. Great Britain, pp. 1-8.

Mora, C., Caldwell, I. R., Caldwell, J. M., Fisher, M. R., Genco, B. M., & Running, S. W. (2015). Suitable days for plant growth disappear under projected climate change: Potential human and biotic vulnerability. *PLoS Biol*, 13(6), e1002167.

Moreno-Martínez, Á., Camps-Valls, G., Kattge, J., Robinson, N., Reichstein, M., van Bodegom, P., ... & Running, S. W. (2018). A methodology to derive global maps of leaf traits using remote sensing and climate data. *Remote sensing of environment*, 218, 69-88.

Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.

Negret, B. E. S. (Ed.). (2016). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Niinemets, U. (1999) Components of leaf dry mass per area - thickness and density- alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist* 144, 35-47.

Niinemets, Ü. (1999). Research review. Components of leaf dry mass per area–thickness and density–alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New phytologist*, 144(1), 35-47.

Oindo, B. O., & Skidmore, A. K. (2002). Interannual variability of NDVI and species richness in Kenya. *International journal of remote sensing*, 23(2), 285-298.

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., ... & Loucks, C. J. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.

Orellana, R., Islebe, G.A., y González-Iturbe, J.A. (2003). Presente, pasado y futuro de los climas de la Península de Yucatán. En *Naturaleza y sociedad en el área maya*, P. Colunga-García Marín, y A. Larqué Saavedra, eds. (Mérida, Yucatán, México: Academia Mexicana de Ciencias, Centro de Investigación Científica de Yucatán.), pp. 37–52.

Pacala, S. W. and D. Tilman . 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist* 143: 222– 257.

PALMER, M. W., D. B. CLARK, AND D. A. CLARK. 2000. Is the number of tree species in small tropical forest plots nonrandom? *Community Ecol.* 1:95–101

Palmer, M.W., Earls, P.G., Hoagland, B.W., White, P.S., y T. Wohlgemuth (2002). Quantitative tools for perfecting species lists. *Environmetrics*, 137: 121-137.

Pennington, R. T., Lewis, G., & Ratter, J. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. 1-29 pp. Neotropical Savannas and the seasonally dry forests. Pennington, RT, G. Lewis, J. Ratter (Eds). Taylor and Francis Group. Boca Raton.

Pennington, T. D., & Sarukhán, J. (2005). Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM. FCE 523p.

Petchey, O. L. (2003). Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, 101(2), 323-330.

Pettorelli, N., Vik J.O, Mysterud A., Gaillard, J., Tucker, C.J. y N.C. Stenseth (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9): 503–510

Pierce, L. L., Running, S. W., & Walker, J. (1994). Regional-scale relationships of leaf area index to specific leaf area and leaf nitrogen content. *Ecological Applications*, 4(2), 313-321.

Pillar, V. D., Duarte, L. D. S., Sosinski, E. E., & Joner, F. (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20(2), 334-348.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New phytologist*, 182(3), 565-588.

Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological conservation*, 143(1), 144-155.

Prabhakara, K., Hively, W. D., & McCarty, G. W. (2015). Evaluating the relationship between biomass, percent groundcover and remote sensing indices across six winter cover crop fields in Maryland, United States. *International journal of applied earth observation and geoinformation*, 39, 88-102.

Preston, K. A., Cornwell, W. K., & DeNoyer, J. L. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist*, 170(4), 807-818.

Presutti, M. (2004). La matriz de co-ocurrencia en la clasificación multiespectral: tutorial para la enseñanza de medidas texturales en cursos de grado universitario. 4ª Jornada de Educação em Sensoriamento Remoto no Âmbito do Mercosul. pp.9.

Ramírez Flores, V.A., L. Aranda Delgado, V. Rico Gray. 2018. La resiliencia del bosque seco tropical: un seguro de vida para su conservación. CONABIO. Biodiversitas, 137:12-16

Reuter, F. (2009). Principios de Teledetección.

REYES-PALOMEQUE, G. (2018). ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA EPIGEA EN BOSQUES TROPICALES SECOS DE LA PENÍNSULA DE YUCATAN COMBINANDO DATOS LIDAR E IMÁGENES MULTIESPECTRALES DE MUY ALTA RESOLUCIÓN (Maestría). Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Rocchini, D., Balkenhol, N., Carter, G. A., Foody, G. M., Gillespie, T. W., He, K. S., ... & Neteler, M. (2010). Remotely sensed spectral heterogeneity as a proxy of species diversity: recent advances and open challenges. *Ecological Informatics*, 5(5), 318-329.

Rodríguez, S. A., Bonilla, L. A., & Morales, J. B. (2001). Comparación de la gravedad específica y características anatómicas de la madera de dos comunidades vegetales en México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*, 72(2), 171-185.

Romero-Arias, M.B. (2016). Evaluación del índice de vegetación de diferencia normalizada para determinar el estado de conservación del bosque de ceja andina sur occidental del Parque Nacional Sangay, parroquia Achupallas, cantón Alausí, provincia de Chimborazo. Tesis de Licenciatura. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo). pp. 74.

Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156-162.

Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México. pp. 432

Sakschewski, B., von Bloh, W., Boit, A., Rammig, A., Kattge, J., Poorter, L., ... & Thonicke, K. (2015). Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 21(7), 2711-2725.

SANAPHRE-VILLANUEVA, L. (2016). VARIACIÓN SUCESIONAL Y ESPACIAL DE CARACTERES Y GRUPOS FUNCIONALES DE PLANTAS LEÑOSAS EN UN BOSQUE TROPICAL SECO (Doctorado). Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., ... & Cuevas-Reyes, P. (2005). Research priorities for Neotropical dry forests 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 477-485.

Santibáñez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S., Zavala-Hurtado, J. A., Martínez Orea, Y., & Hernández Apolinar, M. (2009). La heterogeneidad ambiental en un matorral xerófilo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (85), 71-79.

Saura-Mas, S., & Lloret, F. (2007). Leaf and shoot water content and leaf dry matter content of Mediterranean woody species with different post-fire regenerative strategies. *Annals of botany*, 99(3), 545-554.

Scherer-Lornzen, M. 2005. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. En: Barthlott, W., Linsenmair E., Porembski S. (eds.), *Biodiversity: Structure and Function*. Eolss Publishers, Oxford, Reino Unido.

Schneider, F. D., Morsdorf, F., Schmid, B., Petchey, O. L., Hueni, A., Schimel, D. S., & Schaepman, M. E. (2017). Mapping functional diversity from remotely sensed morphological and physiological forest traits. *Nature communications*, 8(1), 1-12.

Schneider, F. D., Morsdorf, F., Schmid, B., Petchey, O. L., Hueni, A., Schimel, D. S., & Schaepman, M. E. (2017). Mapping functional diversity from remotely sensed morphological and physiological forest traits. *Nature communications*, 8(1), 1-12.

Schumacher, P., Mislisshoeva, B., Brenning, A., Zandler, H., Brandt, M., Samimi, C., & Koellner, T. (2016). Do red edge and texture attributes from high-resolution satellite data improve wood volume estimation in a semi-arid mountainous region?. *Remote Sensing*, 8(7), 540.

Schweiger, A. K., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Hobbie, S. E., Madritch, M. D., Wang, R., ... & Gamon, J. A. (2018). Plant spectral diversity integrates functional and phylogenetic components of biodiversity and predicts ecosystem function. *Nature Ecology & Evolution*, 2(6), 976-982.

Smart, S. M., Glanville, H. C., Blanes, M. D. C., Mercado, L. M., Emmett, B. A., Jones, D. L., ... & Hodgson, J. G. (2017). Leaf dry matter content is better at predicting above-ground net primary production than specific leaf area. *Functional Ecology*, 31(6), 1336-1344.

Sobrino, J. A. (2001). Teledetección. Universitat de Valencia.

Sonkoly, J., Kelemen, A., Valkó, O., Deák, B., Kiss, R., Tóth, K., ... & Török, P. (2019). Both mass ratio effects and community diversity drive biomass production in a grassland experiment. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.

Stewart, A. J. A. (2000). The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, 1-8.

Stuart-Smith, R. D., Bates, A. E., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E., Baker, S. C., Thomson, R. J., ... & Edgar, G. J. (2013). Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501(7468), 539-542.

Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin lii, F. S., Cornelissen, J. H., DIAz, S., Garnier, E., ... & Navas, M. L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14(5), 1125-1140.

Swenson, N. G. (2014). Functional and phylogenetic ecology in R (pp. 64-75). New York: Springer.

Thonicke, K., Billing, M., von Bloh, W., Sakschewski, B., Niinemets, Ü., Peñuelas, J., ... & Walz, A. (2020). Simulating functional diversity of European natural forests along climatic gradients. *Journal of Biogeography*, 47(5), 1069-1085.

Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2–16.

Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77(2), 350-363

Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80(5), 1455-1474..

Torresani, M., Feilhauer, H., Rocchini, D., Féret, J. B., Zebisch, M., & Tonon, G. (2021). Which optical traits enable an estimation of tree species diversity based on the Spectral Variation Hypothesis?. *Applied Vegetation Science*, 24(2), e12586.



Trejo, I., & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological conservation*, 94(2), 133-142.

Tucker, C. J. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote sensing of Environment*, 8(2), 127-150.

Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., & Steininger, M. (2003). Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 18(6), 306-314.

Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Ubera, J. L., & Poorter, H. (2013). Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: an anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany*, 100(10), 1969-1980.

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.

Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512-1522

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, 882–892.

Wang, C., He, J., Zhao, T. H., Cao, Y., Wang, G., Sun, B., ... & Li, M. H. (2019). The smaller the leaf is, the faster the leaf water loses in a temperate forest. *Frontiers in plant science*, 10, 58.

Wang, R., & Gamon, J. A. (2019). Remote sensing of terrestrial plant biodiversity. *Remote Sensing of Environment*, 231, 111218.

Wang, R., J. Gamon, R. Montgomery, P. Townsend, A. Zyguelbaum, K. Bitan, D. Tilman, and J. Cavender-Bares. 2016. Seasonal variation in the NDVI–species richness relationship in a prairie grassland experiment (Cedar Creek). *Remote Sensing* 8(2): 128

Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(5), 261-268.

Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159.

Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New phytologist*, 143(1), 155-162.

Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H., Falster, D. S., Groom, P. K., Hikosaka, K., ... & Westoby, M. (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5), 411-421.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

Wulder, M. (1998). Técnicas de teledetección óptica para la evaluación de inventarios forestales y parámetros biofísicos. *Progreso en geografía física*, 22 (4), 449-476.

WWF. 2004. Global 200 – Blueprint for a living planet. Ecoregion 56: Neotropical Mexican Dry Forest. Disponible en: [http://www.panda.org/about\\_wwf/where\\_we\\_work/ecoregions/global200/pages/regions/region056.htm](http://www.panda.org/about_wwf/where_we_work/ecoregions/global200/pages/regions/region056.htm) (acceso 19/05/2020)

Yang, B., He, Y., & Chen, W. (2020). A simple method for estimation of leaf dry matter content in fresh leaves using leaf scattering albedo. *Global Ecology and Conservation*, 23, e01201.

Yang, Z., Liu, X., Zhou, M., Ai, D., Wang, G., Wang, Y., ... & Lundholm, J. T. (2015). The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific reports*, 5(1), 1-7.

Yebra, M., Chuvieco, E., & Riaño, D. (2008). Estimation of live fuel moisture content from MODIS images for fire risk assessment. *Agricultural and forest meteorology*, 148(4), 523-536.

Zheng, Z., Zeng, Y., Schneider, F. D., Zhao, Y., Zhao, D., Schmid, B., ... & Morsdorf, F. (2021). Mapping functional diversity using individual tree-based morphological and physiological traits in a subtropical forest. *Remote Sensing of Environment*, 252, 112170.

Zvoleff, A. (2020). Package 'glcm'.



## ANEXO I.

Tabla 1. Atributos del contenido de materia seca foliar

Especie	Rasgo funcional	Atributo	Fuente
Acacia cochliacantha	Contenido de materia seca foliar	500	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Acacia gaumeri	Contenido de materia seca foliar	368.4	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Apoplanesia paniculata	Contenido de materia seca foliar	400	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Astronium graveolens	Contenido de materia seca foliar	467.37	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Brosimum alicastrum	Contenido de materia seca foliar	450.2	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Byrsonima crassifolia	Contenido de materia seca foliar	300	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Caesalpinia platyloba	Contenido de materia seca foliar	500	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Carica papaya	Contenido de materia seca foliar	242.8	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Casimiroa tetrameria	Contenido de materia seca foliar	335.9	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Cecropia obtusifolia	Contenido de materia seca foliar	280	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Cecropia peltata	Contenido de materia seca foliar	335.8	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Ceiba pentandra	Contenido de materia seca foliar	402.4	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Chrysophyllum mexicanum	Contenido de materia seca foliar	390	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Cojoba arborea	Contenido de materia seca foliar	400	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Cordia alliodora	Contenido de materia seca foliar	395.05	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Cordia curassavica	Contenido de materia seca foliar	391.7	Letcher <i>et al.</i> , 2015

Croton niveus	Contenido de materia seca foliar	400	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Cupania glabra	Contenido de materia seca foliar	317.6	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Dendropanax arboreus	Contenido de materia seca foliar	323.7	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Gliricidia sepium	Contenido de materia seca foliar	239.9	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Guazuma ulmifolia	Contenido de materia seca foliar	342.4	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Hamelia patens	Contenido de materia seca foliar	205.5	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Krugiodendron ferreum	Contenido de materia seca foliar	400	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Leucaena lanceolata	Contenido de materia seca foliar	500	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Lonchocarpus castilloi	Contenido de materia seca foliar	500	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Luehea seemanii	Contenido de materia seca foliar	462.5	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Margaritaria nobilis	Contenido de materia seca foliar	317	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Nectandra salicifolia	Contenido de materia seca foliar	428.9	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Pachira aquatica	Contenido de materia seca foliar	320	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Pouteria reticulata	Contenido de materia seca foliar	431.3	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Protium copal	Contenido de materia seca foliar	449.6	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Pterocarpus rohrii	Contenido de materia seca foliar	400.2	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Simarouba amara	Contenido de materia seca foliar	401.4	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Spondias mombin	Contenido de materia seca foliar	310.3	Letcher <i>et al.</i> , 2015

Tabebuia guayacan	Contenido de materia seca foliar	366.9	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Tabebuia rosea	Contenido de materia seca foliar	353.7	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Trophis racemosa	Contenido de materia seca foliar	398.2	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Zanthoxylum caribaeum	Contenido de materia seca foliar	181.8	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Zuelania guidonia	Contenido de materia seca foliar	381.45	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Bauhinia divaricata	Contenido de materia seca foliar	430	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bauhinia unguolata	Contenido de materia seca foliar	412.2	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bourreria pulchra	Contenido de materia seca foliar	270	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bunchosia swartziana	Contenido de materia seca foliar	370	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bursera simaruba	Contenido de materia seca foliar	310	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Caesalpinia gaumeri	Contenido de materia seca foliar	470	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Calyptanthus pallens	Contenido de materia seca foliar	370	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Chloroleucon mangense var. leucospermum	Contenido de materia seca foliar	430	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Coccoloba acapulcensis	Contenido de materia seca foliar	360	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Cochlospermum vitifolium	Contenido de materia seca foliar	270	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Croton reflexifolius	Contenido de materia seca foliar	280	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Cydista potosina	Contenido de materia seca foliar	400	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Diospyros anisandra	Contenido de materia seca foliar	410	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016

---

Diospyros salicifolia	Contenido de materia seca foliar	460	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Diospyros tetrasperma	Contenido de materia seca foliar	370	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Erythroxylum rotundifolium	Contenido de materia seca foliar	440	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Eugenia axillaris	Contenido de materia seca foliar	410	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Exostema caribaeum	Contenido de materia seca foliar	350	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Guettarda elliptica	Contenido de materia seca foliar	390	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Gymnopodium floribundum	Contenido de materia seca foliar	400	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Jatropha gaumeri	Contenido de materia seca foliar	240	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Karwinskia humboldtiana	Contenido de materia seca foliar	410	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> 2016
Leucaena leucocephala	Contenido de materia seca foliar	290	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Lonchocarpus guatemalensis	Contenido de materia seca foliar	390	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Lonchocarpus rugosus	Contenido de materia seca foliar	380	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Luehea	Contenido de materia seca foliar	390	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Lysiloma latisiliquum	Contenido de materia seca foliar	450	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Machaonia lindeniana	Contenido de materia seca foliar	330	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Melicoccus oliviformis	Contenido de materia seca foliar	490	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Mimosa bahamensis	Contenido de materia seca foliar	410	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Neea psychotrioides	Contenido de materia seca foliar	370	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> 2016

---

---

Neomillspaughia emarginata	Contenido de materia seca foliar	410	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Piscidia piscipula	Contenido de materia seca foliar	330	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Platymiscium yucatanum	Contenido de materia seca foliar	430	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Psidium sartorianum	Contenido de materia seca foliar	420	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Samyda yucatanensis	Contenido de materia seca foliar	320	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Semialarium mexicanum	Contenido de materia seca foliar	340	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Senna atomaria	Contenido de materia seca foliar	290	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Sideroxylon obtusifolium	Contenido de materia seca foliar	440	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Thouinia paucidentata	Contenido de materia seca foliar	400	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Vitex gaumeri	Contenido de materia seca foliar	360	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Ximenia americana	Contenido de materia seca foliar	440	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Dalbergia glabra	Contenido de materia seca foliar	350	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Pisonia aculeata	Contenido de materia seca foliar	290	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Randia truncata	Contenido de materia seca foliar	380	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Alvaradoa amorphoides	Contenido de materia seca foliar	395.254	TRY_DATABASE
Annona purpurea	Contenido de materia seca foliar	363.93	TRY_DATABASE
Annona reticulata	Contenido de materia seca foliar	307.39	TRY_DATABASE
Casearia corymbosa	Contenido de materia seca foliar	459.86	TRY_DATABASE

---



## ANEXOS

---

<i>Cedrela odorata</i>	Contenido de materia seca foliar	386.57	TRY_DATABASE
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Contenido de materia seca foliar	369.03	TRY_DATABASE
<i>Erythrina standleyana</i>	Contenido de materia seca foliar	267.85	TRY_DATABASE
<i>Ficus trigonata</i>	Contenido de materia seca foliar	327.04	TRY_DATABASE
<i>Lysiloma divaricatum</i>	Contenido de materia seca foliar	527.28	TRY_DATABASE
<i>Pithecellobium dulce</i>	Contenido de materia seca foliar	425.23	TRY_DATABASE
<i>Pouteria campechiana</i>	Contenido de materia seca foliar	450	TRY_DATABASE
<i>Pouteria sapota</i>	Contenido de materia seca foliar	232.14	TRY_DATABASE
<i>Rehdera trinervis</i>	Contenido de materia seca foliar	381.72	TRY_DATABASE
<i>Rourea glabra</i>	Contenido de materia seca foliar	383.338	TRY_DATABASE
<i>Sambucus nigra</i>	Contenido de materia seca foliar	246.165	TRY_DATABASE
<i>Sapindus saponaria</i>	Contenido de materia seca foliar	391.43	TRY_DATABASE
<i>Schoepfia schreberi</i>	Contenido de materia seca foliar	447.32	TRY_DATABASE
<i>Spondias purpurea</i>	Contenido de materia seca foliar	325.74	TRY_DATABASE
<i>Swietenia macrophylla</i>	Contenido de materia seca foliar	455.151	TRY_DATABASE
<i>Trichilia glabra</i>	Contenido de materia seca foliar	357.43	TRY_DATABASE

Tabla 2. Atributos del área foliar específica

Especie	Rasgo funcional	Atributo	Fuente
Acacia cochliacantha	Área foliar específica	187.8	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Acacia farnesiana	Área foliar específica	122.7	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Acacia gaumeri	Área foliar específica	214.33	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Albizia niopoides	Área foliar específica	2.5	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Apoplanesia paniculata	Área foliar específica	172.3	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Astronium graveolens	Área foliar específica	114.633333	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Brosimum alicastrum	Área foliar específica	133.2	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Byrsonima crassifolia	Área foliar específica	140.7	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Caesalpinia mollis	Área foliar específica	160.52	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Caesalpinia platyloba	Área foliar específica	87.6	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Carica papaya	Área foliar específica	173.6	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Casearia corymbosa	Área foliar específica	144.9	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Casimiroa tetrameria	Área foliar específica	119.17	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Cecropia obtusifolia	Área foliar específica	110.5	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Cecropia peltata	Área foliar específica	127.804265	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Ceiba pentandra	Área foliar específica	94.1	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Chrysophyllum mexicanum	Área foliar específica	99.6	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Cojoba arborea	Área foliar específica	146.9	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Cordia alliodora	Área foliar específica	114.3	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Cordia curassavica	Área foliar específica	164.08798	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Cordia gerascanthus	Área foliar específica	125.2	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Croton niveus	Área foliar específica	123.3	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Cupania glabra	Área foliar específica	174.8	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Dendropanax arboreus	Área foliar específica	108.8	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Esenbeckia pentaphylla	Área foliar específica	116.623333	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Gliricidia sepium	Área foliar específica	202.3	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Guazuma ulmifolia	Área foliar específica	104.3	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Haematoxylum brasiletto	Área foliar específica	172.2	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Hamelia patens	Área foliar específica	277.1	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Ipomoea wolcottiana	Área foliar específica	283.6	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Krugiodendron ferreum	Área foliar específica	134.7	Letcher <i>et al.</i> ,2015
Leucaena lanceolata	Área foliar específica	89.8	Letcher <i>et al.</i> ,2015

Lonchocarpus castilloi	Área foliar específica	243.7	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Luehea	Área foliar específica	152.29	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Luehea seemannii	Área foliar específica	243.7	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Lysiloma divaricatum	Área foliar específica	133.5	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Margaritaria nobilis	Área foliar específica	154.6	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Nectandra salicifolia	Área foliar específica	161.5	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Pachira aquatica	Área foliar específica	109.8	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Pouteria reticulata	Área foliar específica	114.2	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Protium copal	Área foliar específica	172.6	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Pterocarpus rohrii	Área foliar específica	88.1525	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Simarouba amara	Área foliar específica	72.3	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Spondias mombin	Área foliar específica	107.1	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Tabebuia Guayacan	Área foliar específica	130.8	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Tabebuia rosea	Área foliar específica	90.9	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Trophis racemosa	Área foliar específica	122.4	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Zanthoxylum caribaeum	Área foliar específica	136.9	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Zanthoxylum fagara	Área foliar específica	93.8	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Zuelania guidonia	Área foliar específica	99.1	Letcher <i>et al.</i> , 2015
Acacia pennatula	Área foliar específica	125.56	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bauhinia divaricata	Área foliar específica	136.84	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bauhinia unguolata	Área foliar específica	165.55	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bourreria pulchra	Área foliar específica	120.21	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bunchosia swartziana	Área foliar específica	111.94	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bursera simaruba	Área foliar específica	116.58	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Caesalpinia gaumeri	Área foliar específica	110.54	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Calypttranthes pallens	Área foliar específica	99.91	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Chloroleucon mangense var. leucospermum	Área foliar específica	128.52	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016

---

Coccoloba acapulcensis	Área foliar específica	158.73	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Cochlospermum vitifolium	Área foliar específica	147.9	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Croton reflexifolius	Área foliar específica	143.98	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Cydista potosina	Área foliar específica	135.47	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Diospyros anisandra	Área foliar específica	134.05	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Diospyros salicifolia	Área foliar específica	70.92	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Diospyros tetrasperma	Área foliar específica	114.45	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Erythroxylum rotundifolium	Área foliar específica	142.3	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Eugenia axillaris	Área foliar específica	107.96	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Exostema caribaeum	Área foliar específica	130.21	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Guettarda elliptica	Área foliar específica	134.18	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Gymnopodium floribundum	Área foliar específica	131.69	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Heliocarpus donnellsmithii	Área foliar específica	219.28	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Jatropha gaumeri	Área foliar específica	150.63	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Karwinskia humboldtiana	Área foliar específica	140.71	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Leucaena leucocephala	Área foliar específica	209.65	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Lonchocarpus guatemalensis	Área foliar específica	140.94	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Lonchocarpus rugosus	Área foliar específica	108.51	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016

---

---

Lysiloma latisiliquum	Área foliar específica	93.21	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Machaonia lindeniana	Área foliar específica	188.88	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Melicoccus oliviformis	Área foliar específica	96.26	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Mimosa bahamensis	Área foliar específica	137.34	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Neea psychotrioides	Área foliar específica	103.39	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Neomillspaughia emarginata	Área foliar específica	117.31	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Piscidia piscipula	Área foliar específica	88.23	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Platymiscium yucatanum	Área foliar específica	112.96	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Psidium sartorianum	Área foliar específica	109.8	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Samyda yucatanensis	Área foliar específica	194.7	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Semialarium mexicanum	Área foliar específica	81.34	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Senna atomaria	Área foliar específica	131.09	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Sideroxylon obtusifolium	Área foliar específica	71.32	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Thouinia paucidentata	Área foliar específica	137.67	SANAPHRE- VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Vitex gaumeri	Área foliar específica	105.12	SANAPHRE-
Alvaradoa amorphoides	Área foliar específica	133.73	TRY_DATABASE
Annona purpurea	Área foliar específica	163.45	TRY_DATABASE
Annona reticulata	Área foliar específica	134.17	TRY_DATABASE
Cedrela odorata	Área foliar específica	101.36	TRY_DATABASE
Croton draco	Área foliar específica	167.47	TRY_DATABASE
Enterolobium cyclocarpum	Área foliar específica	145.50	TRY_DATABASE
Ficus trigonata	Área foliar específica	112.55	TRY_DATABASE

---

Pithecellobium dulce	Área foliar específica	102.66	TRY_DATABASE
Rehdera trinervis	Área foliar específica	74.86	TRY_DATABASE
Schoepfia schreberi	Área foliar específica	63.65	TRY_DATABASE
Spondias purpurea	Área foliar específica	116.12	TRY_DATABASE
Trichilia glabra	Área foliar específica	160.21	TRY_DATABASE
Ximenia americana	Área foliar específica	23.73	TRY_DATABASE

**Tabla 3. Atributos del área foliar**

<b>Especie</b>	<b>Rasgo funcional</b>	<b>Atributo</b>	<b>Fuente</b>
Acacia gaumeri	Área foliar	66.11	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Acacia pennatula	Área foliar	62.75	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bauhinia divaricata	Área foliar	45.77	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bauhinia unguolata	Área foliar	33.52	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bourreria pulchra	Área foliar	79.92	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Bursera simaruba	Área foliar	147.08	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Caesalpinia gaumeri	Área foliar	78.82	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Calyptanthus pallens	Área foliar	17.35	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Chloroleucon mangense var. leucospermum	Área foliar	34.09	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Coccoloba acapulcensis	Área foliar	38.34	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Cochlospermum vitifolium	Área foliar	199.55	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Croton reflexifolius	Área foliar	63.29	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016

---

Cydista potosina	Área foliar	66.61	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Diospyros anisandra	Área foliar	8.04	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Diospyros salicifolia	Área foliar	14.84	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Diospyros tetrasperma	Área foliar	18.38	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Erythroxylum rotundifolium	Área foliar	2.79	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Eugenia axillaris	Área foliar	9.34	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Exostema caribaeum	Área foliar	14.9	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Guettarda elliptica	Área foliar	12.84	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Gymnopodium floribundum	Área foliar	12.75	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Heliocarpus donnellsmithii	Área foliar	57.95	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Jatropha gaumeri	Área foliar	83.98	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Karwinskia humboldtiana	Área foliar	10.56	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Leucaena leucocephala	Área foliar	161.44	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Lonchocarpus guatemalensis	Área foliar	46.45	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Lonchocarpus rugosus	Área foliar	125.24	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Lysiloma latisiliquum	Área foliar	102.56	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Machaonia lindeniana	Área foliar	6.61	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Melicoccus oliviformis	Área foliar	70.66	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016

---

Mimosa bahamensis	Área foliar	14.21	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Neea psychotrioides	Área foliar	20.14	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Neomillspaughia emarginata	Área foliar	62.91	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Piscidia piscipula	Área foliar	162.36	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Platymiscium yucatanum	Área foliar	58.75	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Psidium sartorianum	Área foliar	9.46	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Semialarium mexicanum	Área foliar	50.85	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Senna atomaria	Área foliar	119.5	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Sideroxylon obtusifolium	Área foliar	13.83	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Thouinia paucidentata	Área foliar	24.68	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Vitex gaumeri	Área foliar	163.23	SANAPHRE-VILLANUEVA <i>et al.</i> , 2016
Astronium graveolens	Área foliar	20.13	TRY_DATABASE
Brosimum alicastrum	Área foliar	30.09	TRY_DATABASE
Ceiba pentandra	Área foliar	106.20	TRY_DATABASE
Cordia alliodora	Área foliar	45.47	TRY_DATABASE
Dendropanax arboreus	Área foliar	69.82	TRY_DATABASE
Ficus trigonata	Área foliar	103.03	TRY_DATABASE
Guazuma ulmifolia	Área foliar	32.77	TRY_DATABASE
Pouteria campechiana	Área foliar	235.44	TRY_DATABASE
Pterocarpus rohrii	Área foliar	34.23	TRY_DATABASE
Sambucus canadensis	Área foliar	216.53	TRY_DATABASE
Sambucus nigra	Área foliar	54.80	TRY_DATABASE
Sapindus saponaria	Área foliar	35.21	TRY_DATABASE
Simarouba amara	Área foliar	22.85	TRY_DATABASE
Spondias mombin	Área foliar	42.38	TRY_DATABASE
Swietenia macrophylla	Área foliar	35.21	TRY_DATABASE



Tabebuia rosea	Área foliar	91.12	TRY_DATABASE
Ximenia americana	Área foliar	113.77	TRY_DATABASE
Zuelania guidonia	Área foliar	107.15	TRY_DATABASE

**Tabla 4. Atributos de la densidad de la madera (Tomado de Hernández-Stefanoni *et al.*, 2020)**

Specie	Rasgo funcional	Atributo	Fuente
Acacia angustissima	Densidad de la madera	0.85	Chave <i>et al.</i> , 2003
Acacia cochliacantha	Densidad de la madera	0.94	Barajas-Morales, 1987
Acacia gaumeri	Densidad de la madera	0.9	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Acacia glomerosa	Densidad de la madera	0.47	Erdoisa y Castillo-Morales, 1992
Acacia hindsii	Densidad de la madera	0.78	Barajas-Morales, 1987
Acacia pennatula	Densidad de la madera	1.06	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Adelia oaxacana	Densidad de la madera	0.87	Barajas-Morales, 1987
Albizia tomentosa	Densidad de la madera	0.45	Hidayat y Simpson, 1994
Aleis yucatanensis	Densidad de la madera	0.6	Chave <i>et al.</i> , 2003
Alvaradoa amorphoides	Densidad de la madera	0.54	Reyes-Garcia <i>et al.</i> , 2012
Amphilophium paniculatum var. molle	Densidad de la madera	0.58	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Amphilophium paniculatum var. Paniculatum	Densidad de la madera	0.58	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Apoplanesia paniculata	Densidad de la madera	0.7	Reyes-Garcia <i>et al.</i> , 2012

---

<i>Astronium graveolens</i>	Densidad de la madera	0.87	Guzman et al., 2012
<i>Bauhinia divaricata</i>	Densidad de la madera	0.75	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Bauhinia unguolata</i>	Densidad de la madera	0.94	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Bourreria pulchra</i>	Densidad de la madera	0.78	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Brosimum alicastrum</i>	Densidad de la madera	0.75	Guzman et al., 2012
<i>Bucida buceras</i>	Densidad de la madera	0.93	FAO, 1995
<i>Bunchosia swartziana</i>	Densidad de la madera	0.58	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Bursera instabilis</i>	Densidad de la madera	0.24	Barajas-Morales, 1987
<i>Bursera simaruba</i>	Densidad de la madera	0.36	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Densidad de la madera	0.63	Tamarit-Urias, 1992
<i>Byrsonima spp.</i>	Densidad de la madera	0.64	FAO, 1995
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	Densidad de la madera	0.9	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Caesalpinia platyloba</i>	Densidad de la madera	0.94	Tamarit-Urias, 1992
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	Densidad de la madera	0.84	Barajas-Morales, 1987
<i>Caesalpinia spp.</i>	Densidad de la madera	1.05	FAO, 1995
<i>Calyptanthus pallens</i>	Densidad de la madera	0.86	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Capparis verrucosa</i>	Densidad de la madera	0.86	Barajas-Morales, 1987
<i>Casearia corymbosa</i>	Densidad de la madera	0.67	Barajas-Morales, 1987

---

---

Casearia emarginata	Densidad de la madera	0.62	Reyes et al. [10]
Cecropia obtusifolia	Densidad de la madera	0.31	Erdoisa y Castillo-Morales, 1992
Cecropia peltata	Densidad de la madera	0.3	FAO, 1995
Cedrela odorata	Densidad de la madera	0.45	FAO, 1995
Ceiba aesculifolia	Densidad de la madera	0.48	Barajas-Morales, 1987
Ceiba pentandra	Densidad de la madera	0.27	Guzman et al., 2012
Ceiba schotti	Densidad de la madera	0.48	Reyes-Garcia et al., 2012
Cesalpineia gaumeri	Densidad de la madera	0.74	Reyes-Garcia et al., 2012
Chloroleucon mangense	Densidad de la madera	0.59	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Chlorophora tinctoria	Densidad de la madera	0.96	Barajas-Morales, 1987
Cnidoscolus aconitifolius	Densidad de la madera	0.29	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Coccoloba acapulcensis	Densidad de la madera	0.65	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Coccoloba barbadensis	Densidad de la madera	0.71	Barajas-Morales, 1987
Coccoloba diversifolia	Densidad de la madera	0.8	Chave <i>et al.</i> , 2003
Coccoloba spicata	Densidad de la madera	0.86	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Cochlospermum vitifolium	Densidad de la madera	0.23	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Cojoba arborea	Densidad de la madera	0.8	Guzman et al., 2012
Colubrina elliptica	Densidad de la madera	0.8	Chave <i>et al.</i> , 2003

---

---

<i>Cordia alliodora</i>	Densidad de la madera	0.53	Guzman et al., 2012
<i>Cordia dodecandra</i>	Densidad de la madera	0.96	Guzman et al., 2012
<i>Cordia gerascanthus</i>	Densidad de la madera	0.75	Chave <i>et al.</i> , 2003
<i>Croton glabellus</i>	Densidad de la madera	1	Tamarit-Urias, 1992
<i>Croton nitens</i>	Densidad de la madera	0.53	Barajas-Morales, 1987
<i>Croton reflexifolius</i>	Densidad de la madera	1.09	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Cydista diversifolia</i>	Densidad de la madera	0.51	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Cydista potosina</i>	Densidad de la madera	0.51	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Dalbergia glabra</i>	Densidad de la madera	0.47	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Dendropanax arboreus</i>	Densidad de la madera	0.53	Guzman et al., 2012
<i>Diospyros anisandra</i>	Densidad de la madera	0.94	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Diospyros cuneata</i>	Densidad de la madera	0.82	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Diospyros tetrasperma</i>	Densidad de la madera	0.82	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Diospyros yucatanensis</i> ssp <i>spectabilis</i>	Densidad de la madera	0.78	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Diospyros yucatanensis</i> ssp <i>yucatanensis</i>	Densidad de la madera	0.9	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Drypetes lateriflora</i>	Densidad de la madera	0.72	Fuentes-Salinas, 2008
<i>Ebenopsis ebano</i>	Densidad de la madera	1.06	Zizumbo-Cortes, 1998

---

---

Enterolobium cyclocarpum	Densidad de la madera	0.45	Guzman et al., 2012
Erythrina sp.	Densidad de la madera	0.23	FAO, 1995
Erythroxylum rotundifolium	Densidad de la madera	0.9	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Eugenia axillaris	Densidad de la madera	0.77	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Eugenia buxifolia	Densidad de la madera	0.91	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Exostema caribaeum	Densidad de la madera	0.88	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Ficus cotinifolia	Densidad de la madera	0.4	Barajas-Morales, 1987
Ficus sp.	Densidad de la madera	0.32	FAO, 1995
Gliricidia sepium	Densidad de la madera	0.64	Barajas-Morales, 1987
Guazuma ulmifolia	Densidad de la madera	0.5	FAO, 1995
Guettarda elliptica	Densidad de la madera	0.83	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Guettarda gaumeri	Densidad de la madera	0.74	Yam-Uicab, 2012
Gymnanthes lucida	Densidad de la madera	1.1	Chave <i>et al.</i> , 2003
Gymnopodium floribundum	Densidad de la madera	0.79	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Gyrocarpus americanus	Densidad de la madera	0.32	Hidayat y Simpson, 1994
Haematoxylon brasiletto	Densidad de la madera	1.1	Jimenez-Ferrer et al., 2008
Havardia albicans	Densidad de la madera	0.74	Yam-Uicab, 2012
Heliocarpus donnell- smithii	Densidad de la madera	0.16	Chave <i>et al.</i> , 2003

---

---

Heteropterys brachiata	Densidad de la madera	0.542	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Hippocratea excelsa	Densidad de la madera	0.74	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Inga vera	Densidad de la madera	0.59	FAO, 1995
Ipomoea wolcottiana	Densidad de la madera	0.57	Barajas-Morales, 1987
Jacaratia mexicana	Densidad de la madera	0.16	Barajas-Morales, 1987
Jacquinia macrocarpa	Densidad de la madera	0.61	Reyes-Garcia et al., 2012
Jatropha gaumeri	Densidad de la madera	0.43	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Karwinskia humboldtiana	Densidad de la madera	0.86	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Krugiodendron ferreum	Densidad de la madera	0.91	Correa-Mendez, 2006
Lachmellea speciosa	Densidad de la madera	0.73	FAO, 1995
Laetia thamnia	Densidad de la madera	0.66	Chave <i>et al.</i> , 2003
Leucaena lanceolata	Densidad de la madera	0.94	Barajas-Morales, 1987
Leucaena leucocephala	Densidad de la madera	0.76	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Lonchocarpus castilloi	Densidad de la madera	0.83	Guzman et al., 2012
Lonchocarpus hondurensis	Densidad de la madera	0.83	Chave <i>et al.</i> , 2003
Lonchocarpus parviflorus	Densidad de la madera	0.89	Barajas-Morales, 1987
Lonchocarpus rugosus	Densidad de la madera	0.95	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Lonchocarpus sp.	Densidad de la madera	0.69	Reyes et al. [10]

---

---

<i>Lonchocarpus xuul</i>	Densidad de la madera	0.82	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Luehea candida</i>	Densidad de la madera	0.91	Barajas-Morales, 1987
<i>Luehea speciosa</i>	Densidad de la madera	0.72	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Lysiloma divaricatum</i>	Densidad de la madera	0.73	Correa-Mendez, 2006
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	Densidad de la madera	0.55	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Machaonia lindeniana</i>	Densidad de la madera	0.99	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Maclura tinctoria</i>	Densidad de la madera	0.71	Echenique-Manrique, 1982
<i>Malpighia glabra</i>	Densidad de la madera	0.91	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Manilkara zapota</i>	Densidad de la madera	0.88	Hidayat y Simpson, 1994
<i>Mansoa verrucifera</i>	Densidad de la madera	0.5	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Melicoccus oliviformis</i>	Densidad de la madera	0.71	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Metopium brownei</i>	Densidad de la madera	0.8	Tamarit-Urias, 1992
<i>Mimosa bahamensis</i>	Densidad de la madera	0.91	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Nectandra coriacea</i>	Densidad de la madera	0.51	FAO, 1995
<i>Nectandra salicifolia</i>	Densidad de la madera	0.46	Barajas-Morales, 1987
<i>Neea psychotrioides</i>	Densidad de la madera	0.71	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Neomillspaughia emarginata</i>	Densidad de la madera	0.8	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Pachira aquatica</i>	Densidad de la madera	0.5	Sanaphre-Villanueva et al., 2016

---

---

Parathesis cubana	Densidad de la madera	0.62	Chave <i>et al.</i> , 2003
Phyllostylon brasilense	Densidad de la madera	0.72	Reyes-Garcia <i>et al.</i> , 2012
Pimenta dioica	Densidad de la madera	0.96	Barajas-Morales, 1987
Piscidia piscipula	Densidad de la madera	0.78	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Pisonia aculeata	Densidad de la madera	0.43	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Pithecellobium dulce	Densidad de la madera	0.72	Reyes-Garcia <i>et al.</i> , 2012
Platymiscium spp.	Densidad de la madera	0.71	FAO, 1995
Platymiscium yucatanum	Densidad de la madera	0.9	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Pouteria aff. Campechiana	Densidad de la madera	0.75	Sotomayor-Castellanos, 2008
Pouteria sapota	Densidad de la madera	0.81	Barajas-Morales, 1987
Protium copal	Densidad de la madera	0.59	Sotomayor-Castellanos, 2008
Pseudobombax ellipticum	Densidad de la madera	0.44	Torelli, 1982
Psidium sartorianum	Densidad de la madera	0.85	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Pterocarpus rohrii	Densidad de la madera	0.41	FAO, 1995
Randia longiloba	Densidad de la madera	0.74	Yam-Uicab, 2012
Randia obcordata	Densidad de la madera	0.7	Reyes <i>et al.</i> [10]
Samyda yucatanensis	Densidad de la madera	0.72	Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> , 2016
Sapindus saponaria	Densidad de la madera	0.66	Correa-Mendez, 2006

---



<i>Sapium lateriflorum</i>	Densidad de la mader	0.5	Tamarit-Urias, 1992
<i>Sapium laurocerasus</i>	Densidad de la mader	0.38	FAO, 1995
<i>Semialarium mexicanum</i>	Densidad de la mader	0.74	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Senna atomaria</i>	Densidad de la mader	0.7	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Senna racemosa</i>	Densidad de la mader	0.68	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Sideroxylon</i> sp.	Densidad de la mader	0.62	Reyes-Garcia et al., 2012
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Densidad de la mader	1.07	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Simarouba amara</i>	Densidad de la mader	0.43	Guzman et al., 2012
<i>Simarouba glauca</i>	Densidad de la mader	0.46	Torelli, 1982
<i>Spondias mombin</i>	Densidad de la mader	0.4	Guzman et al., 2012
<i>Spondias purpurea</i>	Densidad de la mader	0.31	Barajas-Morales, 1987
<i>Spondias radlkoferi</i>	Densidad de la mader	0.56	Barajas-Morales, 1987
<i>Swartzia cubensis</i>	Densidad de la mader	1.12	Guzman et al., 2012
<i>Swartzia guatemalensis</i>	Densidad de la mader	0.89	Barajas-Morales, 1987
<i>Swietenia macrophylla</i>	Densidad de la mader	0.42	Torelli, 1982
<i>Tabebuia chrysantha</i>	Densidad de la mader	0.75	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
<i>Tabebuia guayacan</i>	Densidad de la mader	0.82	FAO, 1995
<i>Tabebuia rosea</i>	Densidad de la mader	0.6	Guzman et al., 2012

---

Tabernaemontana alba	Densidad de la madera	0.45	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Talisia floressi	Densidad de la madera	0.84	Reyes <i>et al.</i>
Talisia olivaeformis	Densidad de la madera	0.71	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Thouinia paucidentata	Densidad de la madera	0.94	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Trema micrantha	Densidad de la madera	0.35	Chave <i>et al.</i> , 2003
Trichilia glabra	Densidad de la madera	0.74	Yam-Uicab, 2012
Trichilia hirta	Densidad de la madera	0.55	Chave <i>et al.</i> , 2003
Trichilia martiana	Densidad de la madera	0.47	Barajas-Morales, 1987
Trichilia moschata	Densidad de la madera	0.88	Barajas-Morales, 1987
Trichilia pallida	Densidad de la madera	0.69	Barajas-Morales, 1987
Trichilia propingua	Densidad de la madera	0.58	FAO, 1995
Trophis racemosa	Densidad de la madera	0.78	Barajas-Morales, 1987
Vitex gaumeri	Densidad de la madera	0.65	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Ximenia americana	Densidad de la madera	0.66	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Zanthoxylum caribaeum	Densidad de la madera	0.97	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Zanthoxylum fagara	Densidad de la madera	0.65	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Zapoteca formosa	Densidad de la madera	0.67	Sanaphre-Villanueva et al., 2016
Zuelania guidonia	Densidad de la madera	0.61	Torelli, 1982

---

**Anexo II.****Variables predictoras****Tabla 1. Índices de vegetación, bandas espectrales y el modelo digital de elevación**

<b>Conglomerado</b>	<b>B2</b>	<b>B3</b>	<b>B4</b>	<b>B8</b>	<b>NDVI</b>	<b>SAVI</b>	<b>MDE</b>
56919	178.79	359.46	201.49	3074.95	0.88	1.25	22.23
56920	185.85	369.21	205.71	2994.32	0.87	1.24	22.70
56921	186.69	357.96	203.75	2980.36	0.87	1.24	22.75
56922	184.54	343.34	200.84	2864.63	0.87	1.24	18.30
56923	176.69	347.50	202.83	2923.08	0.87	1.24	17.50
56924	174.18	334.50	200.02	2830.12	0.87	1.24	17.12
56925	162.15	341.60	194.41	2893.14	0.87	1.25	5.91
57169	181.61	333.94	192.13	2861.88	0.87	1.25	31.30
57170	187.52	365.14	199.68	3082.90	0.88	1.25	28.77
57171	195.46	387.01	209.04	3230.66	0.88	1.25	10.44
57172	176.36	354.87	193.64	3098.60	0.88	1.26	22.58
57173	175.00	346.70	191.56	2952.63	0.88	1.25	26.52
57174	182.02	346.64	194.22	2877.59	0.87	1.25	27.52
57175	177.45	330.89	188.56	2900.78	0.88	1.25	25.05
57176	184.71	336.52	194.72	2986.26	0.88	1.25	19.12
57177	172.37	331.78	186.50	2938.40	0.88	1.26	19.89
57179	136.64	315.79	166.50	2997.35	0.89	1.28	-2.94
57420	171.76	331.70	182.51	2887.44	0.88	1.26	25.52
57421	216.72	398.36	230.72	2792.74	0.85	1.21	6.85
57422	189.80	365.03	206.51	2859.06	0.87	1.24	4.43
57423	164.86	337.40	180.11	3047.84	0.89	1.27	27.46
57424	169.20	336.70	185.96	2976.57	0.88	1.26	23.95
57425	170.24	343.45	190.99	3020.22	0.88	1.26	24.62
57426	172.84	319.49	180.22	2687.25	0.87	1.25	27.83
57427	173.96	337.20	190.10	3089.25	0.88	1.26	23.95
57428	168.36	325.68	185.33	2914.44	0.88	1.26	20.85
57429	173.82	372.02	195.41	3119.13	0.88	1.26	10.05
57431	156.32	344.92	190.35	3020.12	0.88	1.26	5.36
57671	167.55	352.18	185.06	3041.19	0.89	1.26	18.99
57672	179.80	337.92	180.97	2913.72	0.88	1.26	25.33
57673	178.30	355.46	185.82	3055.83	0.89	1.26	17.29

---

57674	177.33	363.29	194.43	3152.10	0.88	1.26	26.83
57675	158.98	328.53	178.38	2936.18	0.88	1.26	29.00
57676	161.54	336.35	183.78	2946.63	0.88	1.26	29.66
57677	164.42	322.45	176.25	2875.40	0.88	1.26	26.20
57678	165.12	314.91	178.42	2891.99	0.88	1.26	22.36
57679	165.77	321.57	178.00	2902.97	0.88	1.26	20.32
57680	170.24	332.73	192.23	2849.69	0.87	1.25	15.48
57681	153.54	314.92	175.41	2754.16	0.88	1.26	15.39
57682	139.18	314.98	171.55	2894.79	0.89	1.27	9.25
57923	183.79	358.70	205.17	2919.94	0.87	1.24	23.85
57926	163.60	337.90	178.62	3129.65	0.89	1.27	15.56
57927	165.28	334.86	183.78	3012.36	0.88	1.26	28.12
57929	195.67	393.58	224.54	2959.51	0.86	1.23	15.17
57930	152.96	309.14	167.88	2856.52	0.89	1.27	24.02
57931	150.91	308.77	164.65	2923.99	0.89	1.28	23.76
57932	167.64	337.64	184.89	2882.86	0.88	1.26	22.77
57933	155.55	319.46	170.91	2883.09	0.89	1.27	16.64
57934	141.30	318.41	174.72	2926.49	0.89	1.27	7.07
58178	165.21	347.48	178.74	2882.40	0.88	1.26	24.38
58179	161.17	336.43	175.69	3000.79	0.89	1.27	27.24
58180	151.02	318.67	173.09	3013.63	0.89	1.27	27.44
58182	159.17	315.38	169.90	2910.39	0.89	1.27	26.84
58183	158.94	329.47	170.13	3020.98	0.89	1.28	24.56
58184	157.20	325.64	176.18	2831.37	0.88	1.26	26.48
58185	170.05	339.48	185.64	2910.18	0.88	1.26	23.15
58186	154.83	327.54	173.53	2934.47	0.89	1.27	17.85
58187	171.28	375.32	236.69	2660.80	0.83	1.19	-2.13
58428	174.63	384.10	187.46	3572.72	0.90	1.29	13.67
58429	163.14	351.08	171.75	3042.71	0.89	1.27	34.35
58431	153.63	327.97	175.72	2838.65	0.88	1.26	29.56
58432	159.67	330.60	186.01	2861.92	0.88	1.25	30.47
58433	159.80	333.16	175.14	2932.86	0.89	1.27	29.42
58434	147.21	305.59	156.95	2887.75	0.90	1.28	25.64
58435	146.72	306.51	159.53	2831.53	0.89	1.28	28.54
58436	157.38	323.12	174.89	2855.58	0.88	1.26	26.01
58437	171.13	333.60	192.37	2848.46	0.87	1.25	24.86
58438	160.61	312.39	182.12	2646.00	0.87	1.24	14.16

---

58439	143.21	322.56	171.07	2946.74	0.89	1.27	14.24
58681	184.80	405.84	205.39	3411.16	0.89	1.27	19.63
58683	161.60	333.37	176.03	3003.67	0.89	1.27	30.06
58684	149.19	320.02	172.84	2869.75	0.89	1.27	24.01
58685	154.15	336.16	165.47	2958.39	0.89	1.28	26.23
58686	154.69	312.26	168.46	2779.39	0.89	1.26	29.09
58687	148.68	319.32	165.16	2983.55	0.89	1.28	25.52
58688	145.37	307.67	154.21	2849.91	0.90	1.28	27.92
58689	160.21	317.11	173.23	2931.83	0.89	1.27	21.08
58690	155.93	360.77	181.60	3114.81	0.89	1.27	11.67
58691	149.46	322.49	182.87	2842.40	0.88	1.25	7.42
58938	154.20	332.27	163.83	3050.70	0.90	1.28	29.01
58939	163.90	321.48	180.58	2927.45	0.88	1.26	18.25
58940	157.12	332.62	166.70	3014.00	0.90	1.28	26.58
58941	155.37	322.96	171.98	2873.13	0.89	1.27	20.72
58943	156.38	353.43	178.79	3080.39	0.89	1.27	15.93
59187	164.16	361.05	180.26	3070.61	0.89	1.27	25.53
59188	169.59	363.74	187.33	3345.56	0.89	1.28	22.46
59190	147.31	307.85	160.87	2838.80	0.89	1.27	32.46
59191	143.31	314.41	152.58	2893.04	0.90	1.28	29.17
59192	141.30	289.62	156.24	2798.01	0.89	1.28	27.51
59194	172.26	346.51	186.80	3163.49	0.89	1.27	16.81
59196	153.04	327.40	179.28	2728.93	0.88	1.25	11.91
59197	158.22	332.37	188.44	2914.07	0.88	1.25	9.69
59440	145.16	306.19	154.38	2851.70	0.90	1.28	33.18
59442	216.53	460.08	287.55	3149.45	0.83	1.19	29.24
59444	150.21	328.18	159.57	3040.95	0.90	1.29	29.44
59445	147.48	353.89	167.21	3142.10	0.90	1.28	10.16
59446	145.61	320.82	156.98	2984.41	0.90	1.28	23.39
59447	166.06	380.22	189.33	3153.95	0.89	1.27	19.70
59448	167.79	399.19	190.90	3230.21	0.89	1.27	15.19
59449	444.81	779.66	792.87	2622.24	0.54	0.76	7.48
59450	157.54	354.04	182.21	3081.02	0.89	1.27	1.09
59451	163.34	337.46	194.89	2838.91	0.87	1.24	7.50
59694	190.60	403.29	226.24	2808.57	0.85	1.21	20.33
59697	168.94	355.17	212.67	2954.34	0.86	1.22	26.01
59698	141.98	318.57	156.64	3075.34	0.90	1.29	26.56

---

59945	160.25	355.21	173.92	3487.58	0.90	1.29	24.56
59947	154.11	344.33	179.86	3104.10	0.89	1.27	24.34
54210	544.15	486.21	2089.49	0.63	0.89	368.85	84.57
54211	498.68	448.84	2276.79	0.67	0.96	384.96	67.36
54212	509.54	472.54	2240.45	0.65	0.93	386.25	64.47
54213	487.35	420.10	2294.02	0.69	0.98	377.92	70.53
54214	493.75	454.65	2343.27	0.67	0.96	365.16	69.17
54215	455.23	428.88	2200.29	0.67	0.96	377.18	68.53
54217	399.52	343.50	2056.05	0.71	1.02	364.63	91.86
54220	374.90	244.59	2831.20	0.84	1.20	402.35	92.32
54443	562.86	526.71	2448.23	0.65	0.92	399.89	92.76
54444	536.68	598.16	1981.83	0.54	0.77	349.30	72.24
54445	526.73	597.62	2086.79	0.55	0.79	400.16	72.84
54446	436.84	325.80	2556.24	0.77	1.10	385.17	87.55
54447	423.78	345.39	2059.31	0.71	1.02	395.14	117.66
54448	490.32	461.89	2110.28	0.65	0.92	375.66	109.94
54450	460.61	419.42	2088.12	0.66	0.95	425.38	108.97
54451	485.29	452.59	2373.91	0.68	0.97	364.84	119.61
54452	383.63	288.26	2436.41	0.79	1.13	375.20	134.34
54453	451.50	377.54	2534.83	0.74	1.06	396.94	110.96
54679	488.24	363.89	2832.21	0.77	1.10	394.40	103.67
54680	467.70	362.01	2500.49	0.75	1.07	354.53	105.41
54681	486.33	406.39	2494.89	0.72	1.03	364.64	107.48
54682	529.23	497.90	2237.90	0.64	0.91	401.70	112.22
54684	490.40	490.58	1975.83	0.60	0.86	332.46	104.59
54685	426.29	409.85	1894.63	0.65	0.92	339.06	115.17
54686	443.74	419.71	2240.87	0.68	0.98	361.37	120.01
54687	354.63	231.18	2776.14	0.85	1.21	384.25	150.09
54688	382.85	257.43	2415.65	0.81	1.15	346.47	147.04
54689	368.60	270.61	2452.79	0.80	1.14	354.89	154.13
54921	489.17	418.67	2451.97	0.71	1.01	391.75	162.89
54923	591.26	632.84	2484.55	0.60	0.86	404.46	98.30
54925	514.03	533.10	2014.14	0.58	0.83	362.92	116.52
54926	579.10	613.54	2193.20	0.56	0.80	379.13	161.81
54927	469.53	422.13	2191.92	0.68	0.97	376.47	158.87
54928	408.46	371.77	2066.40	0.69	0.99	363.80	126.11
54929	459.24	465.89	1993.13	0.62	0.89	388.30	137.09

---

54930	425.25	322.75	2650.06	0.78	1.12	391.38	176.56
54931	419.55	317.55	2523.78	0.78	1.11	387.39	163.45
54932	413.76	310.16	2565.03	0.78	1.12	389.74	167.63
55165	513.30	488.30	2272.18	0.65	0.92	372.37	132.35
55166	500.54	494.51	2147.91	0.62	0.89	394.16	136.24
55167	515.96	467.92	2354.69	0.67	0.95	417.91	128.05
55168	534.38	591.00	1939.14	0.53	0.76	367.58	119.49
55169	536.78	566.77	2079.73	0.57	0.82	364.91	108.19
55170	584.88	644.05	1989.67	0.51	0.73	377.49	132.51
55171	511.87	513.76	2256.55	0.63	0.90	391.89	141.57
55172	471.49	453.44	2029.95	0.63	0.91	438.17	138.00
55173	461.83	401.84	2407.73	0.71	1.02	391.41	148.86
55174	425.30	351.67	2549.35	0.76	1.08	393.40	164.02
55175	439.07	367.10	2200.70	0.71	1.02	393.85	151.38
55408	532.45	488.85	2411.15	0.66	0.95	349.84	128.92
55410	482.01	508.38	2005.84	0.60	0.85	377.95	101.94
55411	559.34	565.55	2267.37	0.60	0.86	385.46	106.55
55412	532.78	535.57	2032.00	0.58	0.83	394.03	96.47
55414	470.71	411.98	2424.80	0.71	1.01	370.53	127.51
55416	460.64	399.62	2403.89	0.71	1.02	394.76	138.29
55417	418.53	358.84	2318.97	0.73	1.04	388.40	136.80
55418	452.00	356.59	2534.97	0.75	1.07	393.19	158.22
55419	471.72	403.49	2369.42	0.71	1.01	393.83	145.22
55652	541.87	547.46	2091.71	0.58	0.83	392.41	93.32
55653	534.77	479.83	2356.02	0.66	0.94	390.26	105.89
55656	526.61	498.78	2290.64	0.64	0.92	380.90	103.92
55657	556.71	556.62	2175.75	0.59	0.85	383.51	122.83
55658	487.08	444.31	2387.20	0.69	0.98	380.37	100.86
55659	500.53	546.52	2162.31	0.60	0.85	371.85	129.44
55660	458.51	389.68	2411.49	0.72	1.03	407.27	137.31
55662	484.89	348.38	2834.78	0.78	1.11	374.31	94.89
55897	514.62	494.97	2149.82	0.63	0.89	385.09	92.12
55898	435.57	335.74	2305.87	0.75	1.06	384.30	108.82
55899	496.03	432.64	2423.11	0.70	0.99	388.45	119.67
55900	561.20	559.43	2219.53	0.60	0.85	379.66	102.08
55904	442.05	418.38	2083.10	0.67	0.95	411.82	79.15
56140	560.21	608.80	2089.60	0.55	0.78	367.15	84.51

---

56142	469.94	391.40	2358.97	0.71	1.02	378.92	114.92
56146	470.94	452.37	2166.21	0.65	0.93	378.77	92.15
56147	452.36	447.93	2026.06	0.64	0.91	414.10	88.95
56148	449.05	339.59	2586.37	0.77	1.10	370.48	95.36
56149	467.00	415.64	2227.78	0.69	0.98	377.60	117.64
56386	583.78	635.15	2084.70	0.53	0.76	396.58	103.22
56387	516.89	595.41	2029.76	0.55	0.78	398.65	108.88
56389	626.07	716.45	1999.72	0.48	0.68	363.59	76.98
56392	467.22	520.67	1953.81	0.58	0.83	366.62	113.69
56393	490.93	451.45	2255.64	0.67	0.95	382.40	100.45
56394	483.86	422.93	2459.46	0.71	1.01	368.31	98.63
56639	574.28	632.63	2046.21	0.53	0.75	360.08	113.89
56644	496.19	480.97	2086.82	0.62	0.89	376.02	84.33