



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

EVALUACIÓN DE LA RELACIÓN BIODIVERSIDAD-
BIOMASA AÉREA EN BOSQUES TROPICALES SECOS
DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO

Tesis que presenta

Eric Antonio Gamboa Blanco

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS
(Ciencias Biológicas: OPCIÓN RECURSOS NATURALES)

Mérida, Yucatán, México

2024

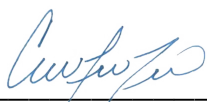
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de Eric Antonio Gamboa Blanco titulado **Evaluación de la relación Biodiversidad – biomasa aérea en bosques tropicales secos de la península de Yucatán, México**, fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, en la línea de investigación de Cambio Global en Ecosistemas Neo-tropicales, en el laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Percepción Remota del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. José Luis Hernández Stefanoni, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro y la codirección del Dr. Carlos Portillo Quintero, del departamento de recursos naturales de Texas Tech University.

Atentamente



Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 11 de junio de 2024

Mérida, Yucatán, México, a 14 de Junio de 2024

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.

Firma: _____ 

Nombre: Eric Antonio Gamboa Blanco

Este trabajo se llevó a cabo en la **Unidad de Recursos Naturales** del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y forma parte del proyecto titulado “**Evaluación de la relación biodiversidad – biomasa aérea en bosques tropicales de la península de Yucatán, México**” bajo la dirección del **Dr. José Luis Hernández Stefanoni** y del **Dr. Carlos A. Portillo Quintero**.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a CONACYT: por la beca de doctorado otorgada con el número de registro 768463.

Al Dr. José Luis Hernández-Stefanoni: por su apoyo, paciencia, consejos y recomendaciones a lo largo de todo este gran camino del doctorado. Ha sido el mejor director de tesis que cualquiera podría tener. Gracias por ayudarme a pensar como un investigador y mostrarme el camino de la investigación científica. Gracias por su amistad, sus consejos, sus clases y por siempre impulsarme para seguir adelante.

A los doctores Juan Manuel Dupuy, Trevor Caughlin, Carlos Portillo- Quintero: por sus valiosas observaciones, por su tiempo y por todo el apoyo que me brindaron. Gracias a ustedes se pudo enriquecer este trabajo. Han sido una increíble ayuda a lo largo de estos años del doctorado.

A mis revisores: Dra. Casandra Reyes, Dra. Pilar Gómez Ruiz, Dra. Helena Huechacona. Les agradezco infinitamente su tiempo y su apoyo desinteresado para que esta tesis pudiera finalizar. Su apoyo a sido muy valioso para lograr finalizar este trabajo.

Al CICY, a la Unidad de Recursos Naturales, gracias por ser mi segundo hogar durante estos años. Gracias por brindarme la oportunidad de hacer mi doctorado y poder aprender sobre la forma de hacer ciencia, ya que como aprendí aquí la ciencia es un trabajo en equipo.

A Karla Reynoso, por tu apoyo y amistad a lo largo de estos años. Gracias por hacer de Recursos Naturales un lugar ameno para todos.

A don Martin por siempre brindarnos a todos una sonrisa y por ser tan amable con todos.

Al técnico M en C. Fernando Tun, don Fer muchas gracias por el apoyo todo este tiempo en el laboratorio y por las convivencias en Telchac.

A la técnico Dra. Celene Espadas: muchas gracias por tu amistad, por tu apoyo y por las charlas amenas a lo largo de estos años.

A todos mis compañeros y amigos Rommel, Janine, Manu, Mau, Kari, Luis, Alexis, gracias por su amistad y alegría a lo largo de este tiempo.

A Denisse, mi querida esposa, gracias por amarme y por darme todo tu apoyo, tus consejos y todo tu cariño en este proceso. Se que por momentos ha sido difícil, pero veras que esto dará frutos. Gracia por ser mi compañera de vida y por nunca darte por vencida, eres mi ejemplo a seguir, gracias por darme la fuerza para nunca rendirme.

A mis padres, por apoyarme siempre en cada decisión. Siempre estar al pendiente de mí y alentarme para seguir siempre adelante. Sin ustedes esto no hubiera sido posible.

A mi querida suegra, doña Elvia, gracias por alentarnos a Denisse y a mí en este camino, gracias por aceptar nuestras locuras y no dejar que desistamos nunca, vera que esto valdrá la pena.

A mi abuela Hildita, gracias por siempre cuidarme y consentirme de niño. Este logro también es por ti.

A mi tía Wilma, gracias por las charlas, por el apoyo y la motivación para sacar este trabajo adelante.

A mis queridos tíos Lucy, Víctor, Alberto, Carmencita y Eldita gracias por estar al pendiente de mí, por preguntar e interesarse por lo que estaba haciendo en el posgrado y por siempre procurarnos a Denisse y a mí. Tía Lucy, aunque te nos adelantaste en el camino quiero decirte que te queremos y que esto también te lo dedico a ti.

A mis princesas Nube, Merlina y al príncipe Garfield que se nos adelantó en el camino, por siempre ser la alegría del hogar. Y claro al pequeño Rizo, por ser la alegría de la casa durante el tiempo que estuviste con nosotros.

DEDICATORIAS

A mis padres;

Gracias por inculcar en mí, la semilla del conocimiento,
al llenar la casa de libros, para saciar la sed de conocimiento
me permitieron seguir este caminito hasta aquí.

Espero algún día si tengo hijos poder hacer lo mismo por ellos.

Y lograr lo que dice una de mis frases favoritas: No te conformes con el qué, sino
que logra saber el porqué y el cómo. BP.

A mi amada esposa, Denisse;

Tu fuiste la que me impulso a entrar a esta carrera de
resistencia que es la ciencia, primero la maestría ahora el doctorado. Por eso,
te dedico esta tesis, que también es fruto de tu esfuerzo, sin tu apoyo
no lo hubiera logrado.

LISTA DE LOS PRODUCTOS GENERADOS

Artículo 1: Gamboa-Blanco, E., Dupuy, J.M., Portillo-Quintero, C.A., Caughlin, T y Hernández-Stefanoni, J.L. (2024). Effects of Successional Age, Plot Size, and Tree Size on the Relationship between diversity and Aboveground Biomass in Tropical Dry Forests. *Plant Ecology Journal*. doi.org/10.1007/s11258-024-01435-4

ÍNDICE	
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I	3
ANTECEDENTES	3
1.1. IMPACTO HUMANO SOBRE EL MEDIO AMBIENTE A NIVEL GLOBAL	3
1.1.1. Extinción de especies	6
1.1.2. Cambio climático actual	6
1.2. PARADIGMA BIODIVERSIDAD – FUNCIÓN ECOSISTÉMICA	10
1.2.1. Biodiversidad	10
1.2.2. Subdisciplina: Biodiversidad y funcionamiento ecosistémico	12
1.2.3. Biomasa aérea	17
1.2.4. El efecto de la escala	19
1.3. LA SUCESIÓN ECOLÓGICA	20
1.4. RELACIÓN ENTRE LA BIODIVERSIDAD Y LA BIOMASA AÉREA	23
1.5. BOSQUES TROPICALES SECOS	24
1.5.1. Bosques tropicales secos de la península de Yucatán	26
1.6. PERCEPCIÓN REMOTA COMO HERRAMIENTA	27
1.6.1. Sensores y radiación electromagnética	28
1.6.2. Índices de vegetación	29
1.6.3. Imagen satelital y tipos de resolución	30
1.6.4. Sensores remotos	32
1.6.5. Relación entre datos de percepción remota y datos de campo	32
JUSTIFICACIÓN	34
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	36
HIPÓTESIS	37
OBJETIVO GENERAL	38

OBJETIVOS ESPECÍFICOS	38
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL	39
CAPITULO II	41
EFFECTS OF SUCCESSIONAL AGE, PLOT SIZE, AND TREE SIZE ON THE RELATIONSHIP BETWEEN DIVERSITY AND ABOVEGROUND BIOMASS IN TROPICAL DRY FORESTS	41
ABSTRACT	41
2.1. INTRODUCTION	42
2.2 MATERIALS AND METHODS	45
2.2.1 Study Area	45
2.2.2 Field data collection	47
2.2.3 Calculation of woody species diversity	48
2.2.4 Calculation of aboveground biomass	48
2.2.5 Statistical Analysis	50
2.3 RESULTS	50
2.3.1 Woody species diversity and AGB by forest type	50
2.3.2 Woody species diversity-AGB relationships	51
2.3.3 Effect of forest successional age on the diversity-AGB relationship	55
2.4 DISCUSSION	56
2.5 CONCLUSION	60
2.6 FUNDING	61
2.7 DECLARATION OF COMPETING INTEREST	61
2.8 AUTHOR CONTRIBUTIONS	61
2.9 DATA AVAILABILITY	61
CAPÍTULO III	62

ESTIMACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES, LA BIOMASA AÉREA Y SU RELACIÓN, EN BOSQUES TROPICALES SECOS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO UTILIZANDO IMÁGENES DE RADAR	62
3.1 INTRODUCCIÓN.....	62
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	66
3.2.1 Área de estudio.....	66
3.2.2 Colecta de datos en campo.....	67
3.2.3 Biomasa Aérea y factores de corrección	68
3.2.4 Biodiversidad y factores de corrección.....	69
3.2.5 Adquisición de imágenes de radar y preprocesamiento.....	70
3.2.6 Extracción de datos de percepción remota e Integración con los datos de campo.....	71
3.2.7 Desarrollo de modelos y validación.....	71
3.2.8 Generación de Mapas de biodiversidad, biomasa y de su correlación....	72
3.3 RESULTADOS	72
3.3.1 Modelos	72
3.3.2 Distribución de valores antes y después de la corrección.....	78
3.3.3 Importancia de las variables explicativas en los modelos	81
3.3.4 Mapas de distribución a partir de los modelos ajustados	82
3.4 DISCUSIÓN.....	85
CAPÍTULO IV	88
DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS	88
4.1. DISCUSIÓN.....	88
4.2. CONCLUSIONES GENERALES.....	91
4.3. PERSPECTIVAS.....	92
BIBLIOGRAFÍA.....	93

ANEXOS.....	116
2.1. DISTRIBUTION OF SAMPLING UNITS	116
3.1. DATOS SUPLEMENTARIOS EN GOOGLE EARTH ENGINE	116

ABREVIATURAS

AGB: Above Ground Biomass.

BA: Biomasa aérea.

BC: Bosque Tropical Caducifolio.

BSC: Bosque Tropical Subcaducifolio.

BSP: Bosque Tropical Subperennifolio.

BTH: Bosque tropical húmedo.

BTS: Bosque tropical seco.

CC: Cambio climático.

CNUDB: Convenio de Naciones Unidas sobre Diversidad Biológica.

CMNUCC: Convención Marco de Naciones Unidas sobre Cambio Climático.

CH₄: Metano.

CO₂: Dióxido de carbono.

d²: Explained deviance.

DAP: Diámetro a la altura del pecho.

DBH: Diameter at breast height.

DF: Deciduous forests.

EI: Efecto invernadero.

GEI: Gases de efecto invernadero.

GLM: Generalized linear models.

H₂O: Vapor de agua.

HH: Horizontal-Horizontal.

HV: Horizontal-Vertical.

HVE: Hipótesis de la variación espectral.

IFN: Inventarios forestales nacionales.

IPCC: Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático.

IRC: Infrarrojo cercano.

IRM: Infrarrojo medio.

IRT: Infrarrojo lejano o térmico.

INFyS: Inventario Nacional Forestal y de suelos.

Mg ha⁻¹: Toneladas por hectárea.

N₂O: Óxido nitroso.

ND: Niveles de grises o niveles digitales.

NDVI: Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada.

PBFE: Paradigma Biodiversidad - Función ecosistémica.

ppm: Partes por millón.

q⁰: Richness.

q¹: Exponential Shannon index.

q²: Inverse Simpson index.

REDD+: Reducción de emisiones debidas a la deforestación y degradación de los bosques.

SAR: Radar de Apertura Sintética.

SDF: Semi-deciduous.

SEF: Semi-evergreen forests.

SMIC: Sistemas de monitoreo intensivo de carbono.

SUs: Sampling units.

SWIR: Infrarrojo de onda corta.

TDF: Tropical dry forests.

UICN: Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1.1. a. Doce indicadores del incremento de la actividad humana desde el año 1750 hasta el año 2000: Población, PIB real total, Inversión Extranjera Directa, Represamiento de ríos, Uso de agua, Consumo de fertilizantes, Población urbana, Consumo de papel, Restaurantes McDonald’s, Vehículos motorizados, Número de teléfonos y Turismo internacional. Tomado de Steffen et al. (2011)4

Figura 1.1.b. Doce indicadores de cambios a escala global en el sistema terrestre como resultado del incremento de la actividad humana desde el año 1750 hasta el año 2000: concentración de dióxido de carbono (i), óxido nitroso (ii) y metano en la atmósfera (iii); porcentaje total de pérdida de la columna de ozono sobre la Antártida en la atmósfera, utilizando el promedio anual total de la columna de ozono y 330 unidades Dobson como base (iv); promedio de las temperaturas anómalas superficiales en el hemisferio norte (v); desastres naturales después de 1900 que resultaron en más de 10 personas muertas o más de 100 personas afectadas (vi); porcentaje de las pesquerías globales completamente explotadas, sobreexplotadas o colapsadas (vii); producción anual de camarón como indicador de alteración de zona costera (viii); fracción del flujo de nitrógeno alterado por el hombre en los márgenes costeros globales desde 1850 (ix); pérdida estimada de bosques tropicales húmedos y humedales en América latina, sur y sudeste de Asia (x); cantidad de tierra convertida en pastizal y cultivos (xi); y tasa de extinción de especies (xii). Tomado de Steffen et al. (2011) ...5

Figura 1.2. Curva de Keeling (1700 – 2024): Esta grafica representa la concentración anual de CO₂ en la atmósfera en partes por millón (ppm) a lo largo del tiempo (1700 -2024). En el eje Y, se muestran las concentraciones de CO₂, mientras que el eje X representa la línea temporal desde el año 1700 hasta el año 2024. Los datos anteriores a 1958 se basan en muestras de hielo del glaciar Law Dome (Antártida), y a partir de 1958, se utilizan mediciones realizadas en el Mauna Loa, Hawái. Tomado de Scripps Institution of Oceanography at UC San Diego (2024).....7

Figura 1.3. Diferencias (anomalías) en la temperatura media mensual global terrestre y oceánica respecto al promedio del siglo XX (1901-2000). En esta gráfica, el eje Y representa la diferencia en °C y °F respecto al promedio de temperatura del siglo XX, siendo + 0.0 el valor de ese promedio. En el eje X, se muestran los meses desde enero de 2018 hasta febrero de 2024. La línea verde representa un filtro binomial, el cual proporciona un suavizado estadístico utilizado para revelar tendencias subyacentes en los datos. Tomado de NOAA National Centers for Environmental information 2024)8

Figura 1.4. Componentes combinados del balance global de carbono como una función del tiempo, para las emisiones de CO₂ fósil y emisiones por cambio de uso de suelo, también como su partición entre los principales reservorios: la atmósfera, la tierra y el océano. La parte (a) muestra las estimaciones anuales de cada flujo (en Gt C yr⁻¹) y la parte (b) el flujo acumulado desde el año 1850 (la suma de todos los flujos anuales previos, en Gt C). En ambas partes: el eje X representa una línea de tiempo desde 1850 hasta 2023. El eje Y sobre el cero presenta las emisiones de CO₂, y debajo, una partición de los principales reservorios. La línea roja representa las emisiones totales de carbono. Dado que la partición se basa en estimaciones casi independientes de observaciones atmosféricas y ensambles de modelos de procesos restringidos por datos para la tierra y el océano, y no en la suma exacta de las emisiones, existen diferencias entre la línea roja inferior y la suma de los flujos de carbono en los reservorios. Tomado de Friedlingstein et al.(2023)9

Figura 1.5. Sintetizando la ecología de comunidades y la ecología de ecosistemas en un nuevo paradigma, el paradigma Biodiversidad – Función ecosistémica (PBF). Las disciplinas tradicionalmente separadas, ecología de comunidades (porción amarilla a la izquierda, representa interacciones bióticas dentro y entre grupos tróficos) y ecología de ecosistemas (porción verde a la derecha, representa los reservorios de materia, los procesos ecosistémicos que mueven la materia entre reservorios y la entrada y salida de materia y energía) son mostradas como dos partes entrelazadas unidas por el PBF. Paradigma donde la biodiversidad gobierna la magnitud, variabilidad y estabilidad de los procesos ecosistémicos. Modificado de Naeem (2002)14

Figura 1.6. Efecto de una secuencia sucesional en la diversidad y la biomasa aérea. En la imagen a), se observa el comportamiento de ambas variables a lo largo de la sucesión, mostrándose como la diversidad se recupera primero en la sucesión y luego decrece, mientras que la biomasa aérea sigue aumentando. En b), se muestra la correspondiente relación entre la diversidad y la biomasa en el tiempo. Modificado de Guo (2003)23

Figura 1.7. Esquema del espectro electromagnético. Para las diferentes bandas en la parte de arriba se muestra el incremento de la longitud de onda y de la energía. Tomado de www.armstrongeconomics.com.....28

Figura 1.8. Firmas espectrales típicas de diferentes cubiertas terrestres. Tomado de <https://remotesensing529.wordpress.com/2016/05/25/spectral-signatures/>29

Figura 1.9. Firma espectral de una hoja. Tomado de Bautista Zúñiga et al. (2004).....30

Figure 2.1. Location of the 3 study sites (red polygons) in the corresponding main types of tropical forests (shades of green) of the Yucatan Peninsula. El Palmar State Reserve (1), Kaxil

Kiucic Biocultural Reserve (2) and Felipe Carrillo Puerto (3). The EPSG 4326 WGS84 coordinate system was used47

Figure 2.2. Predicted trends between the Hill number of order zero (q^0) and aboveground biomass for large trees alone (red) and large plus small trees (blue) in different forest types: DF (a, d, g), SDF (b, e, h), and SEF (c, f, i), and for different plot sizes: 80 m² (a, b, c), 400 m² (d, e, f), and 1000 m² (g, h, i). d^2 is the deviance that accounts for the proportion of the variance explained by the model. The d^2 values shown correspond to GLMs that were significant at a p -value < 0.05. Asterisks in top right of graph indicate significant ($p > 0:05$) effects of predictors based on the general linear models.....52

Figure 2.3. Predicted trends between the Hill number of order 1 (q^1) and aboveground biomass for large trees alone (red) and large plus small trees (blue) in different forest types: DF (a, d, g), SDF (b, e, h), and SEF (c, f, i), and for different grain sizes: 80 m² (a, b, c), 400 m² (d, e, f), and 1000 m² (g, h, i). d^2 is the deviance that accounts for the portion of the variance explained by the model. The d^2 values shown correspond to GLMs that were significant at a p -value < 0.05. Asterisks in top right of graph indicate significant ($p > 0:05$) effects of predictors based on the general linear models.....53

Figure 2.4. Predicted trends between the Hill number of order 2 (q^2) and aboveground biomass for large trees only (red) and large plus small trees (blue) in different forest types: DF (a, d, g), SDF (b, e, h), and SEF (c, f, i), and for different grain sizes: 80 m² (a, b, c), 400 m² (d, e, f), and 1000 m² (g, h, i). d^2 is the deviance that accounts for the portion of the variance explained by the model. The d^2 values shown correspond to GLMs that were significant at a p -value < 0.05. Asterisks in top right of graph indicate significant ($p > 0:05$) effects of predictors based on the general linear models.....54

Figure 2.5. Predicted trends between the Hill number of order 0 (q^0) and aboveground biomass for large trees alone (red) and large plus small trees (blue) in the SDF for different successional ages: 8–22 years (a, d, g), 23–30 years (b, e, h), and >60 years (c, f, i), and for different plot sizes: 80 m² (a, b, c), 400 m² (d, e, f), and 1000 m² (g, h, i). d^2 is the deviance that accounts for the portion of the variance explained by the model. The d^2 values shown correspond to GLMs that were significant at a p -value < 0.05. Asterisks in top right of graph indicate significant ($p > 0:05$) effects of predictors based on the general linear models.....55

Figure 2.6. Bar graphs showing the relationship between Hill numbers and deviance using data for all three forest types (DF, SDF, and SEF) combined. The results are grouped by: a) tree size and b) plot size.....56

Figura 3.1. Análisis de validación del modelo ajustado para predecir la biomasa aérea después de incorporar a los árboles pequeños. La grafica muestra los valores predichos vs los observados para la biomasa aérea después de incorporar a los árboles pequeños. La línea punteada muestra la línea de referencia y la línea continua la línea de regresión.....	75
Figura 3.2. Análisis de validación del modelo ajustado para predecir H0 después de incorporar a los árboles pequeños. La grafica muestra los valores predichos vs los observados para H0 después de incorporar a los árboles pequeños. La línea punteada muestra la línea de referencia y la línea continua la línea de regresión.....	76
Figura 3.3. Análisis de validación del modelo ajustado para predecir H1 después de incorporar a los árboles pequeños. La grafica muestra los valores predichos vs los observados para H1 después de incorporar a los árboles pequeños. La línea punteada muestra la línea de referencia y la línea continua la línea de regresión.....	77
Figura 3.4. Análisis de validación del modelo ajustado para predecir H2 después de incorporar a los árboles pequeños. La grafica muestra los valores predichos vs los observados para H2 después de incorporar a los árboles pequeños. La línea punteada muestra la línea de referencia y la línea continua la línea de regresión.....	78
Figura 3.5. Histograma que muestra la frecuencia de los valores predichos de biomasa aérea en los modelos de Random Forest antes (a) y después (b) de la corrección para incluir árboles pequeños. En el eje x se representa el valor predicho de biomasa aérea, mientras que en el eje y se muestra la frecuencia de píxeles predichos.....	79
Figura 3.6. Histograma que muestra la frecuencia de los valores predichos de riqueza de especies en los modelos de Random Forest antes (a) y después (b) de la corrección para incluir árboles pequeños. En el eje x se representa el valor predicho de riqueza de especies, mientras que en el eje y se muestra la frecuencia de píxeles predichos.....	80
Figura 3.7. Gráficas de importancia de las variables en los modelos Random Forest. (a) biomasa aérea después de las correcciones para incluir árboles pequeños, (b) H0 después de las correcciones. El rango se basa en el incremento del porcentaje de error cuadrático medio (%RMSE) cuando la variable explicatoria es removida.....	82
Figura 3.8. Mapa de biomasa aérea para árboles grandes (DAP > 7.5 cm) y pequeños en la península de Yucatán generado mediante un modelo Random Forest utilizando datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS), los cuales fueron corregidos con información de Sistemas de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) para incluir datos de árboles pequeños integrados con imágenes de Alos Palsar. Las areas en blanco corresponden a zonas sin cobertura vegetal de bosque caducifolio, subcaducifolio o subperennifolio.....	83

Figura 3.9. Mapa de H0 (riqueza de especies) para árboles grandes (DAP > 7.5 cm) y pequeños en la península de Yucatán generado mediante un modelo Random Forest utilizando datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS), los cuales fueron corregidos con información de Sistemas de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) para incluir datos de árboles pequeños, integrados con imágenes de Alos Palsar. Las áreas en blanco corresponden a zonas sin cobertura vegetal de bosque caducifolio, subcaducifolio o subperennifolio.....84

Figura 3.10. Mapa de la correlación entre las variables riqueza de especies y biomasa aérea en la península de Yucatán.....85

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1.1. Expresiones matemáticas utilizadas para el cálculo de los índices de biodiversidad y para su transformación a números de Hill. S = número de especies; H = índice de Shannon; D = índice de Simpson; p_i = abundancia relativa de la especie i (el número de individuos de la especie i en la comunidad dividido por el número total de individuos de todas las especies); q = parámetro que determina la sensibilidad de la fórmula a las abundancias relativas de las especies.....	12
Tabla 2.1. Allometric equations used to estimate aboveground biomass. The resulting values are in kilograms and are transformed to megagrams per hectare (Mg ha ⁻¹) for presentation in the document and in the figures.....	49
Tabla 2.2. Summarized statistics of Hill numbers and aboveground biomass by grain size and tree size in DF, SDF, and SEF.....	51
Tabla 3.1. Factores de corrección para la estimación de biomasa aérea en diferentes tipos de bosques: Caducifolio, Subcaducifolio y Subperennifolio. Los factores se dividen en cuartiles, proporcionando ajustes para corregir la biomasa aérea no corregida obtenida del inventario nacional forestal (INFyS).....	69
Tabla 3.2. Factores de corrección para la estimación de abundancia de árboles pequeños en diferentes tipos de bosques: Caducifolio, Subcaducifolio y Subperennifolio. Los factores se calcularon usando los mismos cuartiles de AGB y proporcionan ajustes para corregir la abundancia obtenida del inventario nacional forestal (INFyS) La corrección se hizo a 400 m ² ..	70
Tabla 3.3. Evaluación estadística de los modelos para predecir biomasa aérea de árboles grandes (AGB), biomasa aérea de árboles grandes y árboles pequeños (AGB corregida), y los números de Hill de orden 0, 1 y 2 para árboles grandes (H0, H1 y H2) y los números de Hill de orden 0, 1 y 2 para árboles grandes y pequeños (H0 Corregida, H1 Corregida, H2 Corregida) a partir de variables de espectrales, NDVI y medidas de textura.....	73
Tabla 3.4. Validación de los modelos para predecir biomasa aérea de árboles grandes (AGB), biomasa aérea de árboles grandes y árboles pequeños (AGB corregida), y los números de Hill de orden 0, 1 y 2 para árboles grandes (H0, H1 y H2) y los números de Hill de orden 0, 1 y 2 para árboles grandes y pequeños (H0 Corregida, H1 Corregida, H2 Corregida) a partir de variables de espectrales, NDVI y medidas de textura.....	74

RESUMEN

La actividad humana ha desencadenado la sexta extinción masiva de especies y el cambio climático actual. En los años 1990, en respuesta a la rápida pérdida de biodiversidad, surgió la subdisciplina ecológica denominada Biodiversidad y Funcionamiento Ecosistémico. Su objetivo es comprender cómo la pérdida de biodiversidad afecta las funciones ecosistémicas, destacando el almacenamiento de biomasa aérea como una de las funciones ecológicas clave en esta subdisciplina, debido al impacto del cambio climático. Aunque se han generado hipótesis ampliamente aceptadas respecto a la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea, nuestro entendimiento de esta relación en bosques tropicales secos es aún muy limitado. Estos bosques, amenazados y pobremente estudiados, presentan un alto nivel de endemismo y elevado almacenamiento de carbono. Se sabe que la pérdida de biodiversidad puede conducir a una disminución en el almacenamiento de carbono, comprometiendo el rol de los bosques como sumidero de carbono. Aunque la idea comúnmente aceptada es que existe una relación positiva entre la biodiversidad y la biomasa aérea, diversos estudios han encontrado evidencia de relaciones negativas, débiles o nulas entre ambas. Esta diversidad de relaciones se ha atribuido a diferentes factores, como la utilización de distintos índices de biodiversidad, la inclusión de árboles pequeños, el tamaño de la parcela, la variabilidad en los tipos de bosque y la edad sucesional. Esto nos lleva a la necesidad de comprender los factores que afectan la fuerza de esta relación, así como la distribución espacial de la biodiversidad, la biomasa aérea, su correlación y las zonas con alta biodiversidad y alta biomasa aérea. Por lo tanto, evaluamos factores que influyen en esta relación, incluyendo árboles pequeños (diámetro < 7.5 cm). Consideramos diferentes métricas de diversidad (números de Hill), tamaños de parcela (80, 400 y 1000 m²), categorías de edad sucesional (8–22, 23–30 y >60 años) y tipos de bosques (caducifolio, subcaducifolio y subperennifolio). Estimamos la distribución espacial de la diversidad de especies y la biomasa aérea en la península de Yucatán, usando imágenes de radar, incluyendo o no árboles pequeños. Encontramos que, al analizar solo árboles grandes, la fuerza de la relación disminuyó con el aumento del orden de los números de Hill. Sin embargo, al incluir árboles pequeños, la relación se fortaleció con el aumento del orden, siendo la mayor fuerza en parcelas de 400 m². Además, la corrección de los datos de campo para incluir árboles de tamaño pequeño solo es eficaz cuando se toma en cuenta que las distribuciones de abundancias de los árboles grandes difieren de las de los árboles pequeños.

ABSTRACT

Human activity has triggered the sixth mass extinction of species and the current climate change. In the 1990s, in response to the rapid loss of biodiversity, the ecological subdiscipline called Biodiversity and Ecosystem Functioning emerged. Its objective is to understand how biodiversity loss affects ecosystem functions, highlighting the storage of aboveground biomass as one of the key ecological functions in this subdiscipline due to the impact of climate change. Although widely accepted hypotheses have been generated regarding the relationship between biodiversity and aboveground biomass, our understanding of this relationship in dry tropical forests remains very limited. These forests, threatened and poorly studied, exhibit a high level of endemism and significant carbon storage. It is known that the loss of biodiversity can lead to a decrease in carbon storage, compromising the role of forests as carbon sinks. While the commonly accepted idea is that there is a positive relationship between biodiversity and aboveground biomass, various studies have found evidence of negative, weak, or null relationships between them. This diversity of relationships has been attributed to different factors, such as the use of various biodiversity indices, the inclusion of small trees, plot size, variability in forest types, and successional age. This leads us to the need to understand the factors that affect the strength of this relationship, as well as the spatial distribution of biodiversity, aboveground biomass, their correlation, and areas with high biodiversity and high aboveground biomass. Therefore, we evaluated factors that influence this relationship, including small trees (diameter < 7.5 cm). We considered different diversity metrics (Hill numbers), plot sizes (80, 400, and 1000 m²), successional age categories (8–22, 23–30, and >60 years), and forest types (deciduous, semideciduous, and semievergreen). We estimated the spatial distribution of species diversity and aboveground biomass in the Yucatan Peninsula using radar images, including or excluding small trees. We found that when analyzing only large trees, the strength of the relationship decreased with increasing order of Hill numbers. However, including small trees, the relationship strengthened with increasing order, with the greatest strength found in 400 m² plots. Additionally, correcting field data to include small-sized trees is only effective when accounting for differences in the abundance distributions of large trees compared to small trees.

INTRODUCCIÓN

Desde inicios de 1990, la acelerada disminución de la biodiversidad, atribuida a la actividad humana, ha generado un considerable interés en las posibles consecuencias de la pérdida de especies (Naeem, 2002). Este interés dio origen a una nueva subdisciplina ecológica conocida como “Biodiversidad y Funcionamiento Ecosistémico”, que responde a un nuevo paradigma que plantea que las funciones ecosistémicas son gobernadas por la biodiversidad (van der Plas, 2019), y cuyo objetivo principal es investigar el impacto de la biodiversidad en el funcionamiento ecosistémico (Naeem, 2002; van der Plas, 2019). El almacenamiento de biomasa aérea se destaca como una de las funciones ecológicas clave en esta subdisciplina. Comprender la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea, genera la oportunidad de utilizar el mismo recurso para conservar zonas que simultáneamente tienen alta biodiversidad y alto contenido de carbono generando un doble beneficio, la protección de la biodiversidad al mismo tiempo mitigación del cambio climático (Di Marco et al., 2016; Lecina-Diaz et al., 2018). La relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea ha sido evaluada en diversos ecosistemas mediante muchos estudios, (Sullivan et al., 2017; Vaglio Laurin et al., 2016), y algunos demuestran que existe una relación positiva entre la biodiversidad y la biomasa aérea (Liang et al., 2016; Loreau et al., 2001; van der Plas, 2019). Además, se evidencia que el efecto de la biodiversidad en la biomasa aérea se debe a la influencia combinada de la complementariedad de nichos y al efecto de la selección (Loreau & Hector, 2001), lo que significa que una mayor biodiversidad conduce a una mayor eficiencia en la explotación de los recursos (Naeem et al., 1995; Naeem et al., 1994) y a una mayor probabilidad de tener especies con una biomasa superior al promedio (Huston, 1997). Se reconoce también que esta relación es no lineal y tiende a saturarse, aplanándose a niveles elevados de biodiversidad (Cardinale et al., 2011). Las discrepancias en los resultados de diferentes estudios se atribuyen a la edad sucesional estudiada, la escala de análisis, el tipo de bosque y la medida de biodiversidad utilizada (Lecina-Diaz et al., 2018; van der Plas, 2019). Sin embargo, aunque se han realizado varios estudios sobre la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea en diversos ecosistemas, como pastizales (Grime, 1998; Loreau & Hector, 2001; Zhu et al., 2016), bosques templados (Liang et al., 2016; Wasof et al., 2018) y bosques tropicales húmedos (Sapijanskas et al., 2013) existen pocos estudios en los bosques tropicales secos (BTS) (Álvarez-Yépez & Dovčiak, 2015). La investigación para este ecosistema es crucial, dado que estos bosques han sido poco estudiados, tienen la tercera mayor tasa de deforestación global y se encuentran entre los ecosistemas más amenazados en el mundo (Ferrer-París et al., 2019; Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019; Hasnat & Hossain, 2019).

La península de Yucatán se destaca como una región excepcional para investigar la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea en bosques tropicales secos. Esta región alberga una gran extensión de bosques secos, en donde las tres principales coberturas son el bosque caducifolio, subcaducifolio y subperennifolio (Rzedowski, 2006), que constituyen la segunda mayor extensión forestal de América Latina (Dupuy Rada et al., 2015). Estos bosques albergan una gran biodiversidad y un alto endemismo de especies (Durán & Méndez, 2010; Ibarra-Manríquez et al., 2002), y su composición florística es una de las mejor estudiadas de México (Dupuy Rada et al., 2015). Asimismo, la península de Yucatán representa el mayor reservorio de carbono natural de México, con una estimación de 3,554 Pg. (10^{15} g) de carbono aéreo (REDD+, 2013) y cuenta con tres sitios permanentes de monitoreo intensivo de carbono (Dupuy Rada et al., 2015).

Por todo lo anterior, en este estudio se busca evaluar de manera conjunta el efecto de diferentes factores, como el tamaño del árbol, el tamaño de la parcela, la edad sucesional del bosque y el tipo de bosque, los cuales se ha documentado que afectan la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea y luego, se pretende determinar cómo algunos de esos factores inciden en la predicción y mapeo de la biodiversidad, la biomasa aérea y su correlación usando tres parámetros de biodiversidad (números de Hill de órdenes 0, 1 y 2), usando como sistema de estudio los bosques tropicales secos de la península de Yucatán.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1.1. IMPACTO HUMANO SOBRE EL MEDIO AMBIENTE A NIVEL GLOBAL

Diversas fuerzas influyen en el medio ambiente a nivel global. Inicialmente, las fuerzas geológicas y astronómicas, tan antiguas como el planeta mismo, facilitan el transporte de materia y energía de un lugar a otro (McNeill, 2000). Posteriormente, los seres vivos, al aumentar en masa y número, alteran los flujos de materia y energía, transformando la distribución y abundancia de materiales entre diversos reservorios (Naeem, 2002). Finalmente, la actividad humana, desde la invención de la agricultura hasta la revolución industrial, ha ampliado la escala e intensidad de su impacto en el planeta (McNeill, 2000; Steffen et al., 2011). Actualmente, este impacto humano equipara los mayores eventos de cambio ambiental, definiendo así el período actual como la era del Antropoceno (Crutzen, 2002; Steffen et al., 2011; Zalasiewicz et al., 2010). En otras palabras, el ambiente global, sujeto a diversas fuerzas, está ahora tan influenciado por la actividad humana que se le ha denominado el Antropoceno.

Múltiples causas contribuyen al creciente impacto humano a nivel global en los ecosistemas y la biodiversidad, generando significativos problemas. En primer lugar, el cambio de uso de suelo, dinámica que se produce en el paisaje al cambiar la función o cobertura original del terreno a lo largo del tiempo, conceptualmente se ve como un flujo de terrenos que pasan de una cierta cobertura vegetal o forma de uso a otra (Sánchez Colón et al., 2009). La deforestación, fragmentación y reemplazo de los ecosistemas naturales son una de las principales causas globales de pérdida de biodiversidad (Challenger & Dirzo, 2009). En el caso de México, para las selvas húmedas, selvas secas y matorrales, el patrón general involucra la eliminación de los ecosistemas primarios y secundarios para dedicar el terreno a la agricultura o la ganadería. Eventualmente, en una parte de esos terrenos puede ocurrir la regeneración natural (sucesión secundaria), mientras que otra parte se ocupará para expandir pueblos o ciudades, situación donde raramente ocurre una reconversión a otros usos de suelo y menos el restablecimiento de la vegetación natural (Sánchez Colón et al., 2009). En segundo lugar, el aumento del consumo energético, predominantemente impulsado por la utilización masiva de combustibles fósiles, ha permitido el incremento y la diversificación de las actividades humanas (McNeill, 2000; Zalasiewicz et al., 2010). Estos factores han resultado en un aumento de la población, incrementando la demanda de recursos (McNeill, 2000) (Figura 1.1. a.). Como consecuencia de estas actividades, se ha observado un aumento en la emisión de gases de

efecto invernadero (GEI), como CO₂ y CH₄, contribuyendo al cambio climático actual (IPCC, 2001; Steffen et al., 2011), impulsando junto con el acelerado cambio de uso de suelo, un nuevo período de extinción masiva de especies (Pievani, 2014) (Figura 1.1.b.).

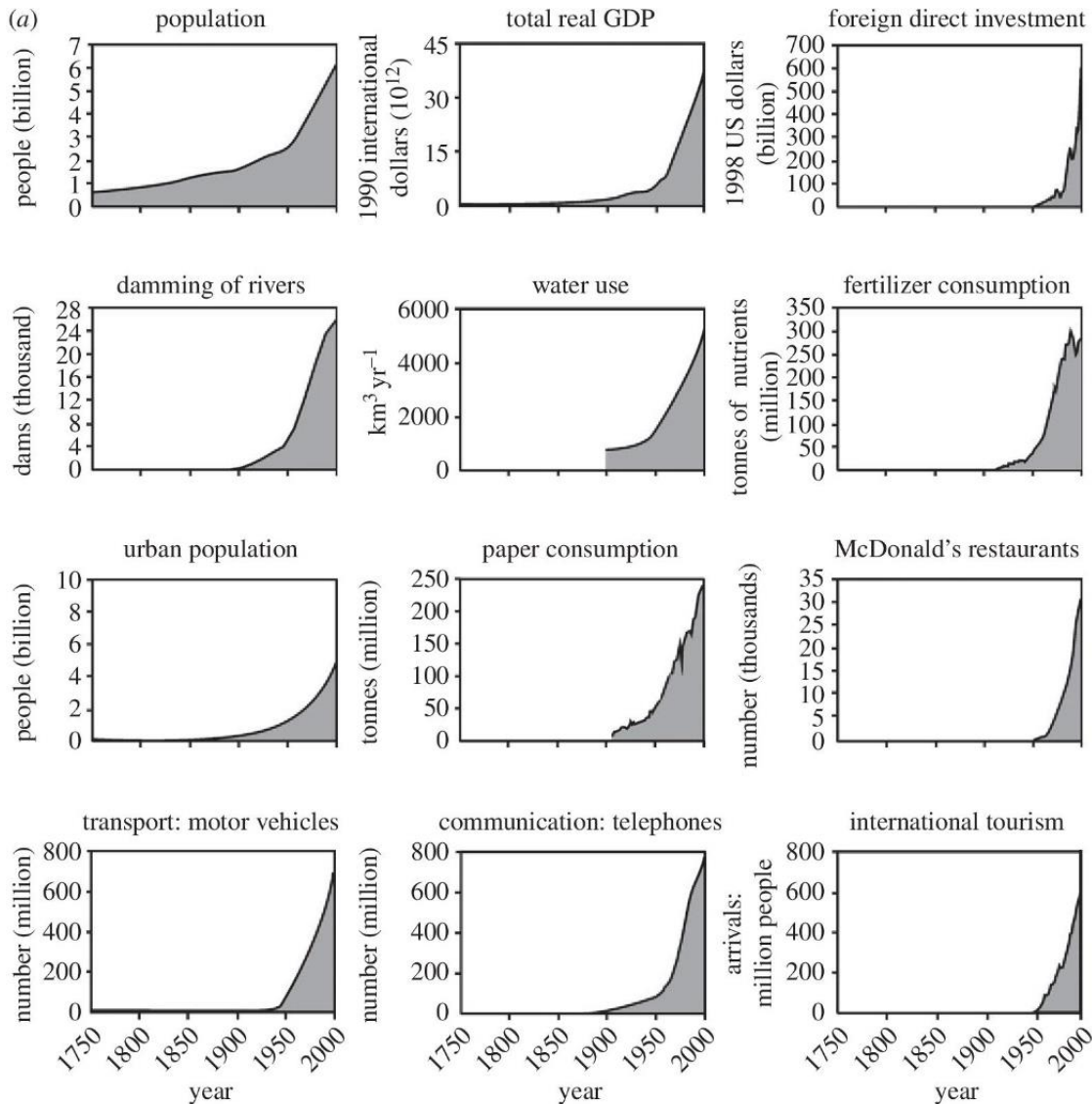


Figura 1.1.a. Doce indicadores del incremento de la actividad humana desde el año 1750 hasta el año 2000: Población, PIB real total, Inversión Extranjera Directa, Represamiento de ríos, Uso de agua, Consumo de fertilizantes, Población urbana, Consumo de papel, Restaurantes McDonald's, Vehículos motorizados, Número de teléfonos y Turismo internacional. Tomado de Steffen et al. (2011).

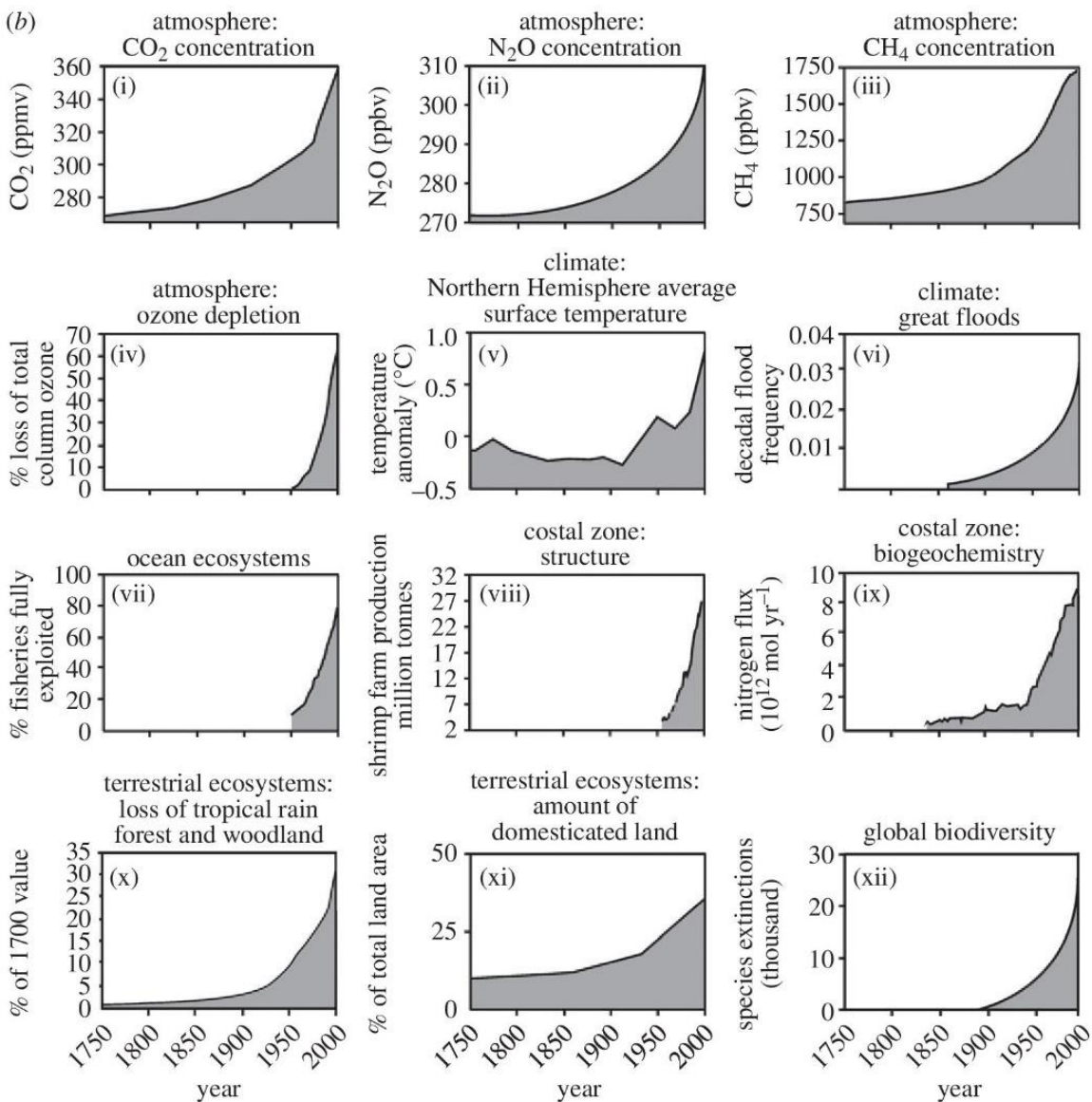


Figura 1.1.b. Doce indicadores de cambios a escala global en el sistema terrestre como resultado del incremento de la actividad humana desde el año 1750 hasta el año 2000: concentración de dióxido de carbono (i), óxido nítrico (ii) y metano en la atmósfera (iii); porcentaje total de pérdida de la columna de ozono sobre la Antártida en la atmósfera, utilizando el promedio anual total de la columna de ozono y 330 unidades Dobson como base (iv); promedio de las temperaturas anómalas superficiales en el hemisferio norte (v); desastres naturales después de 1900 que resultaron en más de 10 personas muertas o más de 100 personas afectadas (vi); porcentaje de las pesquerías globales completamente explotadas, sobreexplotadas o colapsadas (vii); producción anual de camarón como indicador de alteración de zona costera (viii); fracción del flujo de nitrógeno alterado por el hombre en los márgenes costeros globales desde 1850 (ix); pérdida estimada de bosques tropicales húmedos y humedales en América latina, sur y sudeste de Asia (x); cantidad de tierra convertida en pastizal y cultivos (xi); y tasa de extinción de especies (xii). Tomado de Steffen et al. (2011).

1.1.1. Extinción de especies

La extinción de las especies es un proceso natural; no obstante, la tasa actual de extinción es anormalmente alta (Ceballos et al., 2010). En los vertebrados, la tasa promedio en el último siglo fue 100 veces mayor que la tasa media entre períodos de extinción masiva (Ceballos et al., 2015). Con la información previa y el hecho de que en el pasado ocurrieron cinco extinciones masivas, el período actual se conoce como la sexta extinción masiva (Ceballos et al., 2010). Esta pérdida de especies es más rápida que las anteriores, además, es la primera causada por una sola especie biológica, la especie humana (Ceballos et al., 2010; Pievani, 2014; Steffen et al., 2011). Este fenómeno se atribuye principalmente a la pérdida o degradación del hábitat (Dirzo & Raven, 2003; Thomas et al., 2004), que a su vez es causado por el cambio climático actual y el cambio de uso de suelo (Newbold et al., 2016; Thomas et al., 2004; Venter et al., 2016). El cambio climático altera las condiciones a las que las poblaciones están adaptadas y en las que enfrentan competidores y enemigos naturales (Thomas et al., 2004). Por otro lado, el cambio de uso de suelo implica la transformación de los hábitats naturales para fines agrícolas, extractivos o de infraestructura (Dirzo & Raven, 2003; Newbold et al., 2016; Venter et al., 2016). Para mitigar la pérdida de especies, es crucial minimizar la emisión de GEI, secuestrar carbono y proteger áreas de alta biodiversidad (Chape et al., 2005; Thomas et al., 2004).

1.1.2. Cambio climático actual

El cambio climático (CC) actual fue definido por la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC) como: “Un cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparables” (CMNUCC, 1992). Y más recientemente por el Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) como: “Un cambio en el estado del clima que puede ser identificado (por ejemplo, mediante pruebas estadísticas) por cambios en la media y/o la variabilidad de sus propiedades y que persiste durante un período prolongado, típicamente décadas o más. El cual puede deberse a procesos internos naturales o a forzamientos externos como las modulaciones de los ciclos solares, las erupciones volcánicas y los cambios antropogénicos persistentes en la composición de la atmósfera o en el uso de suelo” (IPCC, 2023). Esto implica que el CC actual es causado principalmente por el aumento antrópico del efecto invernadero

(EI) (Cunningham & Cunningham, 2017; Garduño, 2004). Este efecto es un fenómeno atmosférico natural que modifica la temperatura efectiva de la tierra (-18 °C), al permitir que la radiación solar de onda corta del sol alcance y caliente la tierra, mientras retiene en la atmósfera la radiación de onda larga reemitida por la tierra (Garduño, 2004). Este efecto es posible gracias a la presencia de los llamados gases de efecto invernadero (GEI) como: vapor de agua (H₂O), dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄) y óxido nitroso (N₂O) (CMNUCC, 1992). La concentración atmosférica de estos gases ha aumentado significativamente desde la era industrial; por ejemplo, el CO₂ pasó de 277 ppm en 1750 a 426.17 ppm en marzo del 2024 (Joos & Spahni, 2008; Scripps Institution of Oceanography at UC San Diego, 2024) (Figura 1.2.).

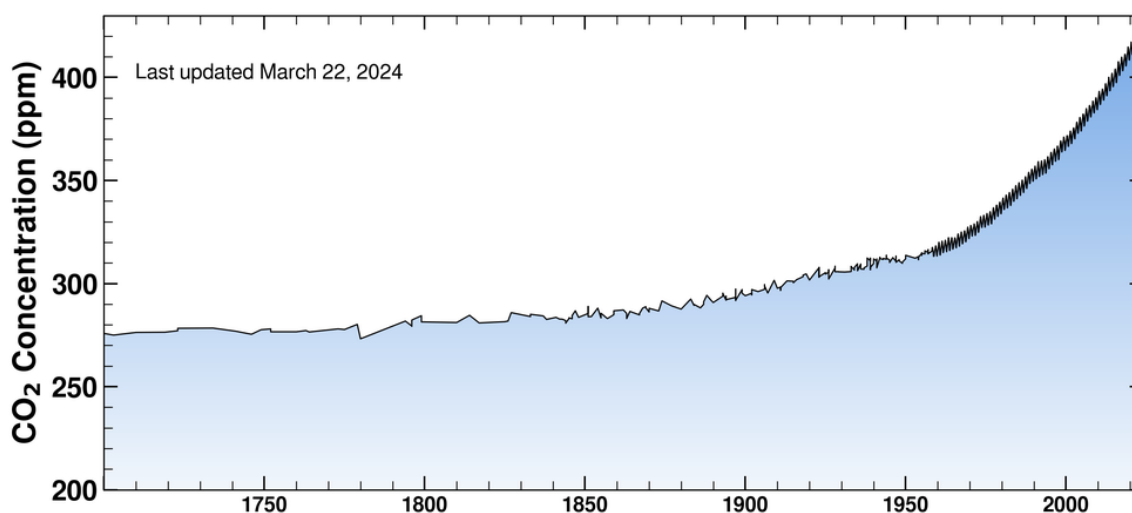


Figura 1.2. Curva de Keeling (1700 – 2024): Esta grafica representa la concentración anual de CO₂ en la atmósfera en partes por millón (ppm) a lo largo del tiempo (1700 -2024). En el eje Y, se muestran las concentraciones de CO₂, mientras que el eje X representa la línea temporal desde el año 1700 hasta el año 2024. Los datos anteriores a 1958 se basan en muestras de hielo del glaciar Law Dome (Antártida), y a partir de 1958, se utilizan mediciones realizadas en el Mauna Loa, Hawái. Tomado de Scripps Institution of Oceanography at UC San Diego (2024).

Las concentraciones actuales de CO₂ en la atmósfera no tienen precedentes en los últimos dos millones de años, y la tasa actual de aumento es al menos 10 veces más rápida que en cualquier otro momento en los últimos 800,000 años (Canadell et al., 2021). Este incremento en la concentración de GEI en la atmósfera provoca un aumento observable en la temperatura del planeta (NOAA National Centers for Environmental information, 2024) (Figura 1.3.).

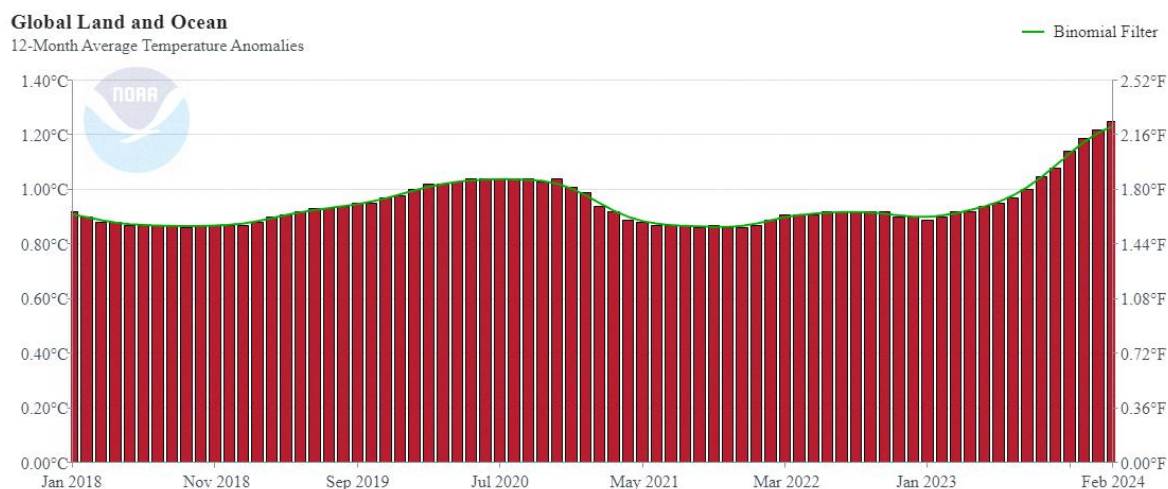


Figura 1.3. Diferencias (anomalías) en la temperatura media mensual global terrestre y oceánica respecto al promedio del siglo XX (1901-2000). En esta gráfica, el eje Y representa la diferencia en °C y °F respecto al promedio de temperatura del siglo XX, siendo + 0.0 el valor de ese promedio. En el eje X, se muestran los meses desde enero de 2018 hasta febrero de 2024. La línea verde representa un filtro binomial, el cual proporciona un suavizado estadístico utilizado para revelar tendencias subyacentes en los datos. Tomado de NOAA National Centers for Environmental information (2024).

Según el Balance Global de Carbono 2023, las emisiones acumuladas de CO₂ antropogénicas entre 1850 y el 2022 son de 695 ± 70 GtC (2550 ± 260 Gt CO₂), de las cuales 70 % ocurrieron desde 1960 y 33 % desde el año 2000. Durante el período histórico de emisiones (1850 – 2022), el 31 % de estas fueron debidas al cambio de uso de suelo; sin embargo, las emisiones fósiles han ido creciendo mientras las causadas por el cambio de uso de suelo no, por lo que si acotamos al período comprendido entre 1960 y el 2022 o durante la década comprendida entre los años 2013 y el 2022, la contribución de emisiones asociadas al cambio de suelo es de 18 % y 12 % respectivamente (Friedlingstein et al., 2023) (Figura 1.4.). Esto se debe principalmente a la combustión de biomasa forestal y la descomposición del material vegetal remanente y del carbono del suelo (van der Werf et al., 2009). Conjuntamente con las emisiones de la quema de combustibles fósiles, esto ha resultado en una tasa de crecimiento de CO₂ atmosférico de 2.18 ± 0.08 ppm en el año 2022 (Friedlingstein et al., 2023).

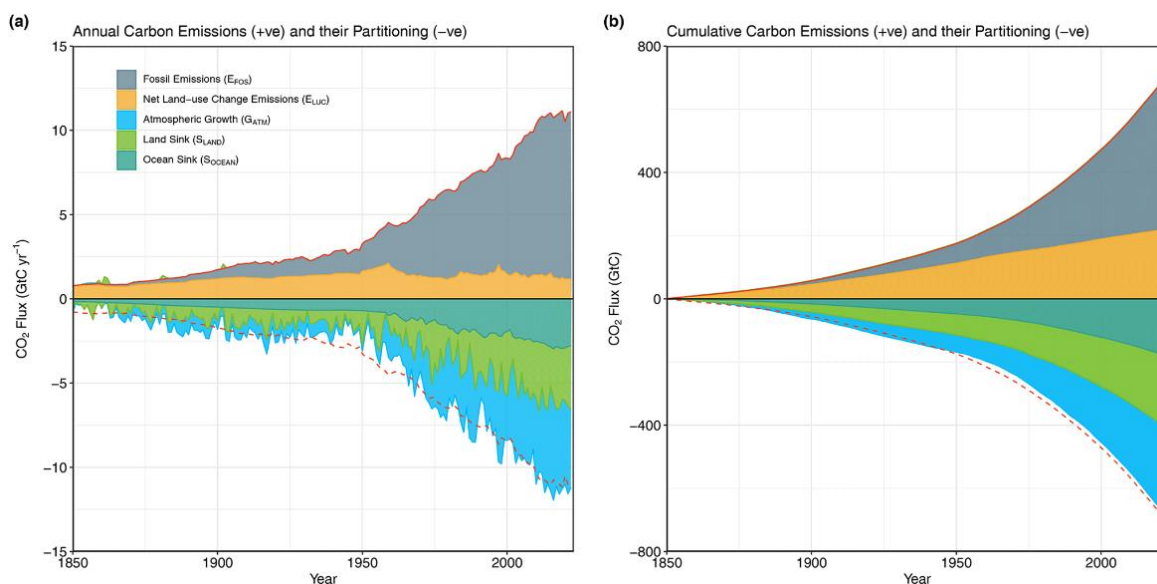


Figura 1.4. Componentes combinados del balance global de carbono como una función del tiempo, para las emisiones de CO₂ fósil y emisiones por cambio de uso de suelo, también como su partición entre los principales reservorios: la atmósfera, la tierra y el océano. La parte (a) muestra las estimaciones anuales de cada flujo (en Gt C yr⁻¹) y la parte (b) el flujo acumulado desde el año 1850 (la suma de todos los flujos anuales previos, en Gt C). En ambas partes: el eje X representa una línea de tiempo desde 1850 hasta 2023. El eje Y sobre el cero presenta las emisiones de CO₂, y debajo, una partición de los principales reservorios. La línea roja representa las emisiones totales de carbono. Dado que la partición se basa en estimaciones casi independientes de observaciones atmosféricas y ensambles de modelos de procesos restringidos por datos para la tierra y el océano, y no en la suma exacta de las emisiones, existen diferencias entre la línea roja inferior y la suma de los flujos de carbono en los reservorios. Tomado de Friedlingstein et al. (2023).

Como medida de mitigación del CC, en 2010, se adoptó la estrategia de reducción de emisiones debidas a la deforestación y degradación de los bosques (REDD+). Este mecanismo busca reducir la emisión de GEI en países en desarrollo mediante: a) la reducción de la deforestación y degradación forestal; b) la conservación e incremento de las reservas forestales de carbono; y c) la gestión sostenible de los bosques (CMNUCC, 2010). Esto se ha reforzado por el Acuerdo de París (2015), que especifica la adopción de medidas para conservar y aumentar sumideros de GEI (CMNUCC, 2015). Y más recientemente en el acuerdo de Dubái (2023) durante la 28 conferencia de las partes de la CMNUCC, donde se señaló la necesidad de un mayor apoyo e inversión, para los esfuerzos destinados a detener y revertir la deforestación y degradación forestal para el año 2030 (UNFCCC, 2023).

1.2. PARADIGMA BIODIVERSIDAD – FUNCIÓN ECOSISTÉMICA

1.2.1. Biodiversidad

El término “biodiversidad”, derivado de “diversidad biológica”, fue acuñado por Walter G. Rosen en 1985 durante la primera reunión para planificar el Foro Nacional sobre Biodiversidad celebrado en Washington, DC, en 1986. Fue gracias a la memoria de este evento editada en 1988 por Edward Osborne Wilson bajo el título “Biodiversidad”, que esta palabra se incorporó al vocabulario público (Núñez et al., 2003). La biodiversidad es toda variación de la base hereditaria en todos los niveles de organización, desde los genes en una población local o especie, hasta las especies que componen toda o parte de una comunidad local, y finalmente en las mismas comunidades que componen la parte viviente de los múltiples ecosistemas del mundo (Wilson, 1997). Según el Convenio de Naciones Unidas sobre Diversidad Biológica (CNUDB), la biodiversidad se define como: “La variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas” (PNUMA, 1992). Desde la perspectiva ecológica, el término hace referencia a la complejidad y variabilidad presentes en la estructura de una comunidad, es decir, la presencia de diferencias entre los elementos que componen la comunidad (Jost & González-Oreja, 2012). Sin embargo, es a nivel de especie donde este término ha sido más ampliamente utilizado por los ecólogos y biólogos de la conservación (Colwell, 2009).

La riqueza de especies, que simplemente consiste en el conteo del número de especies en una comunidad, es la forma más común y sencilla de medir la biodiversidad (Chao et al., 2014). Sin embargo, esta medida enfrenta dos problemas principales:

1) El problema del muestreo: En las comunidades naturales, pocas especies son comunes y muchas son raras, lo que hace que las muestras recojan valores incompletos de riqueza, subestimando la verdadera biodiversidad de especies. Esto ocasiona que el número de especies muestreadas dependa del área muestreada, el número de individuos contados o el número de muestras utilizadas (Colwell, 2009; Jost, 2018).

2) El problema de la abundancia: la riqueza de especies no tiene en cuenta la abundancia relativa de las especies, asignando el mismo valor a las especies raras que a las más abundantes (Jost, 2006, 2018; Jost & González-Oreja, 2012). Sin embargo, intuitivamente se puede pensar que la mayor biodiversidad posible ocurre cuando todas las especies son

igualmente comunes, y la menor cuando todas excepto una son extremadamente raras (Chao et al., 2014; Jost, 2018). Además, las especies raras suelen tener una contribución limitada a funciones ecosistémicas como la biomasa aérea (Schwartz et al., 2000).

Para abordar el problema de muestreo, se pueden realizar comparaciones estandarizadas de riqueza de especies mediante la interpolación con rarefacción a un nivel común de abundancia o esfuerzo de muestreo. También es posible utilizar estimadores de riqueza para extrapolar el valor desconocido de la asíntota de la curva de acumulación de especies (Chao et al., 2014; Colwell, 2009). Para el problema de la abundancia, los ecólogos han introducido una variedad de índices de biodiversidad, que son funciones matemáticas que combinan la riqueza con la equitatividad (medida de la distribución de abundancias relativas de individuos de las diferentes especies). Valores altos de riqueza y equitatividad reflejan una biodiversidad alta (Jost & González-Oreja, 2012). Los índices más utilizados son el índice de Shannon y el índice de Simpson (Chao et al., 2014; Jost, 2006, 2007; Jost & González-Oreja, 2012). El índice de Shannon, derivado de la teoría de la información, indica la incertidumbre sobre la especie de un individuo seleccionado al azar de la comunidad. Alcanza su valor mínimo cuando todas las especies menos una son extremadamente raras y su valor máximo cuando todas las especies son igualmente comunes (Jost, 2018). Por otro lado, el índice de Simpson indica la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a especies distintas. Su valor es mínimo cuando todas las especies menos una son extremadamente raras y máximo cuando todas las especies son igualmente comunes (Jost, 2018). Sin embargo, estos índices enfrentan algunas dificultades para su interpretación:

1) Variación en el rango de valores y unidades: Mientras que la riqueza es una medida discreta con valores enteros expresados en especies, el índice de Shannon es una función continua sin límite superior y con unidades cambiantes dependiendo de la base utilizada para calcularlo, nats (base "e"), bits (base 2) y decits (base 10). El índice de Simpson es una probabilidad que no puede superar la unidad. Debido a estas diferencias no se pueden comparar entre sí (Jost, 2018; Jost & González-Oreja, 2012).

2) Principio de replicación intuitiva o duplicación: Se refiere a la lógica de replicación que se aplica a la riqueza, la cual es inválida cuando se aplica a los otros dos índices. Por ejemplo, si tenemos dos ensamblajes con ocho especies, todas igualmente comunes y ninguna compartida, al unirse, el valor de la riqueza sería de dieciséis, es decir, se duplica. Sin embargo, al calcular el índice de Shannon, por ejemplo, con logaritmo base dos, obtendríamos un valor de 3 y 4 bits respectivamente. En el caso del índice de Simpson, cuyo valor no puede

exceder de uno, su valor casi alcanzaría la unidad, por lo que agregar otra comunidad con el mismo valor de diversidad no resultaría en un aumento significativo (Chao et al., 2014; Jost, 2018; Jost & González-Oreja, 2012).

En 1972, M. O. Hill descubrió que los índices de biodiversidad aparentemente no relacionados, podían ser generados por una única fórmula maestra al variar un parámetro q , el cual controla la sensibilidad del cálculo a las abundancias relativas de las especies. Esto demostró que estos índices eran puntos específicos en un continuo de diversidad (Colwell, 2009; Jost, 2018). Hill, junto con los economistas Hannah y Kay, descubrieron que estas fórmulas maestras podían ser transformadas para generar un grupo de cálculos que cumplieran con el principio de replicación, expresándose en unidades de número equivalente de especies (Jost, 2018). El número equivalente de especies representa la cantidad de elementos igualmente probables necesarios para producir un valor dado de un índice de biodiversidad (Jost, 2007). En 2005, Jost revisó estas relaciones y presentó argumentos para preferir la versión exponencial del índice de Shannon y la versión recíproca del índice de Simpson (Colwell, 2009). Este grupo de cálculos, conocidos como números de Hill, utiliza el orden q para indicar su sensibilidad a la rareza de especies: a) q_0 representa la riqueza de especies, siendo completamente insensible a la abundancia de las especies; b) q_1 es el exponencial de Shannon, ponderando cada especie por su frecuencia; c) q_2 es el inverso de Simpson, indicando el número de especies comunes (Chao et al., 2014; Jost, 2006, 2007; Jost & González-Oreja, 2012) (Tabla 1.1.).

Tabla 1.1. Expresiones matemáticas utilizadas para el cálculo de los índices de biodiversidad y para su transformación a números de Hill. S = número de especies; H = índice de Shannon; D = índice de Simpson; p_i = abundancia relativa de la especie i (el número de individuos de la especie i en la comunidad dividido por el número total de individuos de todas las especies); q = parámetro que determina la sensibilidad de la fórmula a las abundancias relativas de las especies.

Índices tradicionales	Números de Hill
$S = \sum_{i=1}^S p_i^0$	$q^0 = \sum_{i=1}^S p_i^0$
$H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$	$q^1 = \exp(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i)$
$D = \sum_{i=1}^S p_i^{-2}$	$q^2 = 1 / (\sum_{i=1}^S p_i^{-2})$

1.2.2. Subdisciplina: Biodiversidad y funcionamiento ecosistémico

A inicios de 1990, surgió un gran interés por entender las consecuencias ambientales de la pérdida de biodiversidad (Loreau et al., 2001). Este interés ocasionó un debate de tal magnitud que cambió el paradigma ecológico dominante, el cual, veía a la biodiversidad como un factor

pasivo que respondía al cambio ambiental y a las funciones ecosistémicas (van der Plas, 2019). Con el paradigma dominante, el interés de la ecología era predecir la respuesta de la biodiversidad al cambio ambiental (Naeem, 2002). Sin embargo, el nuevo paradigma sugiere que las funciones ecosistémicas son gobernadas por la biodiversidad, es decir, que el ambiente es visto como una función de la biodiversidad (van der Plas, 2019). Por lo que, con este nuevo enfoque, el interés de la ecología es predecir la respuesta de los factores ambientales ante el cambio de la biodiversidad (Naeem, 2002). Tradicionalmente, la biodiversidad es estudiada por los ecólogos de comunidades quienes la exploran viendo patrones en la distribución y abundancia de especies como una función de factores bióticos y abióticos (Naeem, 2002). Mientras, la función ecosistémica es estudiada por los ecólogos de ecosistemas quienes estudian la transformación y flujo de materia y energía (Grimm, 1994). Por lo que, la ecología de comunidades y la de ecosistemas se desarrollaron como dos subdisciplinas relativamente separadas (Naeem, 2002). De manera que, el “paradigma Biodiversidad - Función ecosistémica” (PBFE), generó el nacimiento de una nueva subdisciplina ecológica llamada “Biodiversidad y Funcionamiento Ecosistémico” sintetizando la ecología de comunidades y la ecología de ecosistemas (Naeem, 2002; van der Plas, 2019) (Figura 1.5.).

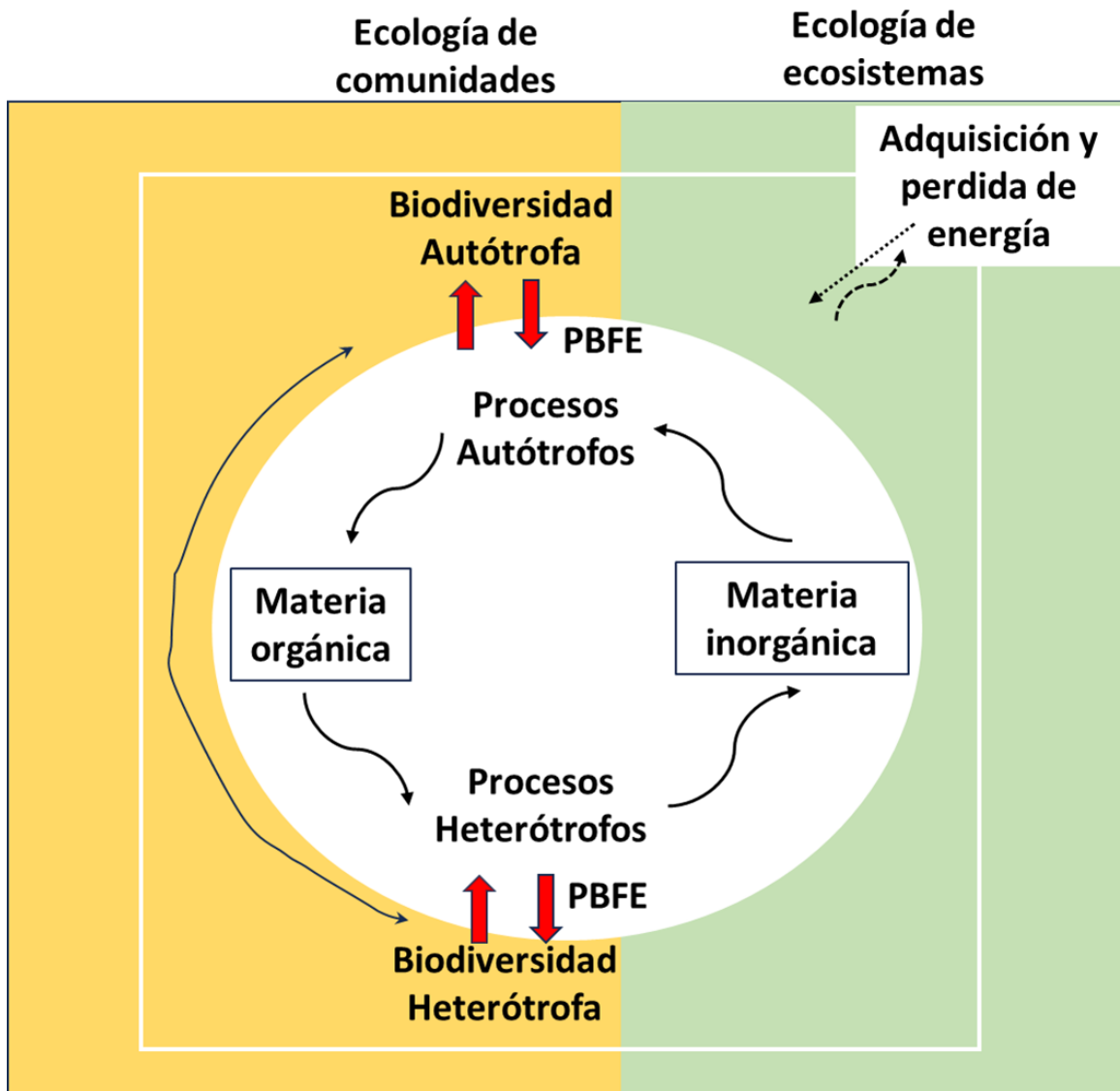


Figura 1.5. Sintetizando la ecología de comunidades y la ecología de ecosistemas en un nuevo paradigma, el paradigma Biodiversidad – Función ecosistémica (PBFE). Las disciplinas tradicionalmente separadas, ecología de comunidades (porción amarilla a la izquierda, representa interacciones bióticas dentro y entre grupos tróficos) y ecología de ecosistemas (porción verde a la derecha, representa los reservorios de materia, los procesos ecosistémicos que mueven la materia entre reservorios y la entrada y salida de materia y energía) son mostradas como dos partes entrelazadas unidas por el PBFE. Paradigma donde la biodiversidad gobierna la magnitud, variabilidad y estabilidad de los procesos ecosistémicos. Modificado de Naeem (2002).

A lo largo del tiempo, esta nueva subdisciplina ha generado muchas preguntas que, a su vez, han dejado certezas y cuestionamientos. Las cuatro preguntas más importantes son: 1) ¿La biodiversidad tiene efectos reales en las funciones ecosistémicas?; 2) ¿Qué procesos o

mecanismos explican la respuesta de las funciones ecosistémicas al cambio de la biodiversidad?; 3) ¿Qué tan general es el efecto de la biodiversidad en las funciones ecosistémicas?; y 4) ¿Qué tan grandes son estos efectos comparados con otros factores? (Naeem, 2002; Tilman et al., 2014).

La primera pregunta generó tres hipótesis principales, las cuales son: a) la no existencia de una relación, b) la existencia de una relación lineal, y c) la existencia de una relación asintótica en la cual una pequeña cantidad de biodiversidad es responsable del grueso de las funciones ecosistémicas (Vitousek & Hooper, 1994), siendo la tercera hipótesis la más aceptada actualmente (Naeem, 2002). Además, ahora se sabe que la estabilidad de las funciones ecosistémicas depende de la biodiversidad y que el número mínimo de especies requerido para mantener esta estabilidad aumenta mientras más cambiante es el ambiente (Loreau et al., 2001).

Para responder a la segunda pregunta sobre los procesos o mecanismos que generan la respuesta de las funciones ecosistémicas al cambio en la biodiversidad, se han propuesto diferentes respuestas. En primer lugar, el efecto de la complementariedad de nichos, que afirma que una mayor biodiversidad conduce a una mayor eficiencia en la explotación local de los recursos (Naeem et al., 1995; Naeem et al., 1994). Es decir, la diversidad fomenta la producción de biomasa a través de la complementación de nichos o mediante la facilitación entre especies que incrementan la adaptación de las comunidades mediante la adaptación de las especies (Loreau & Hector, 2001). En segundo lugar, el efecto de la selección o del muestreo, que postula que mientras más diversa es una comunidad, mayor es la probabilidad de tener especies con alto impacto en la función ecosistémica (Huston, 1997). Es decir, este proceso ocurre cuando los cambios en el rendimiento relativo de las especies, en una mezcla de especies, están relacionados de manera no azarosa con sus rasgos en monocultivo (Loreau & Hector, 2001). De manera general, ambos efectos son complementarios. Posteriormente, Loreau & Héctor (2001) desarrollaron un método matemático aditivo para evaluar la proporción del efecto debido a la complementariedad de nichos y la proporción debida al efecto de muestreo, y este método ha sido ampliamente utilizado en estudios dentro del paradigma biodiversidad – función ecosistémica. Aunque algunos intentaron desestimarlos, aún se considera que es la mejor manera de estimar los efectos de la biodiversidad sobre el funcionamiento ecosistémico (Loreau & Hector, 2019; Pillai & Gouhier, 2019; Wagg et al., 2019).

En relación con la tercera pregunta sobre qué tan general es el efecto de la biodiversidad,

actualmente, sabemos que las funciones ecosistémicas varían en el tiempo, y entendemos que cada una responde de manera diferente a la pérdida de especies (Hector et al., 2001; Naeem et al., 1994). Sin embargo, desconocemos el impacto de cada especie en las funciones ecosistémicas en el rango completo de procesos biogeoquímicos de cada ecosistema, aunque sabemos que el efecto de una especie individual varía en el largo plazo y entre funciones ecosistémicas (Hector et al., 2001). De manera general, estudios comparativos en comunidades vegetales han mostrado que la pérdida de especies no dominantes no genera un efecto en el corto plazo, pero sí en el largo plazo, cuando la pérdida de una especie no dominante puede ocasionar el cambio en la composición de las especies dominantes (Grime, 1998). Es decir que el efecto a largo plazo y a escala de paisaje de la pérdida de especies individuales es desconocido (Hector et al., 2001).

Con respecto a la última pregunta, que investiga el tamaño del efecto de la biodiversidad en comparación con el efecto de otros factores, se ha propuesto que cuando la biodiversidad tiene un mayor efecto en las funciones ecosistémicas que las condiciones abióticas, la magnitud de ese efecto varía con las características funcionales de las especies presentes en el ecosistema y con el contexto ambiental en que estas interactúan, dando lugar a un continuo de valores (Hooper et al., 2005). En un paisaje homogéneo que no ha experimentado disturbios, la fuerza de la relación entre la biodiversidad y las funciones ecosistémicas resulta enteramente del efecto de selección, es decir, de la presencia o ausencia de una especie dominante muy productiva o muy poco productiva. Cuando un disturbio afecta a este sistema, la productividad puede incrementar, decrecer o mantenerse constante, y esto depende únicamente de la adición, extinción o del no cambio de la especie dominante (Petchey, 2000). Algunos ejemplos documentados de este aumento o disminución de funciones ecosistémicas son: a) la introducción del tamarindo de raíces profundas (*Tamarix sp.*) en los desiertos de Mojave y Sonora, que aumentó el agua y los solutos del suelo accesibles para la vegetación, mejorando la productividad y aumentando la hojarasca y las sales en la superficie, pero inhibiendo la regeneración de muchas especies nativas; y b) la introducción de la gramínea perenne, *Agropyron cristatum*, en las grandes llanuras de América del Norte. Esta especie tiene una asignación de carbono sustancialmente menor a las raíces en comparación con las gramíneas nativas de la pradera. Por lo tanto, el suelo bajo *A. cristatum* tiene niveles más bajos de nitrógeno disponible y aproximadamente un 25% menos de carbono total que el suelo de la pradera nativa, lo que resultó en una reducción equivalente de 480×10^{12} g de carbono almacenado en el suelo (Chapin III et al., 2000).

Por otra parte, en un paisaje heterogéneo que no ha experimentado disturbios, la relación positiva de la biodiversidad con las funciones ecosistémicas resulta del efecto de la complementariedad de nichos (Cardinale et al., 2000). En este caso, la fuerza del efecto depende de la extensión del recurso usado de manera complementaria, es decir, que mientras haya menos superposición en el uso de los recursos, mayor será el efecto de la biodiversidad en las funciones ecosistémicas (Petchey, 2000). Cuando un disturbio afecta a un sistema heterogéneo, el efecto positivo de la biodiversidad en la función ecosistémica se debe a la interacción de los efectos de selección y complementariedad de nicho (Cardinale et al., 2000). Por otro lado, también sabemos que algunas condiciones abióticas pueden tener un mayor efecto en las funciones ecosistémicas que la biodiversidad. Por ejemplo, en bosques boreales el régimen natural de fuego es el principal conductor del ciclo y almacenamiento de carbono, cuando aumenta el tiempo entre grandes incendios disminuye la productividad y el almacenamiento de biomasa aérea al mismo tiempo que la tasa de descomposición de la hojarasca disminuye y aumenta la cantidad de carbono secuestrado en el suelo (Wardle et al., 2003).

1.2.3. Biomasa aérea

El almacenamiento de biomasa aérea (BA) es una de las funciones ecosistémicas más estudiadas en esta subdisciplina. En términos generales, una función ecosistémica es una variable que resume los reservorios y flujos de materiales, como el carbono o la materia orgánica (Hooper et al., 2005). La BA representa la masa seca total de los organismos vegetales vivos ubicada por encima de la superficie del suelo, generalmente expresada en unidades de materia orgánica seca, como toneladas por hectárea (Mg ha^{-1}) (Begon et al., 2018; IPCC, 2003). Las plantas generan esta biomasa mediante la fotosíntesis, un proceso en el que incorporan el CO_2 atmosférico al ecosistema utilizando la energía solar (Chapin et al., 2011). Las condiciones óptimas para que las plantas aprovechen el CO_2 atmosférico y generen nueva biomasa incluyen un suministro adecuado de agua y nutrientes, así como condiciones ideales de temperatura y luz (Lambers et al., 2008). El clima es el principal determinante de la producción de biomasa (Schuur, 2003). La precipitación y temperatura exhiben una relación positiva con la producción de biomasa: por ejemplo, en los trópicos, hay más biomasa en los bosques húmedos que en los secos. También, aumenta con la temperatura, siendo mayor en los bosques tropicales que en los bosques templados. Sin embargo, niveles extremadamente altos de precipitación ($> 3 \text{ m año}^{-1}$), pueden conducir a una disminución en la biomasa debido

a los efectos indirectos del exceso de humedad, como un bajo nivel de oxígeno en el suelo y la pérdida de nutrientes por lixiviación (Schuur, 2003). Es importante destacar que la materia orgánica experimenta pérdida cuando se oxida a CO₂, ya sea mediante procesos de combustión o a través de la respiración de los seres vivos (Chapin et al., 2011; Jaramillo, 2004).

La BA puede medirse de diversas maneras, siendo el método más preciso la cosecha directa, un enfoque de campo que implica el corte de árboles y la medición de sus partes (Clark et al., 2001; Wang et al., 2003). Después de este método, el uso de ecuaciones alométricas, elaboradas a partir de los datos recopilados mediante la cosecha directa, es la forma más precisa de estimar la biomasa aérea (Basuki et al., 2009). Las ecuaciones alométricas son formulas, desarrolladas mediante regresiones lineales o no lineales, que formalizan de manera cuantitativa la relación estadística entre las diferentes medidas de los árboles (como el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura del árbol, la densidad de la madera, etc.) que crecen en ambientes similares (Picard et al., 2012). Estas ecuaciones pueden ser específicas por especie (especie – específicas) o generales, construidas a partir de información de una mezcla de especies de árboles (Chave et al., 2005). La relación utilizada se deriva del desarrollo ontogénico de los individuos, que es similar para todos los árboles que crecen en el mismo ambiente, salvo la variabilidad asociada a la historia particular de cada individuo, lo que permite estimar la BA, una medida difícil de cuantificar directamente, en función de otras más fáciles de medir como el DAP y la altura (Picard et al., 2012).

Diversos estudios se han realizado para entender la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea. Algunos han reportado un patrón en forma de campana, otros han reportado una relación positiva, negativa o no clara entre ambas variables (Guo, 2003). De manera general, la relación entre la biodiversidad de plantas y la biomasa aérea es no lineal y tiende a aplanarse a altos niveles de biodiversidad (Cardinale et al., 2011). Por lo tanto, el patrón más comúnmente observado para esta relación muestra que la respuesta de la biomasa aérea se satura a altos niveles de biodiversidad (Hooper et al., 2005). Un estudio revela un consistente efecto positivo de la biodiversidad sobre la biomasa forestal (Liang et al., 2016). Sin embargo, en meta análisis basados en cientos de estudios encontraron que, tanto en estudios teóricos como experimentales realizados en sistemas simplificados, donde la pérdida de especies es simulada, la mayoría de las veces se encontró una relación positiva (Cardinale et al., 2011, 2012). Mientras que estudios en bosques tropicales naturales encontraron que las relaciones positivas son tan comunes como las negativas, pero superadas en número por las relaciones

neutras (van der Plas, 2019). Estas diferencias entre estudios se pueden explicar por varios factores, la edad (bosques más jóvenes en los experimentos que los bosques naturales estudiados) (van der Plas, 2019), la escala del análisis (global, nacional, subnacional), el tipo de bosque y la medida de diversidad usada (Lecina-Díaz et al., 2018). Por lo cual, para entender la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea es necesario considerar el efecto que sobre ella ejercen los factores antes mencionados.

1.2.4. El efecto de la escala

Uno de los factores que puede influir en la relación entre la Biodiversidad y la biomasa aérea es la escala. De manera general, los ecólogos de paisaje utilizan el término “escala” para referirse a los conceptos de extensión y grano (Gustafson, 1998). La extensión hace referencia a la longitud, área o volumen observado o analizado (Dungan et al., 2002). Por otro lado, el grano se refiere al tamaño de la unidad de medida primaria (Legendre & Legendre, 1998), es decir, a la unidad de medida más pequeña (Costanza & Maxwell, 1994). Comprender cómo varía la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea desde una escala local hasta una escala de paisaje es un gran desafío (Enquist et al., 2003, 2007). Por lo tanto, es necesario contar con estudios que examinen la relación diversidad – biomasa aérea en diferentes escalas y en diferentes ecosistemas (Bengtsson et al., 2002).

De manera general, sabemos que la relación biodiversidad – biomasa aérea depende de la escala (Sullivan et al., 2017). Por ejemplo, un estudio realizado con bases de datos de parcelas en Sudamérica, África y Asia no encontró ninguna relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea en parcelas de 1 ha. Sin embargo, en subparcelas de 0.04 ha, se encontraron en promedio, relaciones significativas (55.6 % de las relaciones fueron positivas y 44.4 % fueron negativas) (Sullivan et al., 2017). Estudios anteriores han identificado una relación positiva entre la biomasa aérea y la biodiversidad a tamaños de grano más pequeños (Chisholm et al., 2013). Además, escalar el conocimiento producido desde un nivel local a uno regional o de paisaje genera mucha incertidumbre (Loreau et al., 2001). Actualmente, la relación a escala de paisaje entre la diversidad y la biomasa aérea es poco clara, y los experimentos a escala de 1 ha han arrojado resultados contradictorios (Sullivan et al., 2017). Conocer la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea a escalas relevantes para la toma de decisiones permite concentrar los esfuerzos de conservación en sitios que favorezcan tanto la conservación de la biodiversidad como de la biomasa aérea (Sullivan et al., 2017).

En términos de extensión, en estudios que abarcan extensiones espaciales grandes, es común encontrar una relación lineal positiva, ya que a estas escalas, la heterogeneidad ambiental es el principal factor determinante de las relaciones observadas (Zhang et al., 2011). En general, numerosos estudios han informado que extensiones espaciales mayores fomentan una mayor variabilidad ambiental, lo que aumenta las oportunidades para el efecto de complementariedad debido a la diferenciación de nichos (Gonzalez et al., 2020). Dado que asumimos que las especies se adaptan de manera diferente a diversos ambientes y que ninguna especie puede existir en todos ellos, esperamos que la heterogeneidad ambiental promueva el funcionamiento ecosistémico mediante la complementariedad espacial de nicho (Williams et al., 2017). Incluso si no hubiera coexistencia a escalas locales, la variación en la dominancia de especies podría resultar en un efecto de complementariedad de nicho a escalas espaciales grandes, generando así una relación positiva entre la diversidad y la biomasa aérea en esas escalas (Winfree et al., 2018).

1.3. LA SUCESIÓN ECOLÓGICA

Otro factor que se sabe influye en la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea es la sucesión ecológica. Este es un término que hace referencia a la forma en que las comunidades se reensamblan después de un disturbio natural o antropogénico (Chang & Turner, 2019). Cuando hablamos de la sucesión generalmente nos referimos a la sucesión secundaria que representa el reemplazo secuencial de especies en una comunidad ecológica después de un disturbio, ya sea de origen natural o antrópico, es un fenómeno que abarca cambios en la composición de especies, la estructura, el funcionamiento del ecosistema e incluso cambios de ecosistemas (Connell & Slatyer, 1977; Horn, 1974; Prach & Walker, 2011). La dinámica de la sucesión secundaria está intrínsecamente ligada a la naturaleza específica del disturbio sumado a las condiciones bióticas y abióticas presentes en el área afectada (Almazán-Núñez et al., 2012). Puede ser descrita en función de sus componentes: a) los mecanismos, las interacciones que contribuyen al cambio sucesional, por ejemplo: la dispersión, el establecimiento de las especies, la competencia y la facilitación; b) los estadios, fases de la sucesión: temprana, media y tardía; c) las trayectorias, patrones temporales de cambio de la vegetación, de tipo convergente, divergente, paralelo o circular; d) causas, agentes, circunstancias y acciones responsables de los patrones sucesionales (Bakker et al., 1996; Prach & Walker, 2011).

La sucesión puede estudiarse mediante diferentes métodos, sin embargo, en bosques

tropicales, la mayoría del conocimiento se deriva de estudios de cronosecuencias, donde se sustituye el tiempo por el espacio. Esto implica medir sitios con diferentes edades sucesionales en un único momento para inferir patrones sucesionales (Chazdon, 2008; Guariguata & Ostertag, 2001; Pickett, 1989). Destacando los efectos acumulativos de los procesos ecológicos, la información proviene de un solo momento en varios sitios dentro de un rango de edades sucesionales (Chazdon et al., 2007), permitiendo un análisis a lo largo de un extenso marco temporal que no sería factible de medir de otra forma (Foster & Tilman, 2000). No obstante, no facilita el análisis directo de procesos básicos que controlan el cambio sucesional como el crecimiento, la mortalidad y el reclutamiento (Chazdon et al., 2007).

Una crítica importante sobre el uso de cronosecuencias es que asumen que los mismos procesos de sucesión ocurren en todos los sitios, suponiendo que representan puntos a lo largo de un continuo en lugar de trayectorias independientes (Chazdon et al., 2007). Esta suposición se basa en que las condiciones ambientales, historias del sitio y disponibilidad de semillas son similares en todos los sitios y a lo largo del tiempo (Chazdon, 2008), tratando la variación espacial y temporal como equivalentes (Pickett, 1989). Por lo tanto, para evitar sesgos, la selección de sitios debe basarse en estimaciones precisas, independientes y verificables de la edad del sitio, y usar cronosecuencias altamente replicadas que incluyan el mismo rango de heterogeneidad en suelos y topografía que los bosques maduros de referencia (Chazdon et al., 2007; Dupuy et al., 2012). A pesar de estas críticas, cuando se abordan cuidadosamente las condiciones ambientales, historias de disturbios, uso de suelo y disponibilidad de semillas, los resultados de las cronosecuencias pueden reflejar los cambios temporales en densidad, riqueza, diversidad, composición de formas de vida y tasas de cambio (Capers et al., 2005; Lebrija-Trejos et al., 2008, 2010). Por lo tanto, este enfoque se convierte en el modo más factible de estudiar la dinámica cambiante de estos bosques (Quesada et al., 2009).

Otro método para estudiar la sucesión son las parcelas permanentes, monitoreadas durante un largo periodo de tiempo (Bakker et al., 1996) que permiten separar las tendencias y las fluctuaciones, posibilitando extrapolar a través del rango de tiempo de las observaciones disponibles, los mecanismos, trayectorias y causas de la sucesión. Este método requiere inversiones significativas de recursos, dinero y tiempo (Álvarez et al., 2012; Bakker et al., 1996). Sin embargo, los datos de parcelas permanentes y cronosecuencias pueden ser complementarios (Bakker et al., 1996). Además, una combinación útil de ambos métodos es el remuestreo de cronosecuencias, donde se siguen sitios individuales dentro de una cronosecuencia a lo largo del tiempo (Foster & Tilman, 2000), lo que permite la extrapolación

de resultados (Quesada et al., 2009) y facilita inferir tasas sucesionales a lo largo de períodos extensos, esto es crucial dado que hay pocos estudios en parcelas permanentes que midan directamente tasas sucesionales por más de 15-20 años (Foster & Tilman, 2000).

La sucesión secundaria en BTS ha sido evaluada en múltiples sitios y de diversas maneras. Estudios antiguos sugieren que la sucesión en BTS es florísticamente más simple, con menos estadios y más rápida que en los BTH (Ewel, 1977, 1980). Sin embargo, los resultados encontrados en cronosecuencias con un umbral inferior de DAP de 1 cm, en diferentes BTS dentro de un gradiente de humedad en el sur-sureste de México, una región cercana al sitio de estudio de este trabajo, muestran que: a) en el BC se observan tres fases sucesionales mientras en el BSP observan cuatro, asemejándose más a los BTH; b) la densidad de individuos se recupera en el BC, BSC y BSP en los primeros 15 años de sucesión, sin embargo en el primer bosque los valores se estabilizan mientras que en los otros dos empiezan a decrecer como se observa en los BTH; c) la altura y la cobertura en el BC llegan al 100 y 75 % respectivamente de los niveles del bosque maduro en los primeros 13 años, mientras que en el BSP a los 60 años aun no llega; d) el área basal después de 40 años solo recupera entre el 69 y el 80 en el BC y a los 60 aún no se recupera en el BSP; e) la riqueza de especies recupera sus valores de bosque maduro a los 40 años en el BC, entre los 9 y 15 en el BSC y a partir de los 20 en el BSP, además la diversidad de especies pioneras es muy reducida en el BC en comparación con el BTH; f) la convergencia de especies entre el bosque secundario y el maduro ocurre durante los primeros 40 años en el BC y entre los 80 y 100 años en el BSP; g) además se encontró en el BSC que los sitios en cerros tienen mayor densidad de tallos y de especies, pero menor altura del dosel en comparación con sitios en zonas planas y que los sitios de mayor edad en cerros acumulan la mayor diversidad, mientras que los sitios de mayor edad en zonas planas acumulan la mayor biomasa; h) en los tres tipos de bosque la riqueza de especies se recupera más rápido que la biomasa (Dupuy et al., 2012; Lebrija-Trejos et al., 2008; López-Jiménez et al., 2019).

1.4. RELACIÓN ENTRE LA BIODIVERSIDAD Y LA BIOMASA AÉREA

En cuanto a la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea, se ha propuesto que cuando ésta se evalúa en un gradiente ambiental que incluye estadios sucesionales tempranos, intermedios y tardíos, la relación toma forma de campana (Mittelbach et al., 2001) (Figura 1.6.).

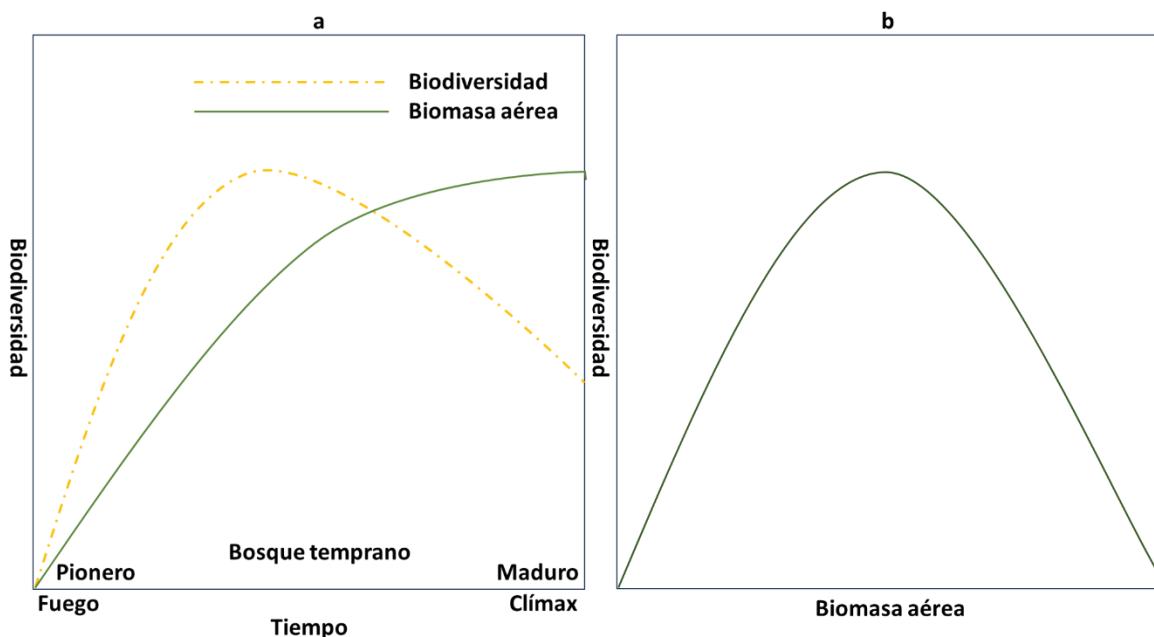


Figura 1.6. Efecto de una secuencia sucesional en la diversidad y la biomasa aérea. En la imagen a), se observa el comportamiento de ambas variables a lo largo de la sucesión, mostrándose como la diversidad se recupera primero en la sucesión y luego decrece, mientras que la biomasa aérea sigue aumentando. En b), se muestra la correspondiente relación entre la diversidad y la biomasa en el tiempo. Modificado de Guo (2003).

Cuando se examina solo una parte de la secuencia sucesional, pueden observarse tres tipos de relaciones: una relación positiva en la sucesión temprana, una menos clara en el estadio intermedio y una relación negativa en la sucesión tardía (Peet, 1981). La explicación teórica de esto es la siguiente: en la sucesión temprana, ambos atributos crecen (relación positiva); la diversidad aumenta rápidamente hasta alcanzar un máximo, mientras que la biomasa aérea lo hace de manera relativamente lenta. Esta etapa es la que presenta el mayor número de individuos y la biomasa aérea más baja. En la sucesión intermedia, la diversidad no aumenta o desciende lentamente, mientras que es la etapa en la que la biomasa aérea crece más rápidamente (relación neutra); En la sucesión tardía, la biomasa aérea crece a un ritmo bajo, mientras que la diversidad se mantiene o desciende lentamente (relación principalmente neutra algunas veces negativa). Esto, principalmente en ecosistemas templados, se debe a que, en

esta etapa, los individuos sobrevivientes crecen más grandes, el dosel de la vegetación se cierra o los sistemas de raíces se sobreponen, lo que genera competencia por la luz y los recursos subterráneos, ocasionando la eliminación de las plantas menos competitivas y evitando que nuevas entren (relación negativa) (Guo, 2003).

1.5. BOSQUES TROPICALES SECOS

En términos generales, los bosques tropicales secos (BTS) se caracterizan por tener árboles de baja estatura, pocos estratos, baja supervivencia de plántulas, una gran proporción de especies que son dispersadas por el viento y una alta frecuencia de especies que rebrotan (Bullock, 1995; Ceccon et al., 2006; Murphy & Lugo, 1986; Vesk & Westoby, 2004). Además, en los BTS maduros, la mayoría de los árboles muertos se mantienen en pie, lo que resulta en bajas tasas de formación de claros y tamaños reducidos de los mismos. Esto implica que las condiciones de luz no son críticas para el establecimiento de plántulas (Pickett et al., 2008), siendo la disponibilidad de agua y de nutrientes los principales factores limitantes para el crecimiento y la supervivencia de las plantas (Borchert, 1994; Poorter & Kitajima, 2007).

La relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea se ha estudiado en diversos ecosistemas como pastizales (Grime, 1998; Loreau & Hector, 2001; Zhu et al., 2016), bosques templados (Liang et al., 2016; Wasof et al., 2018), bosques tropicales húmedos (BTH) (Sapijanskas et al., 2013), y bosques tropicales secos (Álvarez-Yépiz & Dovčiak, 2015). Sin embargo, existen pocos estudios en este último ecosistema, el cual enfrenta diversas amenazas derivadas de la actividad humana, consolidándolos como uno de los ecosistemas más amenazados en el mundo, según la Lista Roja de Ecosistemas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Ferrer-París et al., 2019). Los BTS tienen una rica historia como hogar de civilizaciones precolombinas, han experimentado una interacción significativa con nuestra especie a lo largo del tiempo (DRYFLOR et al., 2016). De hecho en el trópico Americano, los primeros asentamientos humanos, el inicio de la agricultura y la crianza de animales tuvieron lugar en este ecosistema (Piperno & Pearsall, 2000).

En términos generales, las condiciones climáticas y los suelos fértiles de las regiones tropicales secas, junto con otros factores bióticos y abióticos favorables para la agricultura, han promovido la conversión de estos bosques en tierras de cultivo, generando densidades poblacionales significativas en estas áreas (DRYFLOR et al., 2016; Ewel, 1999). Este proceso ha llevado a que los BTS experimenten la tercera mayor tasa de deforestación a nivel global solo después de los bosques boreales y de los BTH

(Hansen et al., 2010; Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019). Como consecuencia directa, la extensión de los BTS para el año 2004 respecto a su extensión potencial se redujo un 49 % a nivel mundial, un 80 % en el continente Americano y un 70 % en México (Curry, 2020; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010; Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019). Se estima que entre el 2001 y el 2020 se perdió el 11 % de la cobertura mundial de este bosque, 5.04 % de la cobertura en México y un 12.67 % en Yucatán (Ocón et al., 2021).

A pesar de estos impactos significativos, los BTS han recibido una atención académica notablemente limitada en comparación con los BTH. Se registra hasta cuatro o cinco veces menos investigación sobre BTS que sobre BTH, y la literatura sobre la restauración de BTS representa solo el 3 % de la existente para los BTH (Hasnat & Hossain, 2019). También la falta de protección es evidente, ya que solo el 8 % de las áreas restantes de BTS en el mundo se encuentran bajo alguna forma de protección, con un 4.5 % en el continente americano y un 0.2 % en México (Curry, 2020; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010; Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019). En resumen, la combinación de una prolongada interacción con la actividad humana, altas tasas de deforestación, fragmentación, alteración y protección insuficiente han llevado a los BTS a un estado crítico de conservación.

Según la red de investigación colaborativa Tropy-Dry, los BTS se encuentran en zonas con una temperatura media anual de al menos 25 °C y una precipitación total anual que oscila entre 700 y 2000 mm. Durante al menos tres meses al año, la precipitación es inferior a 100 mm/mes, momento en el cual más del 50 % de los árboles pierden sus hojas (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Es crucial resaltar que estos bosques constituyen un extenso depósito de carbono tropical, ya que su productividad abarca entre el 50 y el 70 % de la observada en los BTH, ocupando una extensión considerable en la zona tropical (Corona-Núñez et al., 2021; Hasnat & Hossain, 2019). Se estima que los BTS cubren aproximadamente el 16.8 % de la masa terrestre tropical y subtropical, equivalente al 42 % de la superficie total ocupada por bosques tropicales (Curry, 2020). La mayoría de estos bosques se localiza entre los trópicos de Cáncer y de Capricornio (Hasnat & Hossain, 2019), con un 54.2 % en Sudamérica, un 42 % distribuido entre Norteamérica, Centroamérica, África y Eurasia, y solo un 3.8 % en Australia y el sudeste de Asia (Miles et al., 2006). Además, los BTS exhiben una marcada biodiversidad, un alto nivel de endemismo y un notable recambio de especies vegetales (DRYFLOR et al., 2016). Lo que significa que pocas especies están muy extendidas y son compartidas entre muchas áreas de BTS (Dick & Pennington, 2019). Su biodiversidad equivale a entre un 30 % y un 90 % de la observada en los BTH, con aproximadamente un 40 % de especies exclusivas de los BTS.

(Curry, 2020; Sánchez-Azofeifa & Portillo-Quintero, 2011; Hasnat & Hossain, 2019). Debido a las fuertes barreras adaptativas, como las lluvias erráticas o las condiciones edáficas distintivas, que impiden que los migrantes se establezcan, pocas especies están muy extendidas y son compartidas entre muchas áreas de BTS (Dick & Pennington, 2019).

1.5.1. Bosques tropicales secos de la península de Yucatán

En México, los BTS se distribuyen en una banda casi continua a lo largo de la costa del Pacífico, algunas áreas se encuentran en el interior, en la costa del golfo de México y del Caribe, así como en la punta de Baja California Sur (Curry, 2020). Los BTS de la península de Yucatán constituyen la segunda mayor extensión forestal de América Latina (Dupuy Rada et al., 2015). Estos bosques destacan por su gran biodiversidad y un alto endemismo de especies (Durán & Méndez, 2010; Ibarra-Manríquez et al., 2002), siendo una de las composiciones florísticas mejor estudiadas en México (Dupuy Rada et al., 2015). La península de Yucatán alberga el mayor reservorio de carbono natural de México, con una estimación de 3554 Pg. (10^{15} g) de carbono aéreo (REDD+, 2013), y cuenta con tres sitios de monitoreo intensivo de carbono (Dupuy Rada et al., 2015). Los BTS de Yucatán representan el 34.68 % de los BTS remanentes de México para el año 2020 (Ocón et al., 2021). Estos bosques pueden clasificarse en diferentes tipos dependiendo de la precipitación anual, la temperatura, la duración del período seco y el porcentaje de árboles deciduos (Tanjina Hasnat & Kamal Hossain, 2019).

Algunos de los tipos de BTS más representativos de la península de Yucatán, presentados según un gradiente de humedad de menor a mayor, según Rzedowski son: el bosque tropical caducifolio (BC), el bosque tropical subcaducifolio (BSC) y el bosque tropical subperennifolio (BSP) (Rzedowski, 2006). Ecosistemas denominados por Miranda & Hernández X. como selva baja caducifolia, selva alta o mediana subcaducifolia y selva mediana o alta subperennifolia (Miranda & Hernández X, 1963). El BC es un tipo de bosque dominado por especies arborescentes que pierden sus hojas en la época seca del año; cuenta con una temperatura media anual de 27 °C; una precipitación media anual entre 800 y 900 mm; un período de lluvias desigual que divide el año en secas y lluvias; una altura de dosel de entre 5 y 12 m; con uno o máximo dos estratos arbóreos; con escasa presencia de trepadoras o epifitas; dominancia compartida entre pocas especies (Flores-Guido et al., 2010; Miranda & Hernández X, 1963; Rzedowski, 2006). El BSC es un tipo de bosque donde: entre el 50 y el 75 % de los árboles dejan caer sus hojas en la temporada de secas, pero, varias especies están verdes todo el año, por lo que, presenta cierto verdor aun en la parte más seca del año; la temperatura media anual

es de 26 °C; una precipitación promedio anual entre 1000 y 1100 mm; un período de lluvias y de secas diferenciado; tiene una altura de dosel que oscila entre 8 y 13 m con unos pocos árboles prominentes de entre 15 y 18 m; con dos estratos arbóreos; con un estrato herbáceo apenas existente; dominancia generalmente compartida por varias especies, aunque rara vez pasa de cinco (Miranda & Hernández X, 1963; Rzedowski, 2006). Por último, en el BSP entre el 25 y 50 % de los árboles pierden sus hojas en temporada de secas; presentan una temperatura media anual de 25 °C ; precipitación media anual entre 1000 y 1300 m; predominan árboles de 15 a 25 m de altura; dominado casi siempre por una o dos especies de árboles; presenta una abundancia de trepadoras leñosas; cuenta con tres estratos arbóreos (Miranda & Hernández X, 1963; Rzedowski, 2006). En resumen, en la península de Yucatán la extensión de los principales tipos de BTS, corresponde con el gradiente de humedad de menor a mayor, son: el bosque tropical caducifolio (19,839 km²), el bosque tropical subcaducifolio (29,304 km²) y el bosque tropical subperennifolio (62,027 km²) (Flores & Espejel, 1994).

1.6. PERCEPCIÓN REMOTA COMO HERRAMIENTA

La relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea se puede evaluar de diferentes formas una de las formas más eficientes es el uso de percepción remota. La percepción remota, definida como la observación a distancia de la superficie terrestre usando sensores montados en plataformas aéreas o espaciales (Chuvienco, 1995), se destaca por su capacidad para generar información de manera homogénea y no destructiva a bajo costo y en intervalos regulares de tiempo (Chuvienco, 1995, 2008; Nagendra, 2001; Turner et al., 2003). De manera que desempeña un papel fundamental en el monitoreo de la biodiversidad y la biomasa aérea. A pesar de los desafíos asociados al trabajo de campo, que se ve limitado por factores como costos, tiempo y complejidades logísticas, generalmente se lleva a cabo en parcelas relativamente pequeñas (Galindo et al., 2011; Vaglio Laurin et al., 2016). No obstante, también se realizan monitoreos en áreas más extensas mediante inventarios nacionales (Rodríguez-Veiga et al., 2019), como el caso del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) en México, que se realiza cada cinco años con un muestreo sistemático-estratificado por conglomerados a nivel nacional (CONAFOR & SEMARNAT, 2009). Los inventarios nacionales forestales proporcionan estimaciones a nivel nacional de biomasa aérea y permiten calibrar modelos para realizar estimaciones espaciales con percepción remota a diferentes escalas (Cartus et al., 2014). En este contexto, la ventaja de la percepción remota radica en su capacidad para escalar la información proveniente de limitados datos de campo a extensiones

mucho mayores, superando así las restricciones asociadas al monitoreo tradicional basado únicamente en el trabajo de campo (Turner et al., 2003; Zolkos et al., 2013). Esta sinergia entre trabajo de campo y percepción remota facilita un monitoreo más efectivo de la biodiversidad y la biomasa aérea en ecosistemas forestales.

1.6.1. Sensores y radiación electromagnética

Existen dos tipos de sensores remotos: los pasivos, cuya fuente de energía es externa al sensor, como el sol, y los activos, que obtienen su energía de fuentes internas (Chuvienco, 1995). En particular, los sensores ópticos que dependen de la energía solar, para captar información de las partes fotosintéticas de la vegetación (Rodríguez-Veiga et al., 2019) y son sensibles a las variaciones en la estructura del dosel (Goetz et al., 2009). El concepto de radiación electromagnética abarca cualquier flujo de energía emitido o reflejado por un objeto (Chuvienco, 2008). Para caracterizar la radiación electromagnética, se agrupan los valores de las longitudes de onda en bandas con características similares, formando lo que se conoce como espectro electromagnético (Bravo Morales, 2017). Sin embargo, la atmósfera interfiere entre los sensores utilizados para medir esta radiación y la superficie terrestre, absorbiendo algunas bandas y limitando el uso de la percepción remota a ciertas ventanas atmosféricas (Chuvienco, 1995, 2008) (Figura 1.7.).

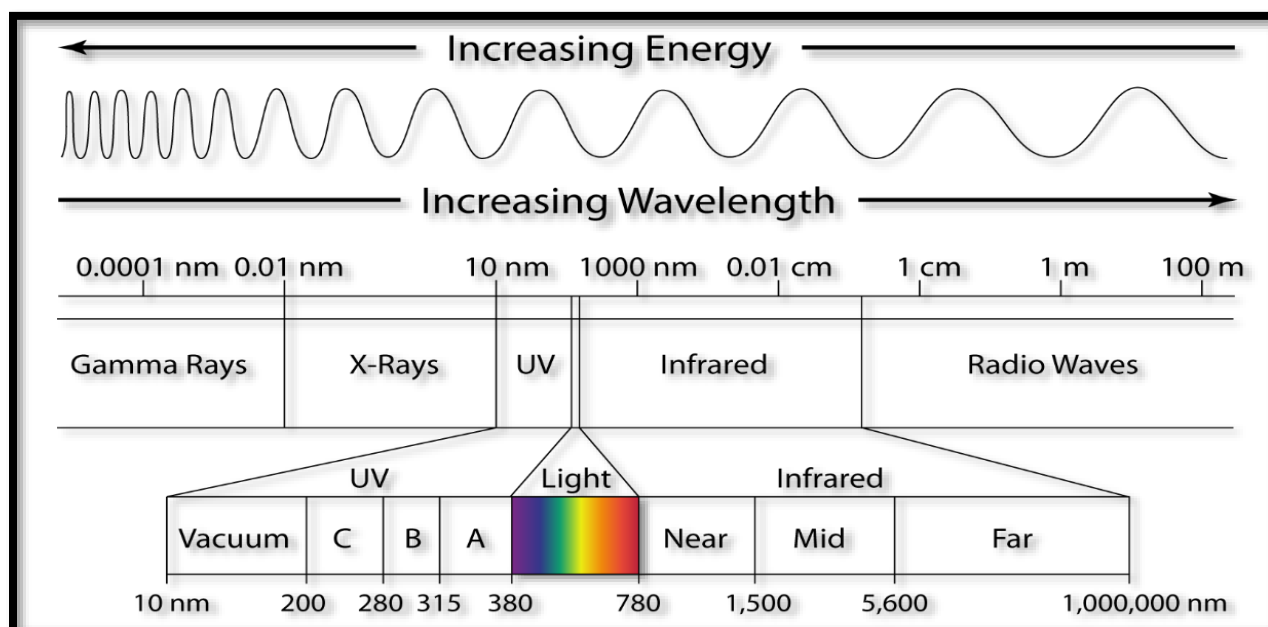


Figura 1.7. Esquema del espectro electromagnético. Para las diferentes bandas en la parte de arriba se muestra el incremento de la longitud de onda y de la energía. Tomado de www.armstrongeconomics.com.

Estas bandas, fundamentales para la percepción remota, abarcan las tres del espectro visible (azul, verde y rojo), el infrarrojo cercano (IRC), el infrarrojo de onda corta (SWIR), el infrarrojo medio (IRM), el infrarrojo lejano o térmico (IRT) y las microondas (Bravo Morales, 2017). En términos generales, todo objeto interactúa con la energía electromagnética al reflejar, transmitir o absorber simultáneamente. Posteriormente, los sensores captan la energía emitida o reflejada, la cual varía según las características de cada objeto y la longitud de onda a la que se observa dando lugar a su propia firma espectral, la identificación de objetos basada en esta firma espectral es el sustento básico de la percepción remota (Chuvienco, 2008; González Iturbe Ahumada, 2004) (Figura 1.8.).

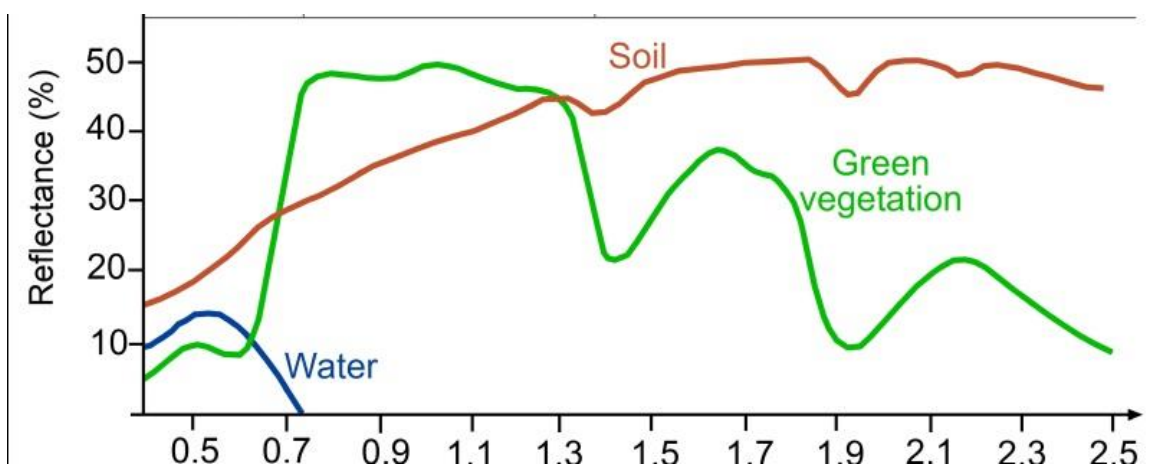


Figura 1.8. Firmas espectrales típicas de diferentes cubiertas terrestres. Tomado de <https://remotesensing529.wordpress.com/2016/05/25/spectral-signatures/>

Desafortunadamente, muchos sensores enfrentan dificultades al penetrar nubes y saturarse en vegetación densa (Lu et al., 2012). La saturación varía según el tipo de bosque, influenciada por la estructura, composición específica y condiciones operativas de cada sensor (Rodríguez-Veiga et al., 2019; Zhao et al., 2016). En términos generales, la reflectancia espectral aumenta con la densidad de la vegetación hasta alcanzar un punto de saturación, donde, a pesar del aumento en la densidad, la reflectancia se mantiene estable (Zhao, Lu, Wang, Wu, et al., 2016).

1.6.2. Índices de vegetación

La percepción remota utiliza la firma espectral de las hojas para obtener información valiosa (Figura 1.9.). Este patrón revela una baja reflectividad en el espectro visible, con dos bandas de absorción principales y una banda de menor absorción en medio, generando un pico relativo de reflectividad en el color verde. En el IRC, las hojas exhiben una elevada reflectividad, pero esta

disminuye en el SWIR (Chuvieco, 2008; González Iturbe Ahumada, 2004). El marcado contraste cromático entre la banda roja y el IRC se aprovecha para generar índices de vegetación, siendo el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) el más utilizado (Jensen, 2014).

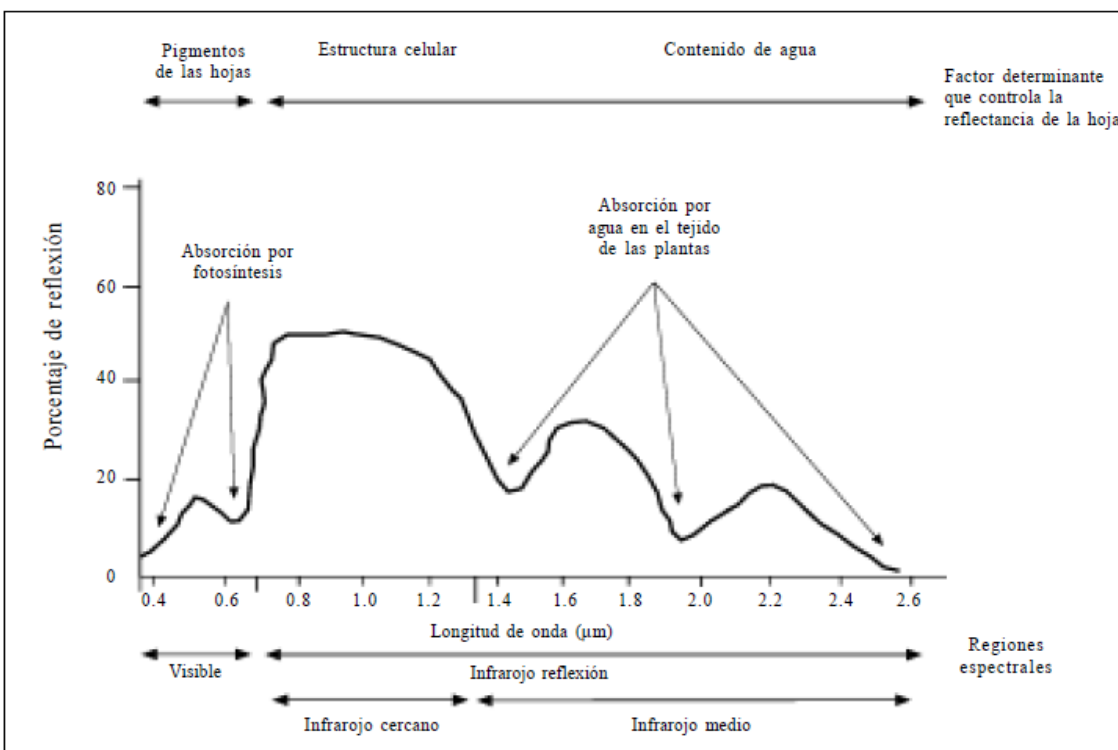


Figura 1.9 Firma espectral de una hoja. Tomado de Bautista Zúñiga et al. (2004).

El NDVI presenta características notables como la capacidad para monitorear cambios estacionales e interanuales en el crecimiento y la actividad vegetal. Además, contribuye a reducir el ruido presente en imágenes tomadas en diferentes fechas debido a diferencias en la iluminación solar, sombra de nubes, atenuación atmosférica y diferencias topográficas. Aunque está altamente correlacionado con el índice de área foliar, el NDVI tiende a saturarse cuando este último es alto. Asimismo, muestra una notable sensibilidad a las variaciones en el fondo del dosel, como la visibilidad del suelo a través de la vegetación (Jensen, 2014).

1.6.3. Imagen satelital y tipos de resolución

Una imagen satelital constituye una representación digital de la superficie terrestre con una estructura ráster, compuesta por matrices o cuadrículas (banda espectral). Estas matrices permiten realizar operaciones matemáticas, como suma, resta, multiplicación y división, entre

bandas (Bravo Morales, 2017). Cada cuadro dentro de la cuadrícula representa un píxel, cuyo tamaño se encuentra determinado por la resolución espacial del sensor. Dentro de cada píxel, se almacena el valor del nivel digital, reflejando la energía electromagnética registrada por el sensor en ese punto. La cantidad de niveles digitales está directamente vinculada a la resolución radiométrica (Bravo Morales, 2017).

En términos generales, las imágenes satelitales nos brindan dos tipos de variables: las primarias, que están directamente relacionadas con los datos obtenidos del sensor y, por tanto, son cuantitativas; y las secundarias, que se derivan de las primeras mediante algún tipo de conceptualización y, por lo tanto, no se miden directamente. A partir de estas imágenes, se pueden generar cuatro categorías de productos: a) cartografía temática, que asigna cada píxel a una categoría homogénea; b) representación espacial de una variable de interés; c) representación de cambios temporales en una variable de interés; y d) representación del mosaico espacial de un territorio (Chuvienco, 2008).

Al examinar la información recopilada por los sensores, resulta crucial tener en cuenta los diferentes tipos de resolución que poseen. Los cuales establecen el nivel de detalle de los productos que el sistema genera y dependen del sensor y la plataforma (Olaya, 2020). Se reconocen cuatro tipos diferentes:

a) Resolución espacial: Indica la dimensión del objeto más pequeño que puede distinguirse en una imagen y se refiere al tamaño de la unidad mínima de información incluida en la imagen, se mide como la dimensión real que un píxel de la imagen tiene sobre el terreno. A menor tamaño de píxel mayor es la resolución espacial, (Bravo Morales, 2017; Olaya, 2020). Por ejemplo, para ALOS PALSAR-2, es de 25 m (Shimada et al., 2014).

b) Resolución espectral: se refiere a la región particular del espectro cubierta por el sensor y es definida por el número y ancho de las bandas espectrales que puede discriminar el sensor (si tiene una sola banda es pancromático, si tiene tres o más es multiespectral y si tiene cien o más es hiperespectral), es decir, que a medida que la resolución sea más grande, se obtendrá información sobre el comportamiento de una misma cobertura en diferentes bandas espectrales (Bravo Morales, 2017; Olaya, 2020). Para el caso de ALOS PALSAR-2 usa la banda de frecuencia L que se sitúa entre 1 y 2 GHz en las polarizaciones Horizontal-Horizontal (HH) y Horizontal-Vertical (HV) (Shimada et al., 2014).

c) Resolución radiométrica: nos indica el nivel de detalle con el que se puede medir la intensidad de los valores de brillo (niveles de grises o niveles digitales [ND]) en cada región del espectro. Se mide en bits (valores binarios) que cada píxel puede asumir, representando el

número de diferentes intensidades en las cuales se almacena la energía registrada en cada banda (Bravo Morales, 2017; Olaya, 2020). Para ALOS PALSAR-2, es de 16 bits (Shimada et al., 2014).

d) Resolución temporal: se refiere a la periodicidad con la que el sensor adquiere imágenes de la misma porción de la superficie terrestre (Bravo Morales, 2017; Olaya, 2020). Para ALOS PALSAR-2, es de 14 días (Shimada et al., 2014).

1.6.4. Sensores remotos

Uno de los sensores más utilizados para medir la biodiversidad o la biomasa aérea es el Radar de Apertura Sintética (SAR), el cual emplea el principio de síntesis de apertura para lograr una alta resolución en las imágenes de la Tierra capturadas desde plataformas espaciales. Este principio implica la creación de una "apertura sintética" virtual más extensa al combinar múltiples adquisiciones de radar realizadas con una antena más corta en movimiento. Este enfoque posibilita la obtención de imágenes de alta resolución incluso desde plataformas en el espacio, utilizando antenas de tamaño manejable (Flores-Anderson et al., 2019). Los sensores SAR proporcionan su propia energía y trabajan en bandas comprendidas entre 0.1 cm y 1 m (Chuvienco, 2008). Una de sus ventajas es que operan día y noche, penetrando a través de la neblina, humo y nubes (Goetz et al., 2009). Sin embargo, estas imágenes presentan un patrón de apariencia granulada conocido como "Speckle" o moteado que afecta la calidad de la imagen, por lo que se ha dedicado un gran esfuerzo a desarrollar filtros para combatir esto (Flores-Anderson et al., 2019). Estos sensores SAR pueden distinguir la vegetación gracias a que pueden penetrar el dosel, además de registrar otras características como información de las propiedades dieléctricas (esencialmente contenido de humedad) y propiedades estructurales de la vegetación (Rodríguez-Veiga et al., 2019).

Otro sensor clave en percepción remota es el Lidar, sensor activo que emite pulsos de luz polarizada en el rango entre el ultravioleta y el infrarrojo cercano (Chuvienco, 2008). Este sensor genera una nube de puntos en tres dimensiones, que permiten medir la estructura vertical de la vegetación en gran detalle (Goetz et al., 2009). Por lo tanto, los sensores Lidar pueden ser usados para estimar la altura de la cobertura forestal (Rodríguez-Veiga et al., 2019).

1.6.5. Relación entre datos de percepción remota y datos de campo

Después, las imágenes que nos dan los sensores en los satélites se relacionan con los datos de campo. La hipótesis de la variación espectral (HVE) sugiere que la heterogeneidad de las

imágenes obtenidas por percepción remota refleja la heterogeneidad espacial y se relaciona positivamente con la riqueza de especies (Carlson et al., 2007; Rocchini et al., 2004). Un hábitat heterogéneo, caracterizado por un marcado gradiente de factores bióticos y abióticos, puede albergar un ensamblaje de especies más diverso que un hábitat más homogéneo, debido a la complementariedad de nichos de las especies (Gillespie et al., 2009; Gould, 2000). Es importante señalar que la capacidad para discriminar entre áreas homogéneas y heterogéneas depende del tamaño de la unidad de muestreo y de la relación entre la resolución espacial de los píxeles de las imágenes de satélite y el tamaño de los objetos en el terreno. Una resolución espacial ideal minimiza la varianza dentro del objeto y maximiza la varianza entre objetos, lo que implica que el tamaño del objeto debe ser cercano al de la unidad de observación (Nagendra, 2001).

Valores de reflectancia e índices de vegetación derivados de imágenes ópticas se han empleado como variables vinculadas a la biomasa aérea de los bosques (Foody et al., 2003). Sin embargo, estas mediciones tienden a saturarse en áreas con vegetación densa, lo cual puede limitar su utilidad, especialmente en bosques muy tupidos (Lu et al., 2012). Por otro lado, los datos de radar de apertura sintética (SAR) han demostrado ser útiles para mapear la biomasa aérea (Hernández-Stefanoni et al., 2020). Los instrumentos SAR penetran el dosel del bosque interactuando con tallos y ramas, donde se almacena la mayoría de la biomasa aérea (Joshi et al., 2017). Aunque la señal de retrodispersión del SAR también puede llegar a saturarse (Joshi et al., 2017), la heterogeneidad inherente a los bosques a escala de paisaje puede ofrecer oportunidades para superar o, al menos minimizar este problema. La textura de la imagen SAR ha demostrado ser una herramienta valiosa para caracterizar la variación en bosques, abriendo la puerta a un enfoque más efectivo para la estimación de la biomasa aérea (Huang et al., 2019; Thapa et al., 2015; Zhao, et al., 2016).

La estimación de la distribución espacial de la diversidad o la biomasa aérea utilizando las imágenes captadas por los sensores implica un proceso que abarca varias etapas. En primer lugar, se lleva a cabo la medición o estimación de la variable de interés en el campo, utilizando métodos como ecuaciones alométricas para biomasa aérea o la identificación de especies y sus abundancias para evaluar la diversidad. Posteriormente, se procesan las imágenes de satélite para generar variables derivadas de los datos de percepción remota, las cuales se relacionan con las variables medidas en campo. A continuación, se construyen modelos de predicción que establecen la relación entre la variable dependiente (biodiversidad, biomasa aérea) y las variables independientes derivadas de las imágenes de percepción remota. Se

prefieren algoritmos no paramétricos como vecino más cercano, redes neuronales artificiales o Random Forest debido a la complejidad no lineal y multifactorial de esta relación. Una vez generados los modelos, se validan para evaluar su confiabilidad y precisión (Gillespie et al., 2009; Hernandez-Stefanoni et al., 2021). Finalmente, los modelos validados se utilizan para obtener la distribución espacial de las variables en el área de estudio (Goetz et al., 2009; Rodríguez-Veiga et al., 2019). Aplicando el modelo de predicción a las capas que representan las variables de las imágenes, se construyen de mapas que reflejan la distribución espacial de la biodiversidad y la biomasa aérea en los ecosistemas forestales (Gillespie et al., 2009; Hernandez-Stefanoni et al., 2021).

JUSTIFICACIÓN

En la década de 1990, surgió una subdisciplina ecológica dedicada a investigar los efectos de la pérdida de biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas. Desde entonces, se han llevado a cabo numerosos esfuerzos, incluyendo estudios teóricos, experimentos en sistemas simplificados que involucraban la eliminación progresiva de especies, y observaciones en ecosistemas naturales. Estos esfuerzos han buscado comprender en detalle cómo la variación en la biodiversidad afecta diversas funciones ecosistémicas. Entre estas funciones, la producción y almacenamiento de biomasa aérea ha sido una de las más investigadas debido a su importancia en la mitigación del cambio climático actual. Inicialmente, los esfuerzos por comprender esta relación se centraron principalmente en pastizales, y posteriormente se extendieron a otros ecosistemas, incluyendo los bosques tropicales. Sin embargo, es notable la escasez de investigaciones realizadas en bosques tropicales secos en comparación con otros ecosistemas, lo cual es preocupante debido al papel crucial que desempeñan estos bosques. Los BTS no solo albergan una gran cantidad de endemismos, sino que también almacenan una considerable cantidad de carbono y proveen otros importantes servicios ecosistémicos. Por lo tanto, realizar estudios de este tipo en México cobra gran relevancia, ya que la mitad de la extensión mundial de estos bosques se encuentra en América, y nuestro país posee el 38 % de esa extensión en su territorio. La península de Yucatán, que alberga tres tipos principales de bosques tropicales secos, cada uno con sus propias características, se presenta como un entorno ideal para llevar a cabo estos estudios. La diversidad de estos bosques permite explorar cómo la relación entre biodiversidad y biomasa aérea responde ante factores específicos, optimizando así las estrategias de manejo y conservación. Este enfoque más

detallado no solo contribuirá a la comprensión general de la relación entre almacenamiento de biomasa aérea y biodiversidad, sino que también proporcionará información crucial para la toma de decisiones específicas en la gestión de estos ecosistemas.

La relevancia de este trabajo radica en la necesidad de comprender el impacto específico de diferentes variables en el patrón general de la relación entre biodiversidad y biomasa aérea. Aunque se tiene un conocimiento general del efecto de la biodiversidad en la biomasa aérea, aún hay vacíos de conocimiento sobre cómo diversas variables pueden influir en este patrón. En este contexto, este estudio se propone investigar cómo ciertas variables específicas influyen en la relación biodiversidad-biomasa aérea en los bosques secos de la península de Yucatán. Explorar estos detalles nos permitirá no solo mejorar nuestra comprensión general de los patrones, sino también brindar recomendaciones más precisas para la conservación y el manejo sostenible de estos valiosos ecosistemas.

Exploramos mediante el uso de datos de campo de parcelas pertenecientes a sistemas de monitoreo intensivo de carbono (SMIC) cómo varía la relación en cada tipo de bosque, dependiendo de la medida de diversidad utilizada: los números de Hill de orden 0,1 y 2 (riqueza de especies, exponencial de Shannon e inverso del índice de Simpson). Cada medida aborda dimensiones específicas de la biodiversidad, crucial para promover la conservación o restauración de los ecosistemas. Además, investigamos el efecto de la edad sucesional en la relación biodiversidad-biomasa aérea en el bosque tropical subcaducifolio, utilizando datos de una cronosecuencia. Comprender este efecto permite una gestión más efectiva para la conservación de ambas variables ecosistémicas. Posteriormente, analizamos el impacto de incluir árboles pequeños, no incluidos de manera cuantitativa en el inventario nacional forestal, lo que conlleva a una subestimación de la diversidad y la biomasa aérea, especialmente en zonas de selva baja y vegetación secundaria, predominante en la península de Yucatán.

Finalmente, exploramos el efecto de la escala, especialmente el tamaño de la unidad de observación mínima, en la evaluación de la relación. Conocer cómo cambia la fuerza de la relación al variar este tamaño nos permite optimizar la evaluación y mejorar la extrapolación de resultados de datos de campo mediante percepción remota. Este enfoque integral de la evaluación contribuye a un entendimiento más completo y aplicable de la relación biodiversidad-biomasa aérea en los bosques tropicales secos de la península de Yucatán. También nos enfocamos en evaluar cómo la inclusión de árboles pequeños no cuantificados en el Inventario Nacional Forestal y de Uso de Suelos (INFyS) afecta la calidad del mapeo de biodiversidad y la biomasa, incluyendo la correlación entre ambas. Este aspecto cobra gran

relevancia, ya que las decisiones de manejo se toman a escalas de paisaje y es esencial comprender el impacto que tiene la inclusión o exclusión de árboles pequeños en la elaboración de mapas.

La combinación de datos del INFyS en conjunto con imágenes del satélite Alos Palsar 2 de la Agencia Espacial Japonesa, nos permite extrapolar los datos recopilados en el campo a áreas más extensas, facilitando así la generación de mapas. Los cuales incluyen atributos como la correlación entre biodiversidad y biomasa aérea, se convierten en herramientas eficientes para mostrar la distribución de esta relación, permitiendo el desarrollo de estrategias efectivas para la conservación de la biodiversidad al mismo tiempo que se conservan los principales sumideros de carbono. La capacidad de priorizar la conservación en sitios ricos en biodiversidad y biomasa aérea, al mismo tiempo que se busca proteger áreas con bajos niveles de biomasa, pero ricas en biodiversidad, se convierte en un enfoque estratégico que este trabajo busca facilitar mediante la generación de información detallada y precisa sobre la relación entre estos elementos en los bosques secos de la península de Yucatán, la cual puede ser usada por diversos usuarios y tomadores de decisiones que ayuden para definir estrategias de manejo, uso y conservación de los BTS de la región.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

CAPÍTULO II

1. ¿De qué manera los índices de Hill de orden superior (órdenes 1 y 2) influyen en la capacidad explicativa de los modelos que exploran la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea en comparación con la riqueza de especies (número de Hill de orden 0)?

2. ¿Cómo la inclusión de árboles pequeños (DAP 2.5-7.5 cm), el aumento del tamaño de la parcela, la etapa sucesional y los diferentes tipos de bosques secos afectan la capacidad explicativa de los modelos que estudian la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea?

CAPÍTULO III

1. ¿Cómo el uso de diferentes órdenes (órdenes 0, 1 y 2) de los números de Hill y la inclusión de árboles pequeños (DAP 2.5-7.5 cm) influye en el nivel de precisión de los mapas de biodiversidad y biomasa aérea en bosques tropicales secos de la península de Yucatán utilizando imágenes de radar y algoritmos de clasificación de Random Forest?

2. ¿Cómo varía la correlación entre la biodiversidad y la biomasa aérea en los bosques

tropicales secos de la península de Yucatán, y cómo puede representarse visualmente a través de mapas?

3. ¿Cómo se relacionan la biomasa aérea y la riqueza de especies con las variables de retrodispersión y textura de los datos satelitales de radar?

HIPÓTESIS

CAPÍTULO II

1. Dado que las especies dominantes desempeñan un papel clave en la acumulación de biomasa aérea, se espera que los índices de Hill de orden superior (órdenes 1 y 2) mejoren el poder explicativo de los modelos que exploran la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea en comparación con la riqueza de especies (número de Hill de orden 0).

2. a) Los árboles pequeños (DAP 2.5–7.5 cm) tienen una contribución relevante para la biodiversidad en los bosques tropicales secos, pero no tanto en términos de la biomasa aérea, por lo tanto, se espera que al incluirlos se reducirá el poder explicativo de los modelos que explican la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea.

b) Dado que los tamaños de parcela más grandes se asocian con disminuciones en el efecto de borde y en errores en la estimación de la biomasa aérea, se espera que el poder explicativo de los modelos que impactan la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea aumente a medida que aumenta el tamaño de parcela.

c) Dado que en estadios sucesionales tempranos, tanto la biodiversidad como la biomasa aérea crecen rápidamente, y mientras avanza la sucesión, la biodiversidad decrece lentamente mientras la biomasa aérea sigue aumentando, se espera que el mayor poder explicativo de los modelos que estudian la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea se encuentre en estadios sucesionales tempranos y que este disminuya conforme avanza la sucesión.

d) Teniendo en cuenta que los bosques subperennifolios son más diversos, más altos y estructuralmente más complejos que los bosques subcaducifolios y caducifolios, en ese orden, se espera que el mayor poder explicativo de los modelos que estudian la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea se encuentre en los bosques subperennifolios y el menor en los bosques caducifolios.

CAPÍTULO III

1. a) Dado que la abundancia refleja mejor la distribución de la biomasa aérea que la presencia

o ausencia de especies, se espera que el uso de números de Hill de orden superior (órdenes 1 y 2) mejore el nivel de precisión de los mapas de biodiversidad.

b) Dado que los árboles pequeños (DAP 2.5–7.5 cm) tienen una contribución importante a la biodiversidad, pero no tanto a la biomasa aérea, se espera que su inclusión mejore la precisión de los mapas, pero que su efecto sea más fuerte en los mapas de biodiversidad.

2. Dado que la intensificación del uso de suelo conduce a una pérdida progresiva de biodiversidad y de carbono almacenado, se espera que los mayores valores de correlación entre la biodiversidad y la biomasa aérea se encuentren en zonas con baja intensidad de uso de suelo y los menores valores en zonas con alta intensidad de uso de suelo.

3. Dado que la riqueza de especies tiende a estar influenciada por la heterogeneidad ambiental, que a menudo se refleja en la variabilidad de la textura del terreno, y que la biomasa aérea se relaciona más directamente con la estructura física del bosque, la cual puede ser capturada eficazmente mediante la retrodispersión de imágenes de radar, se espera que las variables de textura sean más importantes en los modelos que estiman la riqueza de especies. Por otro lado, se anticipa que las variables de retrodispersión de radar tendrán un impacto más significativo en los modelos de estimación de la biomasa aérea, debido a su capacidad para detectar variaciones en el diámetro y la altura de la vegetación.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la influencia de factores como el tamaño del árbol, tamaño de la parcela, edad sucesional y tipo de bosque en la relación biodiversidad - biomasa aérea en bosques tropicales secos de la península de Yucatán.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

CAPÍTULO II

1. Determinar cómo la inclusión de los índices de Hill de orden superior (órdenes 1 y 2) influyen en la capacidad explicativa de los modelos que exploran la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea, en comparación con el uso de la riqueza de especies (número de Hill de orden 0) como única medida de biodiversidad.

2. Evaluar cómo la inclusión de árboles pequeños (DAP 2.5–7.5 cm), el aumento del tamaño de la parcela, la etapa sucesional, las diferencias en biodiversidad y complejidad estructural de los diferentes tipos de bosques secos, afectan la capacidad explicativa de los modelos que exploran la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea.

CAPÍTULO III

1. Evaluar el efecto de los números de Hill de diferente orden (orden 0, 1 y 2) y de la inclusión de árboles pequeños en el nivel de precisión de mapas de biodiversidad y biomasa aérea en bosques tropicales secos de la península de Yucatán.
2. Mapear la correlación entre la biodiversidad y la biomasa aérea para los bosques secos de la península de Yucatán, usando datos de campo y de imágenes de radar.
3. Determinar la importancia relativa de las variables de retrodispersión y textura de imágenes satelitales de radar en la predicción de la riqueza de especies y la biomasa aérea, así como en su correlación mediante la aplicación de modelos Random Forest.

ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

La tesis se estructura en cuatro capítulos. El primer capítulo establece un marco teórico general dividido en cuatro ejes. En el primero, se aborda la pérdida de biodiversidad y el cambio climático como problemas ambientales derivados del aumento de la actividad humana (Pievani, 2014; Steffen et al., 2011). El segundo eje introduce el paradigma biodiversidad – función ecosistémica, base conceptual de este estudio (Loreau et al., 2001; Raffaelli, 2006; van der Plas, 2019), y analiza el efecto de usar diferentes métricas de biodiversidad (Chao et al., 2014; Jost, 2018; Jost & González-Oreja, 2012) y la influencia de la escala en la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea (Bengtsson et al., 2002). El tercer eje se centra en los bosques tropicales secos de la península de Yucatán como ecosistema de estudio, destacando su condición amenazada y poco estudiada (Dupuy Rada et al., 2015; Ferrer-París et al., 2019) e introduce la sucesión ecológica como variable relevante (Dupuy et al., 2012; Lebrija-Trejos et al., 2008; López-Jiménez et al., 2019). Por último, el cuarto eje introduce el uso de la percepción remota para mapear estas variables, extrapolando datos de campo a escala de paisaje (Cartus et al., 2014; Turner et al., 2003).

Para alcanzar los objetivos del Capítulo II, se trabajó en tres sitios representativos de los principales tipos de bosques secos de la península de Yucatán: bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio y bosque tropical subperennifolio. Cada unidad de muestreo incluye cuatro parcelas circulares de 400 m² distribuidas como una “Y” invertida, donde se midieron todos los árboles con un DAP mayor o igual a 7.5 cm, anidada dentro de cada parcela una subparcela de 80 m² donde adicionalmente se midieron los árboles con un DAP entre 2.5 y 7.5 cm y alrededor de la parcela central de 400 m² una parcela de 1000 m² donde se midieron todos los árboles con un DAP mayor o igual a 20 cm. En el caso del bosque tropical

subcaducifolio, las parcelas se establecieron en una cronosecuencia. Se calcularon la biodiversidad y la biomasa aérea en las parcelas centrales utilizando los tres primeros órdenes de los números de Hill (Orden 0, 1 y 2) y ecuaciones alométricas locales, respectivamente. Se estimó la biodiversidad de árboles no medidos mediante un proceso de rarefacción o de extrapolación basado en el número de individuos esperado para cada tamaño de parcela y la biomasa mediante la extrapolación del área de la parcela en la que los árboles fueron medidos al área de la parcela en la que los árboles no fueron medidos. Se emplearon modelos lineales generalizados para analizar la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea considerando el efecto de las variables mencionadas anteriormente.

Por otro lado, para el Capítulo III, se utilizaron datos de campo e imágenes de percepción remota. Los datos de campo se obtuvieron de dos bases de datos, una del inventario nacional forestal y de suelos, que solo incluye árboles con DAP mayor o igual a 7.5 cm, y una versión corregida con factores de corrección elaborados a partir de datos de campo de sitios de monitoreo intensivo de carbono. Las imágenes de percepción remota se obtuvieron del radar Alos Palsar-2. Se extrajeron diferentes métricas de esas imágenes (Retrodispersión HH y HV, NDBI y Texturas) y se integraron con los datos de campo para generar modelos Random Forest y mapas de la distribución espacial de la biomasa aérea y órdenes de los números de Hill.

Finalmente, en el Capítulo IV, se realizó una discusión general que integra los resultados obtenidos en cada uno de los capítulos anteriores y las implicaciones de esta investigación.

CAPITULO II**EFFECTS OF SUCCESSIONAL AGE, PLOT SIZE, AND TREE SIZE ON THE RELATIONSHIP BETWEEN DIVERSITY AND ABOVEGROUND BIOMASS IN TROPICAL DRY FORESTS**

Eric Antonio Gamboa-Blanco¹, Juan Manuel Dupuy¹, Carlos A. Portillo-Quintero², Trevor Caughlin³ and José Luis Hernández-Stefanoni^{1*}

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

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

³ Biological Sciences, Boise State University, Boise, Idaho 83725 USA,

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

La Versión Definitiva de este artículo se publica en *Plant Ecology*, y está disponible en línea en <https://doi.org/10.1007/s11258-024-01435-4>

Citation: Gamboa-Blanco, E., Dupuy, J.M., Portillo-Quintero, C.A., Caughlin, T y Hernández-Stefanoni, J.L. (2024). Effects of Successional Age, Plot Size, and Tree Size on the Relationship between diversity and Aboveground Biomass in Tropical Dry Forests. *Plant Ecology Journal*.

ABSTRACT

Depending on the strength of the relationship between biodiversity and aboveground biomass (AGB), diversity loss could lead to varied declines in carbon storage, compromising the role of forests as carbon sink. This study assesses different factors affecting the diversity-AGB relationship, including small trees (diameter < 7.5 cm) and considering different diversity metrics (Hill numbers), plot sizes (80, 400, and 1000 m²) and successional age categories (8–22, 23–30, and >60 years). The study compares these relationships across three types of tropical dry forests: deciduous, semi-deciduous, and semi-evergreen. Results reveal the highest deviance values in plots with large trees in the 400 m² size ($d^2 = 40.4$), decreasing when small trees were included ($d^2 = 25.8$). Higher deviance values show the major contribution of large trees to

diversity and AGB of 400 m² plots, while lower deviance values indicate the high contribution of small trees to diversity but limited contribution to AGB. When analyzing only large trees, deviance decreased with the order of Hill numbers. However, incorporating small trees increased deviance for higher Hill numbers. This is because abundance of small and large trees together has a greater influence on AGB. The diversity-AGB relationship was more prevalent and stronger in the semideciduous forest, which had marked orographic and successional age variation. The strongest diversity-AGB effect occurred in early successional ages, weakening in older stages. Our results show that accuracy in estimating the diversity-AGB relationship varies with plant size, diversity parameters, plot size and forest type.

Keywords Hill numbers, secondary succession, plot size, small trees, diversity-biomass relationship, forest type.

Acknowledgements We thank the ejidos of Xkobehnaltún, Xuul, Yaxhachén and Felipe Carrillo Puerto for allowing us to work in their lands and for their assistance with field work. James Callaghan and Reserva Biocultural Kaxil Kiuic provided logistic support. We thank María Elena Sánchez-Salazar for translating the manuscript from Spanish to English.

2.1. INTRODUCTION

In recent years, there has been a growing interest in understanding the environmental consequences of biodiversity loss (Sheil & Bongers, 2020; L.-Q. Wang & Ali, 2021). The biodiversity concept is very broad, encompassing species richness, composition, dominance, and rarity (Hillebrand et al., 2017). Metrics of biodiversity, including species richness, biodiversity indexes and Hill numbers play a key role in our understanding of biodiversity loss (van der Plas, 2019; Wasof et al., 2018). Each of these metrics has pros and cons. For example, species richness is simple to interpret but highly sensitive to sample size and assigns equal weight to rare and common species, although rare species contribute marginally to important ecosystem functioning attributes such as biomass, productivity, and nutrient retention (Chao et al., 2014). Additionally, changes in species composition or dominance are associated with shifts in ecosystem functioning (Hillebrand et al. 2017; Spaak et al. 2017), but are not necessarily reflected by species richness. Biodiversity indexes, such as Shannon's and Simpson's, combine richness with dominance but they are expressed in different units and exhibit different mathematical behaviors. Therefore, their values cannot be directly compared and the logic applied to one is not valid when applied to the others (Jost, 2018). In contrast, Hill numbers, a series of true diversity indexes, are expressed in the same units and provide a unified framework for measuring biodiversity (Chao et al. 2014).

Among the multiple relationships between biodiversity and ecosystem functioning, the one between diversity and aboveground biomass (hereafter diversity-AGB relationship) stands out (Di Marco et al., 2018; Lecina-Diaz et al., 2018). In general, two hypotheses explain the effect of biodiversity on ecosystem functioning. The first is the niche complementarity hypothesis, which states that in ecosystems with a higher species diversity, coexisting species can use the available resources more completely and efficiently due to the greater occupation of available niches (Loreau & Hector, 2001). The second hypothesis refers to the sampling effect, indicating that a community with a larger number of species is more likely to contain species that contribute disproportionately to aboveground biomass (Huston, 1997). Although tropical dry forests (TDF) have lower levels of diversity compared to tropical humid forests, they have high levels of endemic plant species (Banda et al. 2016) and are particularly relevant for exploring this relationship, as they cover 42 % of the tropical forest surface worldwide (Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019; Tanjina Hasnat & Kamal Hossain, 2019). Therefore, TDF are important carbon sinks that store approximately 18 % of the world's carbon reserves in tropical forests (Keith et al., 2009), making them a major tool for climate change mitigation (Chisholm et al., 2013; Pan et al., 2011). Despite the importance of TDF for biodiversity conservation and climate change mitigation, our current understanding of the relationship between biodiversity and AGB in these ecosystems is still limited. In particular, the influence of small trees (Memiaghe et al., 2016), plot size (Steur et al., 2020), and successional age (Bengtsson et al., 2002) on this relationship has been scarcely investigated. The goal of our study was to address these research gaps by evaluating the impacts of tree size, plot area, and successional age on the diversity- AGB relationship.

When studying the relationship between diversity and AGB, it is essential to consider the contribution of small trees (diameter <7.5 cm), which are often excluded from forest inventories (e.g., the Mexican national forest inventory) because they are deemed to be irrelevant for timber extraction and to contribute marginally to forest aboveground biomass. However, these trees are more abundant and make a greater contribution to species richness than larger trees (Memiaghe et al., 2016). Besides, the proportion of AGB provided by small trees varies according to the type of vegetation (Vincent et al., 2015). In the TDF of the Yucatan Peninsula, small trees represent between 15 % and 40 % of AGB in mature forests and up to 80 % in young secondary forests (Read & Lawrence, 2003). Considering that the vegetation in the Yucatan Peninsula is primarily secondary TDF, small trees are expected to make a major contribution to AGB in those forests (Jaramillo et al., 2003). On the other hand, small trees play

a central role in TDF regeneration because they are potential new recruits (Memiaghe et al., 2016). In the tropical dry forest of the studied area the vast majority (97 %) of plants < 7.5 cm in diameter are small young trees, while shrubs and vines account for only 3 %.

The diversity-AGB relationship also varies with plot size (grain size) (Steuer et al., 2020), and sometimes the results obtained using a given grain size cannot be extrapolated to another size (Bengtsson et al., 2002). This is due to the edge effect since sometimes, trees have most of their crown inside the plot and the trunk outside it, while others have the trunk within the plot but most of their crown projecting outside it (Chave et al., 2004). The edge effect is driven mainly by large trees, which contribute more than small plants to the aboveground biomass, and is reduced by increasing plot size, which reduces the bias and improves the accuracy of the calculated AGB (Hernández-Stefanoni et al., 2018). Plot sizes of 1000 m² or smaller show mainly positive relationships between diversity and aboveground biomass (Poorter et al., 2015; Sullivan et al., 2017b), while plot sizes between 2500 and 10000 m² show mixed results, with negative relationships becoming more common (Chisholm et al., 2013).

Another factor influencing the diversity-AGB relationship is the forest successional age because both variables change non-linearly along succession so extrapolating the results obtained from one age to another is not straightforward (Bengtsson et al., 2002). In general, secondary succession refers to the changes in structure, diversity, composition and ecosystem function over time after a disturbance event (Chazdon et al. 2014). Biomass and diversity are expected to increase non-linearly over succession, associated with tree growth and the gradual colonization of new species (Dupuy et al., 2012). In tropical forests undergoing succession, it takes between 2.5 and 6 decades for diversity to reach the levels observed in mature forests, while biomass attains these levels after more than 12 decades (Poorter et al., 2021). Therefore, the relationship between AGB and diversity can be expected to change over succession. Early successional stages are expected to show a positive relationship between AGB and diversity, given that both attributes increase at this stage. However, the relationship may change at intermediate- and late-successional stages, when the rise in diversity decreases while AGB keeps increasing (Guo, 2003; Poorter et al., 2021).

Finally, the relationship between diversity and AGB can also vary across forest types. A recent meta-analysis found variations in this relationship across different types of forests, mainly associated with variations in climatic factors such as mean annual temperature and aridity, and, to a lesser extent, edaphic conditions (Wang & Ali, 2021). These factors affect several attributes of vegetation structure related to AGB such as canopy height and tree size, as well as diversity.

In terms of the diversity-AGB relationship, higher variation in vegetation structure and diversity is expected to result in a stronger diversity-AGB relationship. Therefore, forests with a more complex vegetation structure and a wider range of diversity can be expected to show a stronger diversity-AGB relationship.

This study evaluated the effect of different factors (tree size, plot size, forest successional age, forest type) on the relationship between tree diversity and aboveground biomass using three diversity parameters (Hill numbers of orders 0, 1, and 2). There has been a growing interest in understanding the factors that affect the diversity-AGB relationship because this will help to conserve biodiversity and maintain the ecosystem services provided by forests. This study is pioneer in evaluating jointly several key factors influencing the diversity-AGB relationship. We hypothesized the following: 1) Since dominant species play a key role in ecosystem functions such as aboveground biomass, Hill numbers of higher order (d^2) are expected to improve the explanatory power of models explaining the diversity-AGB relationship compared to species richness (d^0). 2) Since small trees (DBH 2.5–7.5 cm) have a major contribution to biodiversity in tropical dry forests, but not so much to aboveground biomass, we hypothesize that including them leads to a lower explanatory power of the models explaining the diversity-AGB relationship. 3) Since larger plot sizes are associated with decreases in the edge effect and in errors in biomass estimation, the strength of the relationship is expected to increase as grain size increases. 4) In early successional stages, both biodiversity and AGB increase rapidly, and as succession progresses, the rise in diversity is expected to decrease while AGB keeps increasing. Therefore, we expect to find the strongest biodiversity-AGB relationships in the early successional stages. 5) Since climatic factors such as mean annual precipitation, mean annual temperature and aridity differ across forest types, the diversity-AGB relationship is expected to differ among forest types. In particular, since semi-evergreen forests (SEF) are more diverse, taller and structurally complex than semi-deciduous (SDF) and deciduous forests (DF), and should show a wider range of AGB and diversity indexes, we expect that the diversity-AGB relationship will be generally stronger in SEF.

2.2 MATERIALS AND METHODS

2.2.1 Study Area

The study was carried out in sites that represent the three main types of TDF in the Yucatan Peninsula, Mexico: deciduous forest (DF), semi-deciduous forest (SDF), and semi-evergreen forest (SEF) (Figure 2.1). This region has a humid warm climate with summer rains followed by

a marked dry season from November to April or May (Carnevali et al., 2003).

The first site is located at the El Palmar State Reserve (20°55' N – 21°11' N, 90°00' W – 90°22' W) on the northwest coast of the Yucatan Peninsula. It has a mean annual temperature of 27 °C and a mean annual precipitation between 800 mm and 900 mm (Flores-Guido J.S. et al., 2010). The dominant vegetation type is DF, whose dominant species include *Bursera simaruba*, *Havardia albicans*, *Piscidia piscipula*, *Lysiloma latisiliquum* and *Caesalpinia gaumeri* (Acosta-Lugo et al., 2010). Trees are short (8–10 m) and over 75% of them shed their leaves in the dry season. The dominant land uses in this site (outside the reserve) are slash-and-burn agriculture and extensive cattle ranching (Torales Ayala, 2019).

The second site is the Kaxil Kiuic Biocultural Reserve, located in central part of the Yucatan Peninsula (20°04' N – 20°06' N, 89°32' W – 89°34' W). Its relief is characterized by small isolated hills of low elevation (60 to 190 m.a.s.l.) and moderate slope (10°- 25°) alternating with flat areas. This site has a mean annual temperature of 26 °C and a mean annual precipitation between 1000 mm and 1100 mm (Hernandez-Stefanoni et al 2014). The dominant vegetation type is SDF. The dominant species in SDF include *Neomillspaughia emarginata*, *Gymnopodium floribundum*, *Bursera simaruba*, *Piscidia piscipula* and *Lysiloma latisiliquum* (Miranda & Hernández X, 1963). Between 50 % and 75 % of plants shed their leaves in the dry season. The canopy height is 8–13 m, with some larger trees reaching 15 m to 18 m in the older stands (Miranda & Hernández X, 1963). The most common land use in the area is slash-and-burn agriculture.

The third site is located within communal land in Felipe Carrillo Puerto (19°28' N – 19°30' N, 88°03' W – 88°05' W) in the eastern portion of the Yucatan Peninsula. This site has a flat relief, with a mean altitude of 30 m a.s.l. It has a mean annual temperature of 25 °C and a mean annual precipitation between 1000 mm and 1300 mm (Flores-Guido J.S. et al., 2010). The dominant vegetation type is the SEF, with less than 30 % of the species shedding their leaves during the dry season. The dominant species in SEF include *Manilkara zapota*, *Vitex gaumeri*, *Bursera simaruba*, *Metopium brownei* and *Cecropia obtusifolia* (Hernandez-Stefanoni et al 2014). It is characterized by a canopy height of 15 m to 25 m with two or three canopy strata, a more complex structure than in the other forest types (Hernández-Stefanoni et al., 2018). Local land uses include the selective extraction of commercially important timber species, pastures for cattle ranching (Armenta-Montero et al., 2020), and slash-and-burn agriculture (Ellis et al., 2017; Mascorro et al., 2016).

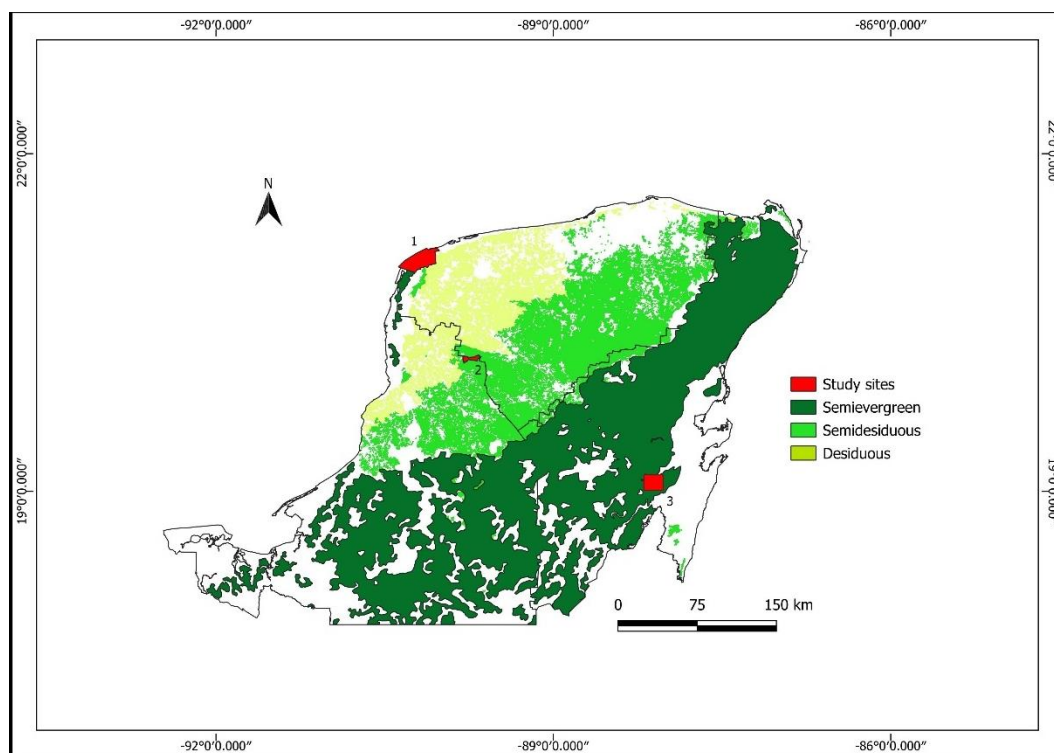


Figure 2.1. Location of the 3 study sites (red polygons) in the corresponding main types of tropical forests (shades of green) of the Yucatan Peninsula. El Palmar State Reserve (1), Kaxil Kiuic Biocultural Reserve (2) and Felipe Carrillo Puerto (3). The EPSG 4326 WGS84 coordinate system was used.

2.2.2 Field data collection

Field data were obtained using a systematic sampling design. Twenty sampling units (SUs) were established at the DF and SDF sites, and 32 SUs at SEF sites, all within an area of 9 km². Most of the SUs in the three sites were located in stands with ages from 27 to over 100 years. In addition, only in the SDF, 12 SUs were established outside the 9 km² area; in younger stands along a chronosequence (Caamal Sosa et al., 2015; Hernández-Stefanoni et al., 2014). The SUs follow the sampling design of the national forest inventory that used four 400 m² circular plots (11.28 m radius) distributed as an inverted “Y” within one hectare (CONAFOR & SEMARNAT, 2009). However, to sample small trees and increase the sampling area of large ones, we added a nested 80 m² (5.04 m radius) subplot in the every one of the 400 m² plots as well as a 1000 m² circular plot (17.84 m radius) encompassing the central plot, respectively (see Figure S2.1). In the 400 m² plots, all trees with a diameter at breast height (DBH) greater than or equal to 7.5 cm were identified and measured. In addition, in the 80 m² plots alongside these

trees all small trees (DBH from 2.5 to 7.5 cm) were identified and measured using the same methodology as for the 400 m² plots. Last, for the 1000 m² plot, in the 600 m² strip surrounding the central 400 m² plot, the trees with a DBH greater than or equal to 20 cm were measured (Caamal Sosa et al., 2015). In the case of SUs within the SDF, the 20 SUs within the 9 km² area were located mostly in withhold-growth forests (30 or more years old), while the other SUs were distributed across a chronosequence of the following successional age categories: 8–10 years, 15–22 years, and 23–30 years (4 SUs per category) (Hernández-Stefanoni et al., 2014). All the data were collected during the 2018 rainy season. In addition, tree diversity and aboveground biomass were calculated for each plot size, considering two tree-size categories: small trees (DBH 2.5–7.5 cm) and large trees (DBH >7.5 cm).

2.2.3 Calculation of woody species diversity

Diversity was calculated using the first three orders (q) of Hill numbers: q^0 (richness), q^1 (exponential Shannon index), and q^2 (inverse Simpson index) (Jost, 2006, 2007). Hill numbers are a family of easy-to-interpret biodiversity indexes expressed in the same units - the effective number of species - that allow evaluating different biodiversity components such as the number of species (q^0), number of common species (q^1), and number of dominant species (q^2) (Chao et al, 2014; Jost & González-Oreja, 2012). Hill numbers were estimated for each plot size. However, in cases that some plant sizes were not measured in a plot, the diversity values were estimated through a rarefaction process based on the number of individuals expected for the plot size (Chao et al, 2014). The expected number of individuals for each plot size was linearly extrapolated based on the total number of individuals of small trees present in the four 80 m² plots of each sampling unit and using a bootstrap of 50. Rarefaction curves were drawn using data from the four 80 m² plots in each cluster. With these curves, the expected number of species was extrapolated for the previously calculated number of individuals for each plot size using the iNEXT package in R (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2022).

2.2.4 Calculation of aboveground biomass

Aboveground biomass was determined using local and regional allometric equations that take into account forest type, growth form, DBH, tree height, and wood density (Table 2.1). Wood density was obtained from local studies and the literature (Aguilar-Rodríguez et al., 2001; Brown, 1997; Reyes-García et al., 2012; Sanaphre-Villanueva et al., 2017) The complete

database is available in Table S1, accesible at: <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00151-6>. For species lacking an available wood density value, an average value was assigned at the genus level (when available) or by sampling unit. All AGB values were estimated with the BIOMASS package in R. (Rejou-Mechain et al., 2017) and transformed into density of AGB using standard units (Mg ha^{-1}). The AGB of trees whose size was not measured in some plots was estimated by extrapolation from the area of the plot in which the trees were measured to the area of the plot where trees were not measured. For example, if a 400 m^2 plot had an AGB value of 100 Mg ha^{-1} for large trees ($\text{DBH} > 7.5 \text{ cm}$), and using the four 80 m^2 plots of the SU, we calculated the mean AGB value of small trees of 10 Mg ha^{-1} , then, the AGB including large and small trees was estimated as 110 Mg ha^{-1} . For a 1000 m^2 plot, we calculated the AGB of trees with a DBH greater than 20 cm. Then, we extrapolated the AGB of trees with DBH between 7.5 cm and 20 cm using the mean values of the four 400 m^2 plots. Finally, we calculated the AGB of large trees ($> 7.5 \text{ cm DBH}$) adding up both values.

Table 2.1. Allometric equations used to estimate aboveground biomass. The resulting values are in kilograms and are transformed to megagrams per hectare (Mg ha^{-1}) for presentation in the document and in the figures.

Author	Growth form	Forest type	Allometric equation
(Ramírez Ramírez et al., 2017)	Trees/DBH < 10 cm	Deciduous and semi-deciduous	$\text{EXP}(-4.1392 + 0.99 * \text{LN}(\text{DBH}^2 * \text{LENG}) + 1.2268 * \text{DENS})$.
(Chave et al., 2005)	Trees/DBH \geq 10 cm	Deciduous and semi-deciduous	$\text{DENS} * \text{EXP}(-0.667 + 1.784 * \text{LN}(\text{DBH}) + 0.207 * \text{LN}(\text{DBH})^2 - 0.0281 * \text{LN}(\text{DBH})^3)$.
(Guyot, 2011)	Trees/DBH < 10 cm	Semi-evergreen	$\text{EXP}(1.3636 * \text{LN}(\text{DBH}) + 1.615 * \text{LN}(\text{LENG}) - 2.9267)$.
(Cairns et al., 2003) modified by (Urquiza-Haas et al., 2007)	Trees/DBH \geq 10 cm	Semi-evergreen	$\text{EXP}(-212605 + 0.868 * \text{LN}(\text{DBH}^2 * \text{TH}) + (0.0939/2)) * (\text{DENS}/0.7)$.
(Chave et al., 2003)	Liana/DBH \geq 2.5 cm	Deciduous, semi-deciduous, semi-evergreen	$\text{EXP}(0.049 + 2.053 * \text{LN}(\text{DBH}))$
(Frangi & Lugo, 1985)	Palm tree/DBH \geq 10 cm	Deciduous, semi-deciduous, semi-evergreen	$- 4.51 + (7.7 * \text{LENG})$

2.2.5 Statistical Analysis

Statistical testing was carried out on the three central plots of each cluster (80 m², 400 m², and 1000 m²). The effect of different explanatory variables on the diversity-AGB relationship was evaluated using generalized linear models (GLM). AGB was used as the dependent variable to assess the effect of diversity on ecosystem services (carbon storage). Separate models were obtained for each of the three Hill numbers, which were used as independent variables along with three fixed factors: tree size (small and small + large), forest type (DF, SDF, and SEF), and plot size (80 m², 400 m², and 1000 m²). The effect of forest successional age was assessed using GLM models similar to those mentioned above, replacing forest type with successional age. GLMs were run using a gamma-type error distribution and a Log link function (Caughlin et al., 2016). Each GLM was tested for statistical significance using an alpha value of 0.05. The explanatory power of each model was evaluated using the proportion of the explained deviance (d²). All statistical tests were performed in R version 4.1.1 (Team, 2021). The results were displayed graphically using the ggplot2 package in R (Wickham, 2016).

2.3 RESULTS

2.3.1 Woody species diversity and AGB by forest type

Table 2.2 shows the mean values and standard deviations of Hill numbers and AGB obtained in our study, grouped by forest type, tree size and plot size. As expected, diversity decreased with the order of the Hill numbers, was lower for large trees than for large and small trees and increased with plot size. Mean diversity was higher in the SEF than in the other two forest types. For example, for q⁰ and plot size 80 m², when small trees were not included, mean diversity in the SEF was 10.3 species compared to 5.3 species in the SDF and 5.4 species in the DF.

On the other hand, AGB values were consistently higher in SEF for large and for all trees (large + small) compared to the other two forest types. Besides, estimates of biomass density were consistently higher for the smallest plot size (80 m²) compared to other grain sizes. The percent increase in aboveground biomass when small trees were considered varied according to forest type and plot size. We recorded an increase of 17–19 % for DF, 8–15 % for SDF, and 11–39 % for SEF.

Table 2.2 Summarized statistics of Hill numbers and aboveground biomass by grain size and tree size in DF, SDF, and SEF.

Forest type	Tree size	Grain size	q0 (num of sp) mean \pm SD	q1 (num of sp) mean \pm SD	q2 (num of sp) mean \pm SD	AGB (Mg ha ⁻¹) mean \pm SD
Deciduous	Large	80	5.4 \pm 2.1	4.8 \pm 1.9	4.4 \pm 1.8	111.5 \pm 32.5
		400	14 \pm 3	10.2 \pm 2.9	7.9 \pm 2.8	90.1 \pm 23.5
		1000	21.4 \pm 7.4	13.8 \pm 3.9	9.7 \pm 3	101.7 \pm 72.5
	Large- Small	80	14.2 \pm 3.3	10.9 \pm 3.5	8.8 \pm 3.5	130.8 \pm 32
		400	33.4 \pm 5	21.4 \pm 5.2	15.1 \pm 5.4	106.5 \pm 23.4
		1000	41.1 \pm 5.4	24.2 \pm 5.7	16.1 \pm 6	121.5 \pm 90.9
Semi- deciduous	Large	80	5.3 \pm 2.6	4.6 \pm 2.3	4.1 \pm 2	125.6 \pm 65.6
		400	11.9 \pm 5.8	8.6 \pm 4.5	6.8 \pm 3.7	105.1 \pm 52.2
		1000	22.3 \pm 10.8	14.6 \pm 7.1	10.2 \pm 5	76 \pm 57.8
	Large- Small	80	12.9 \pm 4.2	9.5 \pm 3.5	7.5 \pm 3.1	139.2 \pm 69.3
		400	32.4 \pm 9.6	19.7 \pm 7.5	13.6 \pm 6	113.3 \pm 54.1
		1000	42.1 \pm 15.2	23 \pm 9.4	14.6 \pm 6.7	87.7 \pm 63.9
Semi- evergreen	Large	80	10.3 \pm 3.4	8.7 \pm 3.1	7.3 \pm 3	291.9 \pm 107.2
		400	16 \pm 6.2	11.3 \pm 5.2	8.4 \pm 4.6	170.9 \pm 75.3
		1000	42.5 \pm 1	24.4 \pm 7.2	13.7 \pm 5.8	217.8 \pm 92.7
	Large- Small	80	16.9 \pm 4.6	12.4 \pm 3.8	9.4 \pm 3.6	324.3 \pm 103.5
		400	39.7 \pm 8.1	23.2 \pm 6.2	14.9 \pm 5.4	237.7 \pm 74.5
		1000	56.1 \pm 10.2	27.8 \pm 7.5	16.1 \pm 6.2	242.7 \pm 97.8

2.3.2 Woody species diversity-AGB relationships

The results of the GLM models indicate that AGB is generally but not always positively associated with diversity expressed by Hill numbers (Figures 2.2., 2.3., and 2.4.). For instance, Figure 2.3e shows a pronounced trend of increasing AGB as diversity increases, which is more evident when only large trees are considered. However, the highest deviance values corresponded to q^0 ($d^2 = 40.4$) and decreased for q^1 ($d^2 = 32.27$) and q^2 ($d^2 = 36.65$) (Figures 2.2.e, 2.3.d, and 2.4.d).

The GLM models show that the inclusion of small trees does not generally alter the type of diversity-AGB relationship in the three types of forest. An exception to this was the 400 m² plot size in all three forest types (Figures 2.2f, 2.3 f and 2.4f). In general, deviance values were higher for large trees than for large and small trees, although there were a few exceptions (Figures 2.3d, 2.4d, and 2.4h).

The GLM models indicate significant differences between 80 m² and the grain sizes of 400 m² and 1000 m² for any of the three Hill numbers for the three vegetation types. There are also significant differences between 400 m² and 1000 m² regarding q₀ and q₁, but not for q₂. The highest deviance values were observed for the 400 m² plot size in the SDF (d² = 40.4) (Figure 2e) and DF (d² = 32.27 and 36.65) (Figures 2.3d and 2.4d). In other words, the plot size of 400 m² showed the strongest relationship between diversity and AGB.

The GLM models showed differences among the three forest types (DF, SDF and SEF). The SDF was the only forest type that showed significant diversity-AGB relationships for the three Hill numbers, the three plot sizes and two tree sizes evaluated (Figures 2.2-2.4). Besides, the SDF showed the highest deviance in Hill numbers q⁰ (d² = 40.4), q¹ (d² = 30.82), and q² (d² = 25.26) when only large trees were considered (Figures 2.2e, 2.3e, and 2.4e), as well as in q⁰ when small trees were also considered (d² = 25.81) (Figure 2.2e).

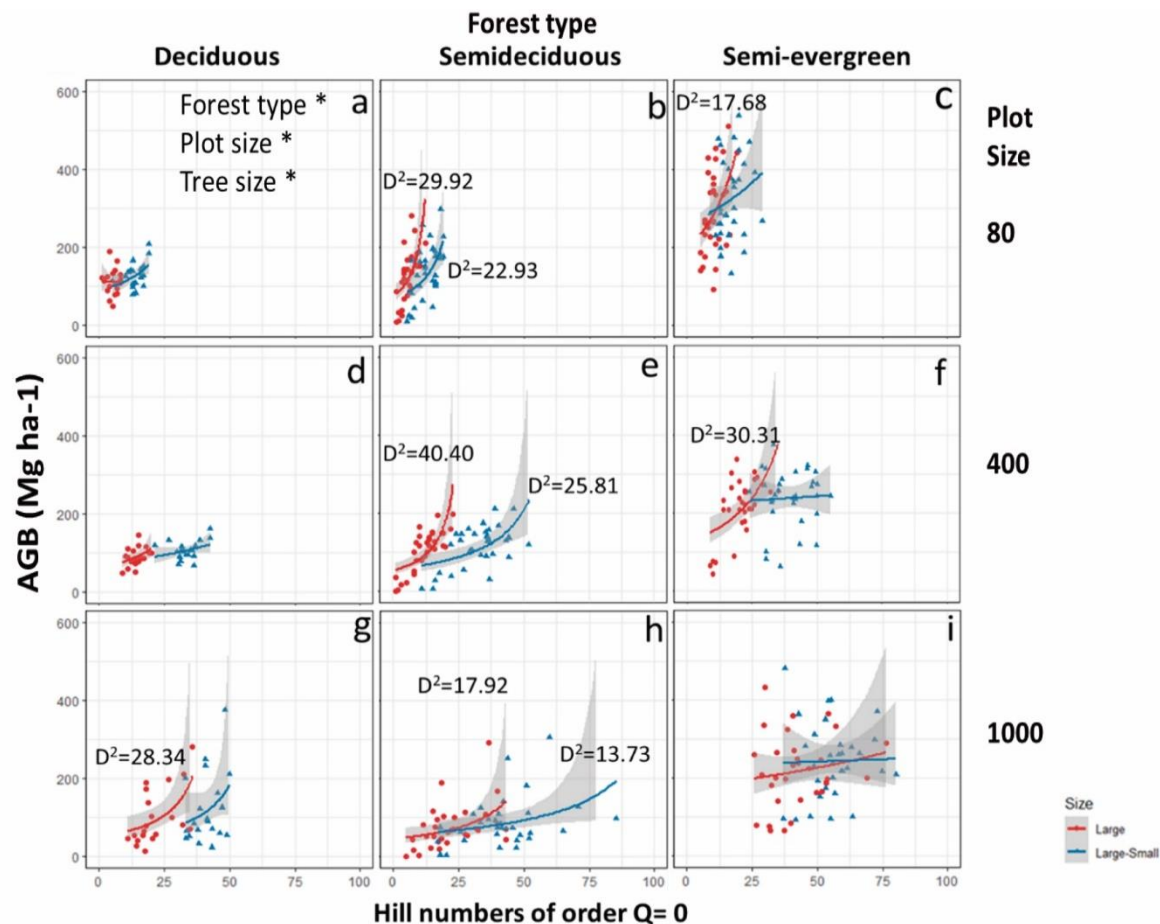


Figure 2.2. Predicted trends between the Hill number of order zero (q⁰) and aboveground biomass for large trees alone (red) and large plus small trees (blue) in different forest types: DF (a, d, g), SDF (b, e, h), and SEF (c, f, i), and for different plot sizes: 80 m² (a, b, c), 400 m² (d, e, f), and 1000

m^2 (g, h, i). d^2 is the deviance that accounts for the proportion of the variance explained by the model. The d^2 values shown correspond to GLMs that were significant at a p -value < 0.05 . Asterisks in top right of graph indicate significant ($p > 0.05$) effects of predictors based on the general linear models.

This means that the diversity-AGB relationship is more prevalent and generally stronger in the SDF than in the DF or SEF, and that when only large trees are considered, species richness is the variable that is most strongly related to AGB. The DF had the highest deviance in q^1 ($d^2 = 32.27$) and q^2 ($d^2 = 36.65$) when both large and small trees were included (Figures 2.3d and 2.4d).

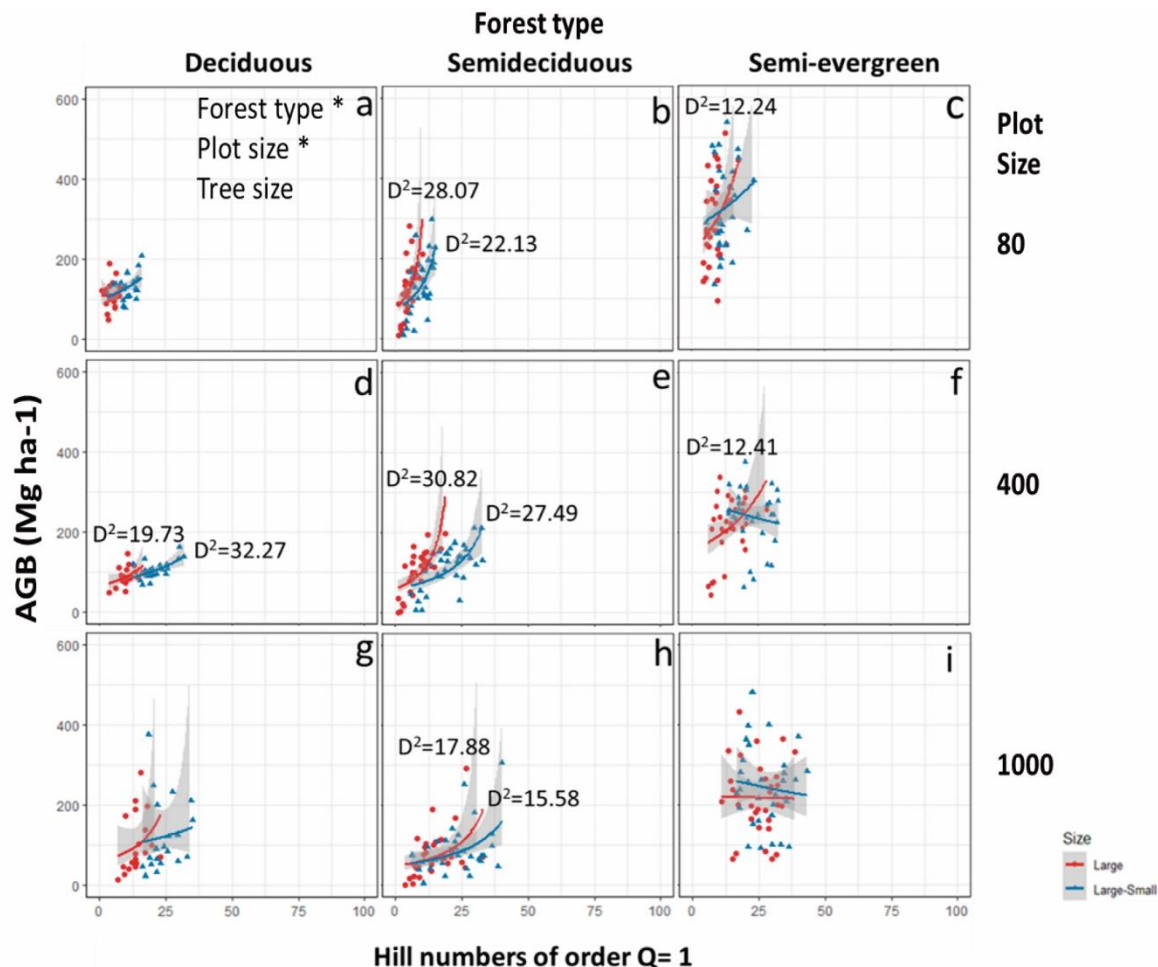


Figure 2.3. Predicted trends between the Hill number of order 1 (q^1) and aboveground biomass for large trees alone (red) and large plus small trees (blue) in different forest types: DF (a, d, g), SDF (b, e, h), and SEF (c, f, i), and for different grain sizes: 80 m² (a, b, c), 400 m² (d, e, f), and 1000 m² (g, h, i). d^2 is the deviance that accounts for the portion of the variance explained by the model. The d^2 values shown correspond to GLMs that were significant at a p -value < 0.05 . Asterisks in top right of graph indicate significant ($p > 0.05$) effects of predictors based on the general linear models.

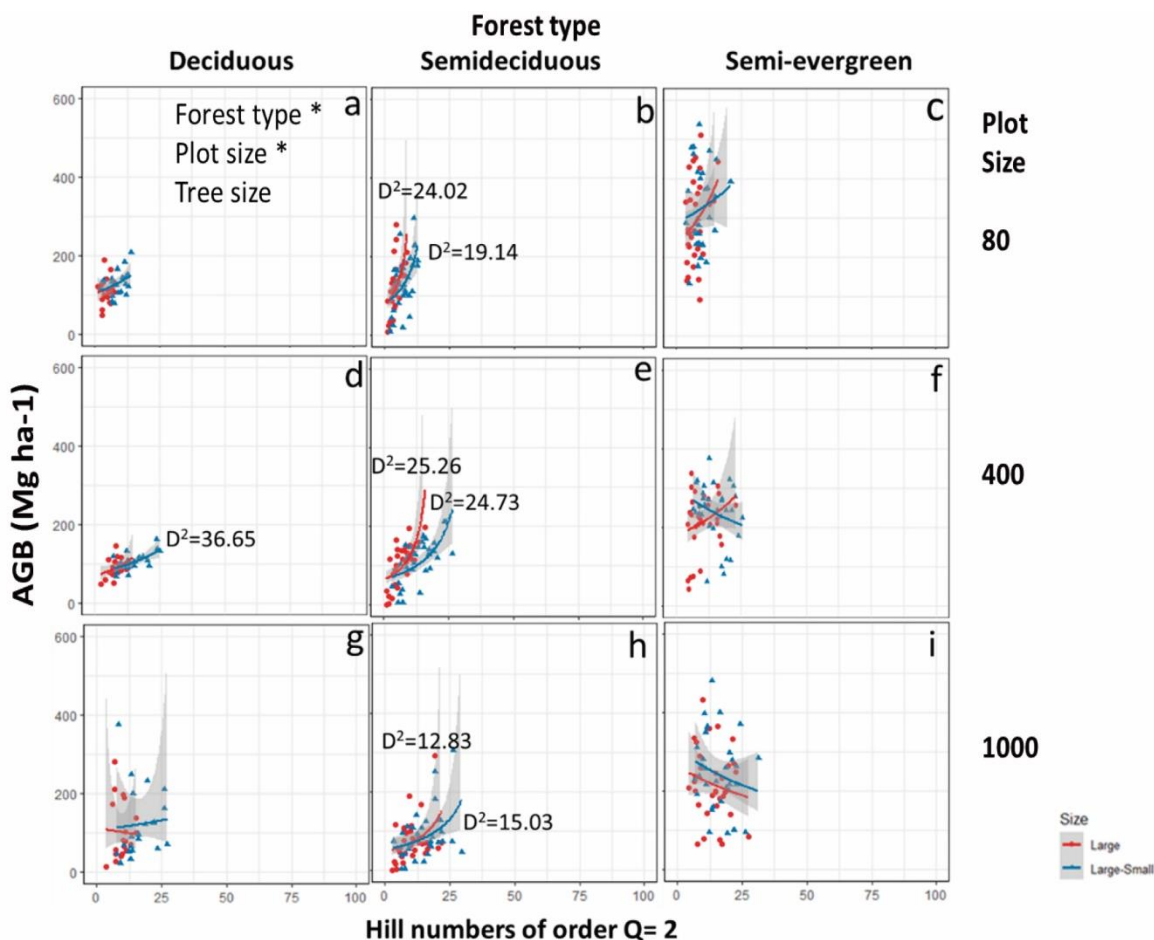


Figure 2.4. Predicted trends between the Hill number of order 2 (q^2) and aboveground biomass for large trees only (red) and large plus small trees (blue) in different forest types: DF (a, d, g), SDF (b, e, h), and SEF (c, f, i), and for different grain sizes: 80 m² (a, b, c), 400 m² (d, e, f), and 1000 m² (g, h, i). d^2 is the deviance that accounts for the portion of the variance explained by the model. The d^2 values shown correspond to GLMs that were significant at a p -value < 0.05. Asterisks in top right of graph indicate significant ($p > 0.05$) effects of predictors based on the general linear models.

2.3.3 Effect of forest successional age on the diversity-AGB relationship

The GLM models showed significant differences between successional ages 8–22 years and ages 23–30 years and >60 years; however, the difference between the latter two ages was not significant. The highest deviance values ($d^2 = 69.02$ and 66.58) were found in the successional age of 8–22 years (see Figure 2.5a). Thus early successional forests showed the strongest relationship between diversity and AGB.

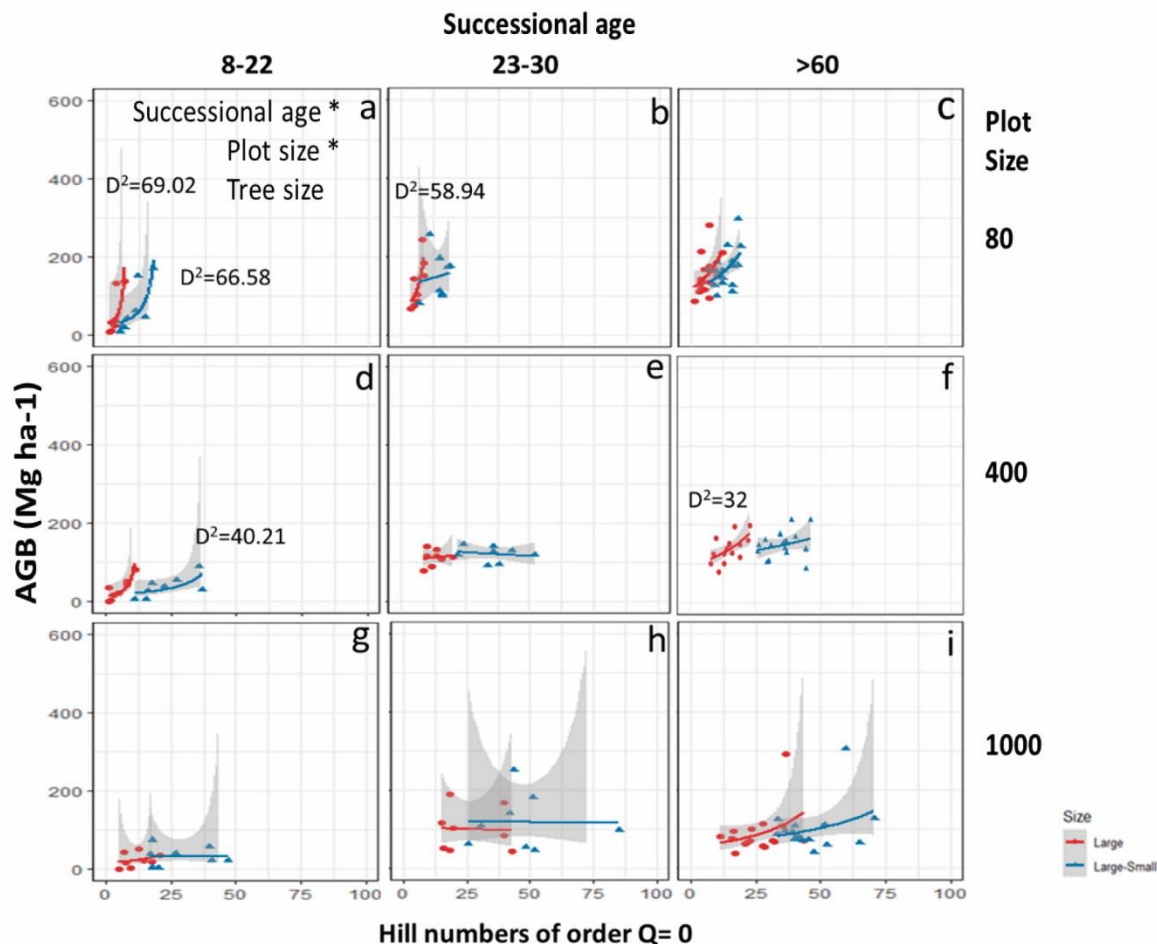
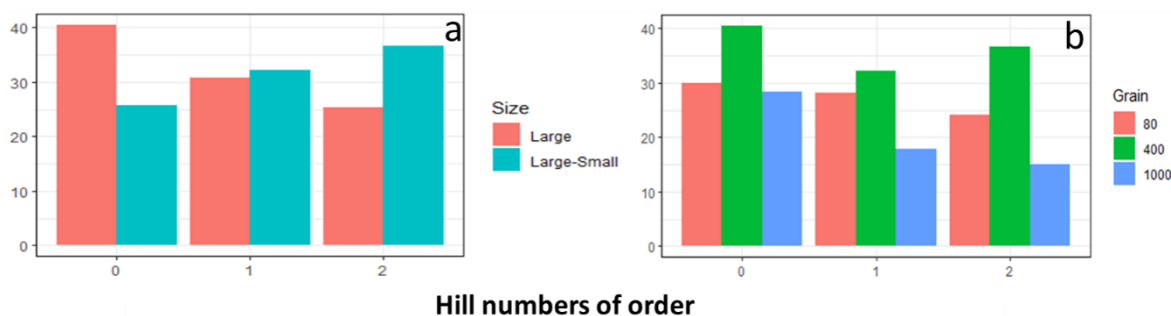


Figure 2.5. Predicted trends between the Hill number of order 0 (q^0) and aboveground biomass for large trees alone (red) and large plus small trees (blue) in the SDF for different successional ages: 8–22 years (a, d, g), 23–30 years (b, e, h), and >60 years (c, f, i), and for different plot sizes: 80 m² (a, b, c), 400 m² (d, e, f), and 1000 m² (g, h, i). d^2 is the deviance that accounts for the portion of the variance explained by the model. The d^2 values shown correspond to GLMs that were significant at a p -value < 0.05. Asterisks in top right of graph indicate significant ($p > 0.05$) effects of predictors based on the general linear models.

When data were grouped by tree size and considering the deviance of all three forest types (DF,

SDF, and SEF) combined, the GLM models showed opposite behaviors when only large trees were considered versus when small trees were also included. In the first case, the deviance decreased as the order of Hill numbers increased; in the second, the deviance increased as the order of Hill numbers increased (Figure 2.6a). When data were grouped by grain size and considering the deviance of the three forest types, the highest deviance values for any Hill



number and forest type corresponded to the grain size of 400 m² (Figure 2.6b).

Figure 2.6. Bar graphs showing the relationship between Hill numbers and deviance using data for all three forest types (DF, SDF, and SEF) combined. The results are grouped by: a) tree size and b) plot size.

2.4 DISCUSSION

The objective of this study was to evaluate the effect of different factors on the broadly accepted notion that diversity has a positive effect on aboveground biomass. The factors considered were a) diversity indexes (Hill numbers of orders 0, 1 and 2), b) inclusion of small trees (DBH \geq 2.5 and \leq 7.5 cm), c) plot size (80 m², 400 m² and 1000 m²), d) forest type (deciduous, semideciduous and semievergree), and e) forest successional age (8-22, 23-30 and >60 years old).

We hypothesized that, as shifts in species dominance are more strongly related to ecosystem functions such as aboveground biomass than species richness, using Hill numbers of orders 1 and 2 (i.e. the effective number of common and dominant species, respectively) (Chao et al., 2014; Jost & González-Oreja, 2012) would increase the explanatory power of models that explain the diversity-AGB relationship. However, we observed the opposite general pattern, i.e., the values of deviance tended to decrease as the order of the Hill numbers increased. This finding is contrary to the notion that using biodiversity parameters that consider species abundances provides relevant information on the relative importance of species (Hillebrand et al., 2017; Spaak et al., 2017) and that abundance has a major influence on ecosystem services such as atmospheric carbon capture and storage (Genung et al., 2020; Winfree et al., 2015). In

fact, some studies have found that changes in species richness are not necessarily linked to changes in ecosystem functions like aboveground biomass; whereas variations in species dominance are related to changes in the provision of ecosystem services (Hillebrand et al., 2017; Spaak et al., 2017). The range of diversity values decreases as the order of Hill numbers increase (see Figures 2.2-2.4), which may help explain in part this unexpected result. The effect of the effective number of all, common and dominant species (Hill numbers of order 0, 1 and 2, respectively) on the diversity-AGB relationship and the underlying mechanisms should be further explored.

Our results generally supported our second hypothesis, which posited that, as small trees have an important contribution to diversity but not so much to AGB, including them would reduce the deviance of the models. The role of small-sized vegetation in the diversity–AGB relationship has been little explored. A study conducted in a tropical forest dominated by evergreen trees in South Africa found that the lowest vegetation stratum (small trees) had the highest species richness and diversity, while the emerging vegetation (taller trees) had the greatest aboveground biomass. However, there was a positive relationship between richness and biomass for both tree sizes, but it was stronger for small trees (Mensah et al., 2018). It is important to consider that although large trees generally have higher wood densities and therefore greater aboveground biomass, there have been exceptions of large trees with low wood densities, thus contributing less biomass than expected based on their size (Romero et al., 2020). The authors suggest that the mechanism explaining the strength of the relationship varies according to tree size, so that in small trees the positive relationship is explained by the effect of niche complementarity, whereas in large trees the sampling effect is the key driver (Mensah et al., 2018). This study was conducted in an old-growth tropical moist forest whereas our study compared different types of secondary tropical dry forests. Compared to old-growth moist forests, niche complementarity may play a smaller role in (especially young) secondary dry forests, where abiotic filtering is expected to be stronger (Lebrija-Trejos et al. 2010), which could help explain why, in this study, the diversity-AGB relationship was weaker when small trees were considered.

When both Hill numbers and tree size are considered together, our results show two opposite patterns: a) when only large trees are considered Hill numbers of higher order are weaker predictors of aboveground biomass, whereas when both large and small trees are considered, Hill numbers of higher order are associated with a stronger diversity–AGB relationship (Figure 2.6a). These results are relevant because forest inventories are the main source of information

for assessing aboveground biomass and diversity at regional and country levels, and generally exclude trees of small diameters (CONAFOR & SEMARNAT, 2009). Therefore, this study highlights the importance of incorporating small trees when assessing the effect of biodiversity on ecosystem functions and shows that the best index of diversity to assess its relationship with aboveground biomass when only large trees are considered is species richness, whereas when small trees are included, the best index is the effective number of dominant species (Figure 2.6a).

In terms of plot size, we hypothesized that as plot size increases the error in biomass estimation associated with the edge of the plot would be relatively smaller, thereby increasing the strength of the relationship between diversity and AGB. However, this hypothesis was rejected because our results showed that the optimal plot size for evaluating the effect of diversity on aboveground biomass was the intermediate one: 400 m². Previous studies have found that in small plot sizes, such as those used in the present study, the effect of diversity on aboveground biomass is due to niche complementarity and sampling effects, while in larger grain sizes this effect is due to the environmental gradient (Chisholm et al., 2013; Gonzalez et al., 2020). Thus, our results are consistent with other studies that have reported a stronger relationship for the 400 m² plot size and a decrease for larger sizes (Chisholm et al., 2013). In addition, it has been shown that, in very small grain sizes, the effect of plot edge relative to the spatial distribution of large trees can decrease the accuracy of AGB estimation (Hernández-Stefanoni et al., 2018). However, one of the limitations of the present study is that not all tree sizes were measured in each plot size, so some data used in the analyses were estimates based on extrapolations. This could introduce an error factor that may affect the accuracy of the results obtained.

As for the type of forest, we hypothesized that the effect of diversity on AGB would vary among the three forest types studied due to differences in climatic factors such as mean annual precipitation, mean annual temperature and aridity and that it would be strongest in SEF where we expect to find the largest range of diversity and AGB values associated with their higher diversity and taller and more complex vegetation structure. Although we did find differences among forest types, the diversity-AGB relationship was more prevalent and generally stronger in SDF, compared to SEF or DF. A previous meta-analysis also suggested that the relationship between biodiversity and AGB varies between forest ecosystems due to climatic and edaphic conditions (Wang & Ali, 2021). In our study, the SDF site was the only one with a marked orographic diversity with low-elevation hills alternated with flat areas and a concomitant high edaphic diversity (Dupuy et al. 2012), as well as a chronosequence of different forest stand

ages. This greater orographic and edaphic diversity as well as greater variation in vegetation structure and diversity associated with the successional gradient may help explain the more prevalent and stronger diversity-AGB relationship found in SDF. The effect of variation in topography and associated soil properties, as well as in forest successional age in different types of tropical dry forests should be further investigated.

Finally, with regard to the successional gradient, we hypothesized that biodiversity and aboveground biomass increase rapidly in the early successional stages, and biodiversity stabilizes while AGB keeps increasing as succession progresses. Therefore, we expected a stronger relationship between biodiversity and AGB in early successional stages. Our findings support this hypothesis. However, the reduced number of sampling units available for each successional age may have affected our results. Therefore, an analysis including a larger number of sampling units for each successional age and incorporating the other two forest types is warranted.

In tropical dry forests, in order to prioritize sites for biodiversity conservation and promote carbon storage, it is essential to: a) supplement the information provided by forest inventories with field data that include small plants to reduce the underestimation of diversity and aboveground biomass, and to incorporate biodiversity parameters that consider abundance; b) consider different plot sizes, particularly 400 m² plots; c) evaluate the impact of diversity on AGB in different types of forests and considering variation in topographic and edaphic conditions, as well as in forest successional age. These factors can have a significant impact on the relationship between diversity and AGB, and therefore should be taken into account when making decisions about conservation efforts. Taking into account these factors and their effect on the diversity-AGB relationship can guide conservation prioritization and ensure effective forest management. Failing to take these factors into account may affect the prioritization of sites for conservation and restoration strategies and their effectiveness.

Additionally, future studies should assess the effect of wood density on aboveground biomass estimation. This is an essential topic given that wood density is a key component in calculating aboveground biomass (Chave et al., 2003, 2004; Guyot, 2011; Ramírez Ramírez et al., 2017). Thus, improving the estimation of average wood density will enhance aboveground biomass estimation (Nogueira et al., 2007) and, therefore, improve our understanding of the factors affecting the relationship between biodiversity and aboveground biomass. It is generally noted that wood density varies between regions due to soil fertility effects

(Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore et al., 2004), light conditions (van Gelder, H.A., Poorter, L., Sterck, 2006), among other factors. Therefore, using calculated values from other regions, even when similar methods are employed, can lead to overestimation or underestimation of wood density (Chave et al., 2004). However, many times other factors affecting the calculation of average wood density and thus the final estimation of aboveground biomass are not taken into account. Factors for which some authors have proposed corrections to counteract their effect, for example, the percentage of hollow parts in tree wood can lead to an overestimation of up to 4% in AGB calculation (Fearnside, 1997); not considering radial variation in wood density can lead to errors of 5.3% (dense forests of the central Amazon), another error arises if the decrease in wood density with height is not considered (Nogueira et al., 2007); and also if the moisture content of the trunk is not considered, which has a strong inverse relationship with basic wood density (Nogueira et al., 2008).

In addition, we suggest carrying out new studies in which small trees are directly measured in plots of different sizes to reduce the error involved in extrapolating diversity and AGB. Moreover, conducting studies with chronosequences in the DF and SEF is recommended to compare the effect of successional age among different forest types. These studies will contribute to improve our understanding of how diversity affects aboveground biomass and, therefore, will support forest management and conservation.

2.5 CONCLUSION

The results obtained in the present study highlight the importance of including small trees in the evaluation of the effect of diversity on aboveground biomass. They show that species richness is a good index of diversity when only large trees are considered; however, if small trees are also included, Hill numbers q_1 and q_2 improve the explanatory power of models relating diversity to aboveground biomass. In addition, we found that a plot size of 400 m² is suitable for assessing the effect of biodiversity on aboveground biomass in the tropical dry forests studied. However, the precision of this assessment may be improved if all trees were measured for this grain size. Regarding forest types, the diversity-AGB relationship was most prevalent and generally stronger in SDF, the only type encompassing marked orographic-edaphic variation and variation in forest successional age underscoring the importance of these factors in the relationship between diversity and aboveground biomass. Finally, the results indicate that the effect of succession varies with forest successional age, with early ages showing the strongest

effect.

2.6 FUNDING

The study was financially supported by CICY and Ecometrica LTD and the United Kingdom Space Agency as part of the project Forests 2020. This study is part of the first author's PhD dissertation which was supported by a grant from CONACYT.

2.7 DECLARATION OF COMPETING INTEREST

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

2.8 AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualization and methodology, Eric Antonio Gamboa Blanco and Jose Luis Hernandez Stefanoni. Manuscript drafting, Eric Antonio Gamboa Blanco, Jose Luis Hernandez Stefanoni, and Juan Manuel Dupuy. Manuscript review and edition, Eric Antonio Gamboa Blanco, Jose Luis Hernandez Stefanoni, Juan Manuel Dupuy, Carlos A. Portillo-Quintero and Trevor Caughlin. Fund acquisition, Jose Luis Hernandez Stefanoni.

2.9 DATA AVAILABILITY

The datasets used in this manuscript are available upon request to the corresponding author.

CAPÍTULO III**ESTIMACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES, LA BIOMASA AÉREA Y SU RELACIÓN, EN BOSQUES TROPICALES SECOS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO UTILIZANDO IMÁGENES DE RADAR****PALABRAS CLAVES**

Google earth engine, INFyS, Árboles de talla pequeña, Relación biodiversidad – biomasa aérea, Números de Hill

3.1 INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secos (BTS) de la península de Yucatán albergan una notable biodiversidad y presentan un alto grado de endemismo de especies (Durán & Méndez, 2010; Ibarra-Manríquez et al., 2002). Constituyen la segunda mayor extensión forestal de América Latina (Dupuy Rada et al., 2015) y representan el principal reservorio de carbono natural de México, almacenando aproximadamente 3554 Pg. (10^{15} g) de carbono aéreo (REDD+, 2013). Sin embargo, los BTS enfrentan una de las tasas de deforestación más alarmantes entre los ecosistemas terrestres a nivel global (Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019). Se estima que entre 2001 y 2020, se perdió el 12.67 % de su cobertura en la península de Yucatán, lo que impacta negativamente en la conservación de su biodiversidad y en el mantenimiento de este reservorio de carbono (Ocón et al., 2021). El componente más significativo de este reservorio es la biomasa aérea (BA) arbórea, por lo que la deforestación de los BTS los convierte en una fuente considerable de emisión de gases de efecto invernadero, exacerbando el problema del cambio climático actual (Dirzo & Raven, 2003; Gibbs et al., 2007).

Estudios previos han establecido una relación positiva entre la biodiversidad y la biomasa aérea (Poorter et al., 2015; van der Plas, 2019). Se ha observado que las áreas con alta biodiversidad suelen exhibir una biomasa aérea elevada (Poorter et al., 2015). Sin embargo, otros estudios han encontrado evidencia de relaciones negativas o de una falta de relación clara entre ambas variables (Guo, 2003; Sullivan et al., 2017; van der Plas, 2019). Por lo tanto, comprender la distribución espacial de la biodiversidad y la biomasa aérea, así como su correlación, utilizando los mismos recursos permitiría conservar áreas con altos índices de biodiversidad y contenido de carbono, generando así un doble beneficio: la protección de la biodiversidad y la mitigación

del cambio climático (Di Marco et al., 2016; Lecina-Díaz et al., 2018), en lugar de estrategias de conservación enfocadas solamente en la conservación de sumideros de carbono que fallan en proteger la biodiversidad (Di Marco et al., 2018; Paoli et al., 2010).

El conocimiento de la distribución espacial de la biodiversidad y la BA de los bosques típicamente se deriva de mediciones en campo colectadas por los inventarios forestales nacionales (IFN) (Heym et al., 2021; Rodríguez-Veiga et al., 2019). Los cuales son procesos de medición, recolección y análisis de datos de campo, que producen estadísticas sobre el estado, distribución y tendencias de los recursos forestales de un país, para la toma de decisiones, con base científica, en las políticas públicas sobre la gestión de los bosques (Ramírez et al., 2021). En el caso de México el Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) se realiza cada cinco años con un muestreo sistemático-estratificado por conglomerados (CONAFOR & SEMARNAT, 2009). Sin embargo, el INFyS solo mide árboles con diámetros a la altura del pecho (DAP, medido a 1.3 m de altura) ≥ 7.5 cm (Comisión Nacional Forestal, 2017). Sin embargo, los árboles pequeños son los más abundantes y tienen una mayor contribución a la riqueza de especies que los árboles de mayor tamaño (Memaghe et al., 2016). Además, representan entre un 15 y un 40 % de la biomasa aérea en BTS maduros de México y hasta un 80 % en los BTS secundarios (Jaramillo et al., 2003). Los árboles pequeños tienen especial relevancia en la península de Yucatán, donde la mayoría de la vegetación corresponde a BTS secundarios (Read & Lawrence, 2003). Un estudio previo en la península de Yucatán realizó correcciones para incorporar los árboles pequeños en la estimación de la BA encontrando que su incorporación mejora el porcentaje de la varianza explicada por los modelos, al mismo tiempo que disminuye el porcentaje de error (Hernández-Stefanoni et al., 2020).

Además del tamaño de los árboles, un factor importante para estimar la distribución espacial de la biodiversidad y su relación con la biomasa aérea es la métrica usada para cuantificar la biodiversidad. La forma más común y sencilla es con la riqueza de especies (Chao et al., 2014), la cual le da el mismo valor a las especies raras que a las más abundantes dado que no toma en cuenta la abundancia relativa (Jost, 2006, 2018; Jost & González-Oreja, 2012). Esto es problemático, dado que las especies raras suelen tener una contribución limitada a funciones ecosistémicas como la biomasa aérea (Schwartz et al., 2000). Por lo que es importante usar otras métricas de biodiversidad que consideren la abundancia de las especies (Jost & González-Oreja, 2012). Dentro de estas métricas destacan los números de Hill los cuales utilizan el orden q para indicar su sensibilidad a la abundancia relativa de las especies: a) q_0 , riqueza de especies, es completamente insensible a la abundancia de las especies; b) q_1 ,

exponencial de Shannon, pondera cada especie por su frecuencia; c) q_2 , inverso de Simpson, indica el número de especies comunes y le da mayor peso a las especies más abundantes (Chao et al., 2014; Jost, 2006, 2007; Jost & González-Oreja, 2012). Estos índices cumplen con el principio de replicación, es decir si dos ensamblajes con igual número de especies, todas igualmente comunes y ninguna compartida, se unen, el valor de la biodiversidad se duplica (Chao et al., 2014; Jost, 2018; Jost & González-Oreja, 2012). Se expresan en unidades de número equivalente de especies (Jost, 2018). El número equivalente de especies representa la cantidad de elementos igualmente probables necesarios para producir un valor dado de un índice de biodiversidad (Jost, 2007). Se ha encontrado que los números de Hill de orden 1 y 2 explican mejor la relación de la biodiversidad con la biomasa cuando se consideran los árboles pequeños (Gamboa-Blanco et al., 2024).

La intensificación de uso de suelo conduce a una pérdida significativa en biodiversidad y almacenamiento de carbono, sin embargo, el impacto varía dependiendo del tipo de uso de suelo, las prácticas de manejo y el contexto ambiental (Vizcaíno-Bravo et al., 2020). De manera que el gradiente de intensidad de uso de suelo genera diferentes patrones en la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea (Uscanga et al., 2023). Por ejemplo, se ha encontrado que la biodiversidad de árboles muestra una relación positiva fuerte con la BA en bosques primarios mientras que los bosques urbanos o aquellos que se regeneraron en tierras agrícolas muestran una relación débil o insignificante y los que se recuperaron de paisajes completamente desnudos muestran una relación negativa (Borges et al., 2021).

La información de campo obtenida por los IFN para estimar la biodiversidad y la BA puede ser complementada con el uso de percepción remota (Grupo de observación de la Tierra, 2020; Ramírez et al., 2021) para estimar los patrones de distribución de la biodiversidad y la BA de una región (Cartus et al., 2014; Hortal & Lobo, 2001). En este estudio utilizamos imágenes de un radar de apertura sintética, específicamente, el satélite de observación avanzado de la tierra de matriz en fase de banda L (ALOS PALSAR-2) de la Agencia espacial japonesa (Japan Aerospace Exploration Agency, 2024) para medir la biodiversidad. Nos valemos de la hipótesis de la variación espectral, la cual postula que la variabilidad espectral de la reflectancia se relaciona positivamente con la heterogeneidad ambiental y ésta a su vez se relaciona positivamente con la riqueza de especies, dado que una mayor heterogeneidad de hábitats permite la coexistencia de una mayor cantidad de especies (Palmer et al., 2002). La variabilidad espectral se mide de diferentes formas una de ellas es usando métricas de textura (Haralick et al., 1973). A su vez, la distribución espacial de la biomasa aérea tiene una

asociación más fuerte con la retrodispersión (Hernández-Stefanoni et al., 2021). ALOS PALSAR es sensible a la estructura del bosque, ya que sus señales de retrodispersión son capaces de penetrar el dosel del bosque (Japan Aerospace Exploration Agency, 2024). Como la retrodispersión se satura a ciertos niveles de BA, las métricas de textura de los datos de retrodispersión pueden ayudar a estimar la BA al mismo tiempo que reducen los efectos de la saturación del radar (Joshi et al., 2017).

Por tanto, conocer los patrones de distribución de la diversidad y la biomasa aérea, así como la relación entre ambas, en los bosques tropicales secos es esencial para mejorar la efectividad de las políticas de conservación y gestión de la biodiversidad, y para abordar eficazmente el cambio climático (Hortal & Lobo, 2005; Rodríguez-Veiga et al., 2016). Establecer áreas protegidas en zonas con gran biodiversidad es la principal estrategia para minimizar los impactos en la biodiversidad causados por el cambio de uso de suelo (Watson et al., 2014) mientras que la acción para mitigar el cambio climático se enfoca en la protección y restauración de zonas con alto almacenamiento de carbono (Venter & Koh, 2012). Sin embargo, si canalizamos recursos financieros para conservar zonas con alta biodiversidad y alto almacenamiento de carbono podemos obtener el beneficio doble de proteger la biodiversidad al mismo tiempo que mitigar el cambio climático (Di Marco et al., 2016).

Este estudio tiene como objetivo estimar la distribución espacial de la diversidad de especies y la biomasa aérea, y analizar su relación en los bosques tropicales secos de la península de Yucatán utilizando imágenes de radar. Para abordar este objetivo, se integran datos de campo con imágenes satelitales de ALOS PALSAR-2, permitiendo responder a las siguientes preguntas de investigación: a) ¿Cómo afecta el uso de diferentes órdenes (0, 1 y 2) de los números de Hill y la inclusión de árboles pequeños (DAP 2.5-7.5 cm) a la precisión de los mapas de biodiversidad y biomasa aérea? Se espera que los números de Hill de órdenes superiores, que ponderan más la abundancia de especies, proporcionen una representación más precisa de la biodiversidad, cual a su vez mejorará la estimación de la biomasa aérea. Además, se anticipa que la inclusión de árboles pequeños, que, aunque contribuyen menos a la biomasa aérea total, son esenciales para captar la riqueza de especies en estas áreas boscosas, mejorará significativamente la precisión de los mapas de biodiversidad; b) ¿Cómo varía la correlación entre la biodiversidad y la biomasa aérea en estos bosques y cómo puede representarse visualmente a través de mapas? Es razonable esperar que las áreas con menor intervención humana y, por lo tanto, con menor intensidad de uso del suelo, presenten una mayor correlación entre estos dos factores debido a la conservación de la estructura natural del

bosque y la continuidad de procesos ecológicos. Por el contrario, en zonas con alta intensidad de uso del suelo, es probable que la correlación disminuya como consecuencia de la pérdida de especies y la disminución del almacenamiento de carbono; y c) ¿Cómo se relacionan la biomasa aérea y la riqueza de especies con las variables de retrodispersión y textura de los datos satelitales de radar? La retrodispersión, que refleja la estructura tridimensional del bosque, se espera que esté estrechamente relacionada con la biomasa aérea, mientras que las variables de textura, que capturan la heterogeneidad del paisaje, probablemente estarán más vinculadas con la riqueza de especies. Este enfoque permitirá no solo cuantificar y mapear estos factores con mayor precisión, sino también proporcionar información valiosa para la gestión y conservación de estos ecosistemas tropicales secos, fundamentales para la biodiversidad de la región.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en el extremo oriental de México, abarcando los estados de Yucatán, Campeche y Quintana Roo, que forman parte de la provincia biótica “península de Yucatán”. Está delimitada al norte, poniente y suroeste por el Golfo de México, al oriente por el Mar Caribe y al sur por la cuenca de la Laguna de Términos y los países de Belice y República de Guatemala (INEGI, 2016).

La provincia biótica “península de Yucatán” es una plataforma calcárea de origen marino que comenzó a emerger hace aproximadamente 26 millones de años, siendo la parte norte de esta región la más reciente en haber surgido. A pesar de que el terreno es principalmente plano, destaca la presencia de una red subterránea cavernosa por donde fluyen corrientes de agua. En la zona, se observan “aguadas”, estructuras de hundimiento que se inundan durante la temporada de lluvias, “cenotes”, estructuras de colapso inundadas, y la “Sierrita de Ticul”, una delgada alineación de lomas y cerros bajos, cuya elevación máxima alcanza los 210 metros (INEGI, 2016).

El clima en la zona se clasifica como cálido subhúmedo, con lluvias concentradas en verano (Carnevali et al., 2003). Esto se debe a la ausencia de una orografía significativa y a la interacción, debido a su posición geográfica, de varios factores como corrientes marinas, circulación de vientos alisios, ondas y tormentas tropicales, y frentes fríos. Estos elementos generan un gradiente de precipitación, resultando en condiciones más secas en la parte noroeste y más húmedas en la parte sureste de la península (Orellana Lanza et al., 2010).

En la península de Yucatán, los principales tipos de bosques son los siguientes: bosque tropical caducifolio, caracterizado por una altura de dosel de entre 5 y 12 m. Se encuentra en áreas con una precipitación de entre 800 y 900 mm y una temperatura media anual de 27 °C. Durante la época de sequía, más del 75 % de las especies pierden sus hojas (Flores-Guido et al., 2010; Miranda & Hernández X, 1963; Rzedowski, 2006). Luego, el bosque tropical subcaducifolio se distingue por una altura de dosel de entre 8 y 13 m, con algunos árboles grandes de entre 15 y 18 m (Miranda & Hernández X, 1963). Se caracteriza por una precipitación promedio anual de entre 1000 y 1100 mm y temperatura media anual de 26 °C (Hernández-Stefanoni et al., 2014). Durante el periodo de sequía, entre el 50 y el 75 % de los árboles experimentan la pérdida de sus hojas (Miranda & Hernández X, 1963). Finalmente, el bosque tropical subperennifolio exhibe una altura de dosel de 15 a 25 m de altura (Miranda & Hernández X, 1963; Rzedowski, 2006). Se encuentra presente en zonas con una precipitación de entre 1000 y 1300 mm y una temperatura media anual de 20 °C y una temperatura media anual de 25 °C (Flores-Guido et al., 2010). Durante la temporada seca, entre el 25 y el 50 % de los árboles pierden sus hojas (Miranda & Hernández X, 1963; Rzedowski, 2006). Estos tres tipos de bosques reflejan la complejidad ambiental de la región, las adaptaciones de las plantas a condiciones climáticas y edáficas específicas, así como la diversidad de respuestas de las plantas a las variaciones en las condiciones del suelo y el clima (Islebe et al., 2015; Sánchez-Sánchez & Islebe, 2002).

3.2.2 Colecta de datos en campo

En este estudio, se realizó una comparación entre dos conjuntos de datos. El primer conjunto se obtuvo directamente del inventario nacional forestal y de suelos (INFyS) (Comisión Nacional Forestal, 2017), datos recopilados entre 2015 y 2020, para el bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio y bosque tropical subperennifolio, mientras que el segundo conjunto constituye una versión corregida que incorpora árboles de tamaño pequeño (entre 2.5 y 7.5 cm de DAP), no considerados en el INFyS.

El INFyS utiliza un muestreo sistemático estratificado por conglomerados (Comisión Nacional Forestal, 2017). Un conglomerado se define como una parcela circular de una hectárea (56.42 m de radio), dividida en cuatro unidades de muestreo secundarias, dispuestas en forma de “Y” invertida con respecto al norte. La distancia desde el centro de la unidad central a las otras tres unidades es de 45.14 metros. Es importante destacar que en cada unidad de muestreo se midió y registró el arbolado con un diámetro al pecho (DAP) mayor o igual a 7.5 cm. Para este estudio solo se utilizaron los conglomerados que contenían al menos tres parcelas de 400 m²,

por que suponemos son los que tienen la mayor parte de su extensión de bosque, lo que garantiza mayor precisión en el estudio. En total, se utilizaron 1201 conglomerados: 66 en bosque caducifolio, 172 en bosque subcaducifolio y 963 en bosque subperennifolio.

Se generó un segundo conjunto de datos, en el que se aplicaron factores de corrección obtenidos en mediciones realizadas en Sitios de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC). Dos de estos sitios (Kaxil Kiuic y Felipe Carrillo Puerto) siguen el mismo diseño que el INFyS, pero cada unidad de muestreo de 400 m² anida una parcela de 80 m², donde se midieron y registraron todos los árboles con un DAP entre 2.5 cm y 7.5 cm. Y uno de los sitios (Dzemul) tiene un diseño de parcelas donde la parcela grande de 400 m² anida una parcela de 80 m², el tamaño de árboles medidos es similar al de los otros dos sitios. Los datos de los SMIC incluyen 64 conglomerados distribuidos 44 en bosque caducifolio (Dzemul), 32 en bosque subcaducifolio (Kaxil Kiuic) y 32 en bosque subperennifolio (Felipe Carrillo Puerto) (J. P. Caamal Sosa et al., 2015; Santos et al., 2015).

3.2.3 Biomasa Aérea y factores de corrección

El primer conjunto de datos presenta los valores de biomasa aérea (BA) por conglomerado, obtenidos directamente del INFyS y transformados en densidad de BA utilizando unidades estándar (Mg ha⁻¹). Dado que los árboles pequeños (entre 2.5 y 7.5 cm de DAP) no fueron medidos en las parcelas del INFyS, se calculó un factor de corrección utilizando las parcelas de los SMIC para cada tipo de bosque.

La proporción de árboles pequeños varía con la edad de sucesión, la cual está fuertemente relacionada con la biomasa aérea en los bosques tropicales secos. Como la edad sucesional no fue medida en las parcelas del INFyS, utilizamos la BA como un indicador de la edad del rodal. Estratificamos las parcelas del INFyS y las del SMIC en cuartiles de biomasa aérea para cada tipo de bosque. La BA de las parcelas del SMIC se calculó utilizando ecuaciones alométricas locales (Gamboa-Blanco et al., 2024) con el paquete BIOMASS de R (Rejou-Mechain et al., 2017). Posteriormente, se calculó un factor de corrección para cada estrato, utilizando la BA calculada para los árboles pequeños en las parcelas del SMIC. Este factor de corrección se definió como la relación entre la media de BA de árboles pequeños (BA_P) y la media de BA de árboles pequeños y grandes (BA_{PG}), a lo cual se le sumó uno:

$$FC = \left(\frac{\text{media } BA_P}{\text{media } BA_{PG}} \right) + 1.$$

Finalmente, el primer conjunto de datos se estratificó en cuartiles, y para obtener el segundo conjunto de datos, se aplicó el factor de corrección multiplicando el valor de la BA por el factor correspondiente al cuartil respectivo (Hernández-Stefanoni et al., 2020).

Tabla 3.1. Factores de corrección para la estimación de biomasa aérea en diferentes tipos de bosques: Caducifolio, Subcaducifolio y Subperennifolio. Los factores se dividen en cuartiles, proporcionando ajustes para corregir la biomasa aérea no corregida obtenida del inventario nacional forestal (INFyS).

Cuartil	Factor corrección Caducifolio	Factor corrección Subcaducifolio	Factor corrección Subperennifolio
1	1.775232	1.279372	1.209376
2	1.659271	1.133001	1.101928
3	1.427608	1.142063	1.085241
4	1.284637	1.065135	1.061469

3.2.4 Biodiversidad y factores de corrección

El primer conjunto de datos presenta los valores de biodiversidad, específicamente los tres primeros órdenes de los números de Hill, por conglomerado. Estos valores se calcularon a partir de los datos de abundancia de especies obtenidos directamente del INFyS y luego transformados en densidad de especies utilizando un tamaño de parcela de 400 m² (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2022). La densidad de especies se calculó mediante interpolación, utilizando el número esperado de individuos para una parcela de 400 m², obtenido a través de la interpolación lineal del número total de árboles individuales presentes en estas parcelas (Chao et al., 2014). Posteriormente, se generaron curvas de rarefacción a partir de los datos de las parcelas de 400 m² en cada conglomerado. Utilizando el paquete `Inext` en R (Hsieh et al., 2022), se interpoló el número esperado de especies para el número de individuos previamente calculado.

Dado que los árboles pequeños (entre 2.5 y 7.5 cm de DAP) no fueron medidos en los conglomerados del INFyS, utilizamos las parcelas del SMIC y los estratos generados con la BA para calcular un factor de corrección para la abundancia de árboles pequeños en cada estrato por tipo de bosque.

Este factor de corrección se definió como: el producto de la abundancia media de árboles pequeños por el tamaño de la parcela a extrapolar dividido entre el tamaño de la parcela desde la que extrapolamos (Tabla 3.2.):

$$\frac{\text{Abundancia árboles pequeños} \times 400 \text{ m}^2}{320 \text{ m}^2}$$

$$320 \text{ m}^2$$

Finalmente, el primer conjunto de datos se estratificó en cuartiles, y se sumó el valor del factor de corrección para obtener la abundancia esperada de árboles grandes y pequeños para una parcela de 400 m². Las curvas de rarefacción elaboradas con los datos del INFyS se utilizaron para generar el segundo conjunto de datos extrapolando el número esperado de especies para la abundancia esperada de árboles grandes y pequeños utilizando el paquete Inext en R (Hsieh et al., 2022).

Tabla 3.2. Factores de corrección para la estimación de abundancia de árboles pequeños en diferentes tipos de bosques: Caducifolio, Subcaducifolio y Subperennifolio. Los factores se calcularon usando los mismos cuartiles de AGB y proporcionan ajustes para corregir la abundancia obtenida del inventario nacional forestal (INFyS) La corrección se hizo a 400 m².

Cuartil	Factor corrección Caducifolio	Factor corrección Subcaducifolio	Factor corrección Subperennifolio
1	274	97	123
2	236	95	96
3	269	137	99
4	253	73	97

3.2.5 Adquisición de imágenes de radar y preprocesamiento

Imágenes del sensor ALOS PALSAR-2 (Satélite de observación terrestre avanzada con radar de apertura sintética en banda L de matriz en fase) con 25 m de resolución y polarización dual (HH y HV), cubriendo entera la península de Yucatán, fueron adquiridas de la Agencia Japonesa de Exploración Espacial (JAXA) en el año 2020. Las imágenes fueron preprocesadas por JAXA mediante orto-rectificación, corrección de pendiente y calibración radiométrica (Shimada et al., 2014). La señal de radar de Alos Palsar-2 fue convertida de números digitales (DN) a coeficientes de retrodispersión (γ°) usando la ecuación: $\gamma^\circ \text{ (dB)} = 10 \log_{10}(\text{DN}^2) - 83.0$ (Shimada & Ohtaki, 2010).

Luego, un filtro de 3 x 3 píxeles fue realizado para reducir el ruido del moteado utilizando la función "reduceNeighborhood()" en Google Earth Engine (GEE).

Calculamos el índice de retrodispersión normalizada (NDBI) mediante la fórmula:

$$NDBI = \frac{HH - HV}{HH + HV}$$

Para examinar si la contribución diferencial al volumen de retrodispersión en diferentes polarizaciones puede mejorar la estimación de biomasa aérea y biodiversidad (Hernández Stefanoni et al., 2021).

También obtuvimos la variabilidad en los valores de retrodispersión entre píxeles usando métricas de textura de las imágenes de radar (Haralick et al., 1973). Las métricas de textura fueron usadas para examinar si la variabilidad en los valores de pixel se relaciona con la heterogeneidad ambiental y esto a su vez con la biodiversidad (Palmer et al., 2002). Nosotros calculamos ocho métricas de textura de segundo orden (media, correlación, homogeneidad, varianza, segundo momento angular, entropía, disimilitud y contraste) aplicando una matriz de coocurrencia de niveles de grises (GLMC) para las dos polarizaciones de retrodispersión (HH y HV), y para el índice NDBI en GEE. Estas métricas de textura fueron calculadas en cuatro direcciones (0 °, 45 °, 90 °, 135 °) con una ventana de 3 x 3 píxeles. Se utilizó este tamaño de ventana porque es el que más se aproxima al tamaño de la parcela de campo (1 ha).

3.2.6 Extracción de datos de percepción remota e Integración con los datos de campo

A partir del punto central de cada conglomerado, utilizando la función “ee.Reducer.mean()”, que proporciona un promedio ponderado de los valores en la región de interés, se extrajeron los valores de las métricas de textura de ambas polarizaciones (HH y HV) y del NDBI. Se creó un buffer con un radio de 56.41 m (equivalente a 1 ha) alrededor del punto central de cada conglomerado donde se extrajo el valor promedio de retrodispersión de las polarizaciones y del NDBI. Los datos extraídos se integraron en una base de datos con los datos de AGB y con los valores de los tres órdenes de los números de Hill. Esta metodología nos permitió integrar la información de campo con la de percepción remota, proporcionando un conjunto de datos unificado y detallado. Estos procedimientos se realizaron en GEE.

3.2.7 Desarrollo de modelos y validación

Para estimar la distribución espacial de la biomasa aérea y de los tres primeros órdenes de los números de Hill a partir de diversas variables explicativas como las métricas de retrodispersión, NDBI y texturas derivadas de datos de radar se ajustaron modelos de regresión Random Forest. Un modelo de regresión Random Forest fue construido para cada variable de respuesta. Cuatro utilizando los datos del INFyS y cuatro utilizando el conjunto de datos corregidos. Los modelos fueron ajustados usando el 70% de los datos para la calibración del modelo (semilla aleatoria 123). El resto de los datos (30%) fueron utilizados para la validación.

Los datos de validación fueron considerados una base de datos independiente usada para evaluar la precisión de la estimación de las variables de respuesta. Para la creación de los modelos Random Forest se usó la función “`ee.Classifier.smileRandomForest()`”, cada modelo se configuró con 5000 árboles. La precisión de los modelos se evaluó en términos del coeficiente de determinación (R^2), el error cuadrático medio (RMSE) y el porcentaje de error cuadrático medio (%RMSE). El %RMSE representa el porcentaje de error relativo a la media de los valores predichos en el conjunto de datos de validación. Para visualizar la importancia relativa de cada variable predictora en los modelos, se construyó un histograma.

3.2.8 Generación de Mapas de biodiversidad, biomasa y de su correlación

Se generaron tres mapas uno para la variable de biomasa aérea, otro para la variable de diversidad con mejor rendimiento y otro más para la correlación de ambas variables. Los mapas se elaboraron usando la función “`ee.Reducer.pearsonsCorrelation()`” en GEE. Para evitar la inclusión de valores en áreas sin vegetación, se aplicó un filtro utilizando la capa de clasificación de bosque/no bosque obtenido de las imágenes de ALOS PALSAR-2.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Modelos

Los modelos Random Forest ajustados utilizados para estimar la biomasa aérea y tres medidas de la diversidad de plantas (H0, H1 y H2), antes y después de incorporar el valor estimado de árboles pequeños, realizados a partir de la suma de tres variables explicativas (variables espectrales, NDVI y medidas de textura) indican que la incorporación de árboles pequeños mejora ligeramente el rendimiento predictivo de los modelos de biomasa aérea y H0 al reducir el %RMSE. Los valores de %RMSE sin considerar árboles pequeños fueron de 50.27 para biomasa aérea y 34.11 para H0. Después de la corrección para incorporar árboles pequeños fueron de 46.99 y 33.68 respectivamente (Tabla 3). Por el contrario, en los modelos para H1 y H2 la incorporación de los árboles pequeños reduce el rendimiento predictivo de los modelos. Esto se observa con la reducción de los valores de r^2 y el aumento del %RMSE valores que eran de 0.22 y 38.13 para H1 y de 0.16 y 41.40 para H2 antes de la incorporación de árboles pequeños, valores que pasan para H1 a 0.13 r^2 y 41.60 %RMSE, mientras que para H2 pasa a 0.08 r^2 y 46.23 %RMSE. Por otro lado, la precisión de la validación para los modelos AGB y H0 mejoro al incorporar a los árboles pequeños, como lo indica la disminución del %RMSE que en AGB pasó de 49.35 a 46.95 y en el caso de H0 pasó de 33.41 a 32.02 (Figuras 3.1. y 3.2.).

Mientras que para los modelos H1 y H2 no hubo un buen desempeño, como lo indican, la disminución de los valores de r^2 que pasaron de 0.17 a 0.10 para H1 y de 0.13 a 0.07 para H2 y el aumento del %RMSE que pasó de 37.14 a 40.04 para H1 y de 39.82 a 45.66 para H2 (Figuras 3.3. y 3.4.).

Tabla 3.3. Evaluación estadística de los modelos para predecir biomasa aérea de árboles grandes (AGB), biomasa aérea de árboles grandes y árboles pequeños (AGB corregida), y los números de Hill de orden 0, 1 y 2 para árboles grandes (H0, H1 y H2) y los números de Hill de orden 0, 1 y 2 para árboles grandes y pequeños (H0 Corregida, H1 Corregida, H2 Corregida) a partir de variables de espectrales, NDVI y medidas de textura.

Variable	R ₂	RMSE	%RMSE
AGB	0.23	44.17	50.27
AGB Corregida	0.23	45.47	46.99
H0	0.26	5.01	34.11
H0 Corregida	0.15	8.03	33.68
H1	0.22	4.02	38.13
H1 Corregida	0.13	5.73	41.60
H2	0.16	3.31	41.40
H2 Corregida	0.08	4.44	46.23

Tabla 3.4. Validación de los modelos para predecir biomasa aérea de árboles grandes (AGB), biomasa aérea de árboles grandes y árboles pequeños (AGB corregida), y los números de Hill de orden 0, 1 y 2 para árboles grandes (H0, H1 y H2) y los números de Hill de orden 0, 1 y 2 para árboles grandes y pequeños (H0 Corregida, H1 Corregida, H2 Corregida) a partir de variables de espectrales, NDVI y medidas de textura.

Variable	R₂	RMSE	%RMSE
AGB	0.20	42.23	49.35
AGB Corregida	0.18	44.34	46.95
H0	0.20	4.76	33.41
Ho Corregida	0.13	7.47	32.02
H1	0.17	3.73	37.14
H1 Corregida	0.10	5.26	40.04
H2	0.13	3.02	39.82
H2 Corregida	0.07	4.11	45.66

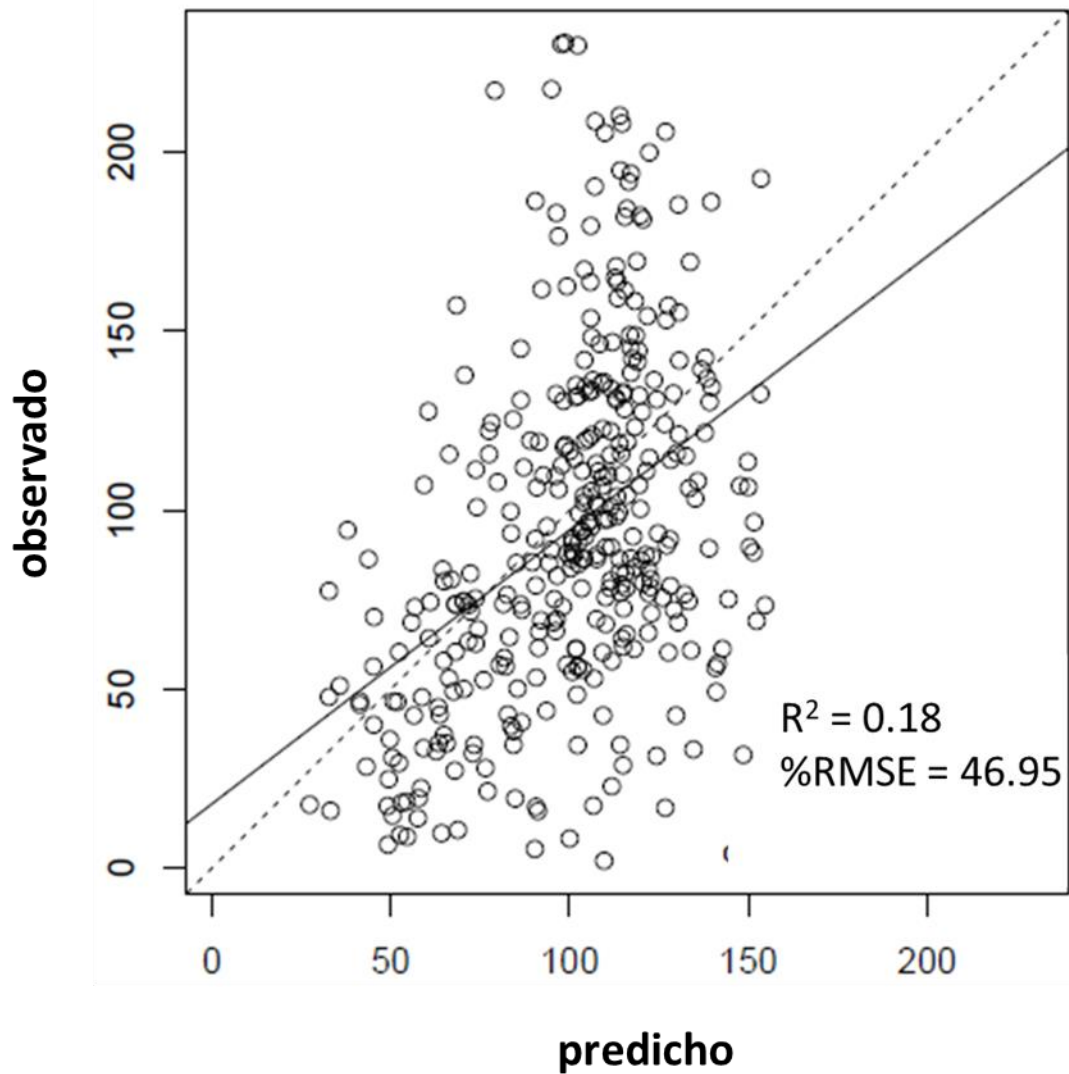


Figura 3.1. Análisis de validación del modelo ajustado para predecir la biomasa aérea después de incorporar a los árboles pequeños. La grafica muestra los valores predichos vs los observados para la biomasa aérea después de incorporar a los árboles pequeños. La línea punteada muestra la línea de referencia y la línea continua la línea de regresión.

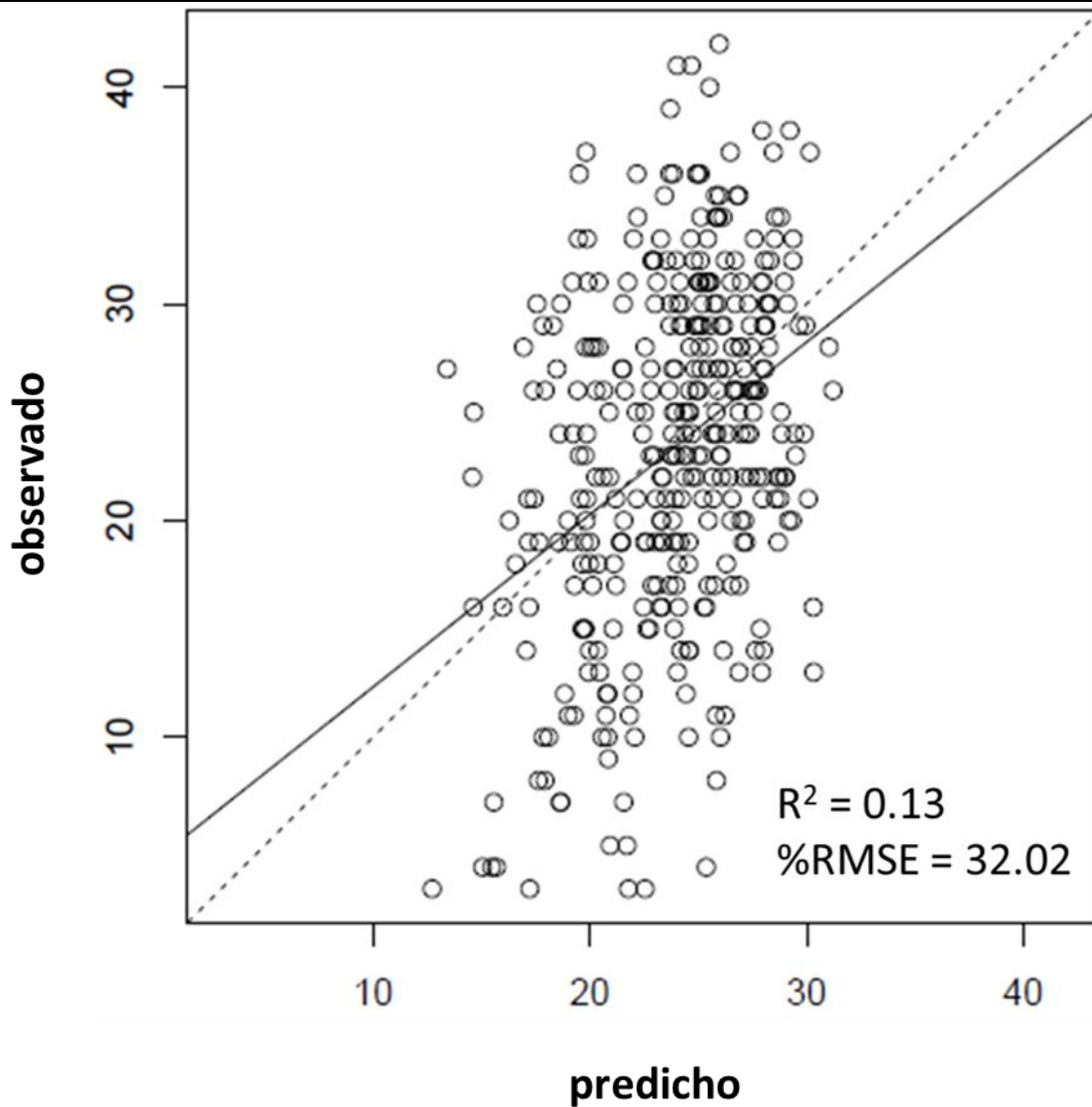


Figura 3.2. Análisis de validación del modelo ajustado para predecir H0 después de incorporar a los árboles pequeños. La grafica muestra los valores predichos vs los observados para H0 después de incorporar a los árboles pequeños. La línea punteada muestra la línea de referencia y la línea continua la línea de regresión.

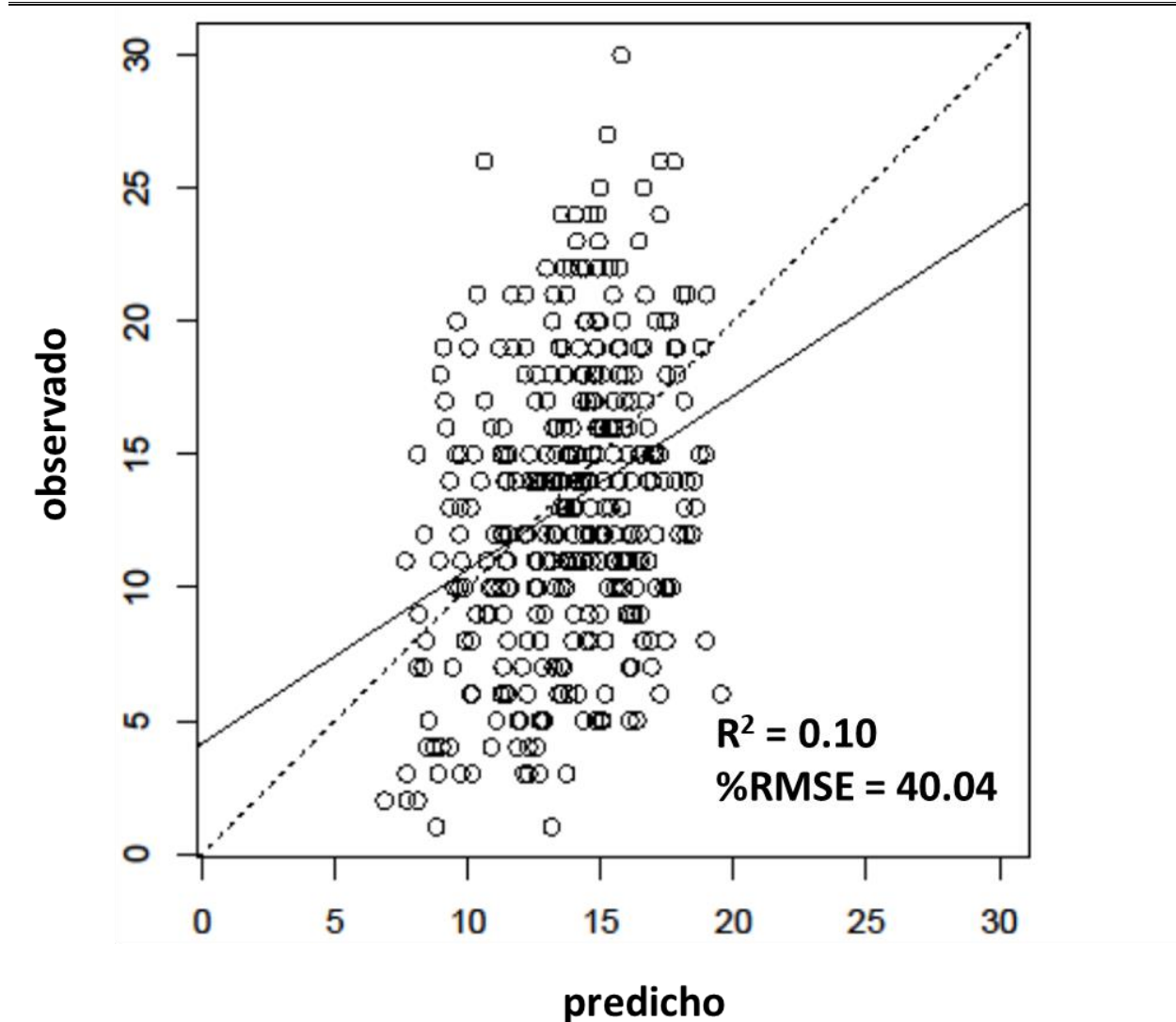


Figura 3.3. Análisis de validación del modelo ajustado para predecir H1 después de incorporar a los árboles pequeños. La grafica muestra los valores predichos vs los observados para H1 después de incorporar a los árboles pequeños. La línea punteada muestra la línea de referencia y la línea continua la línea de regresión.

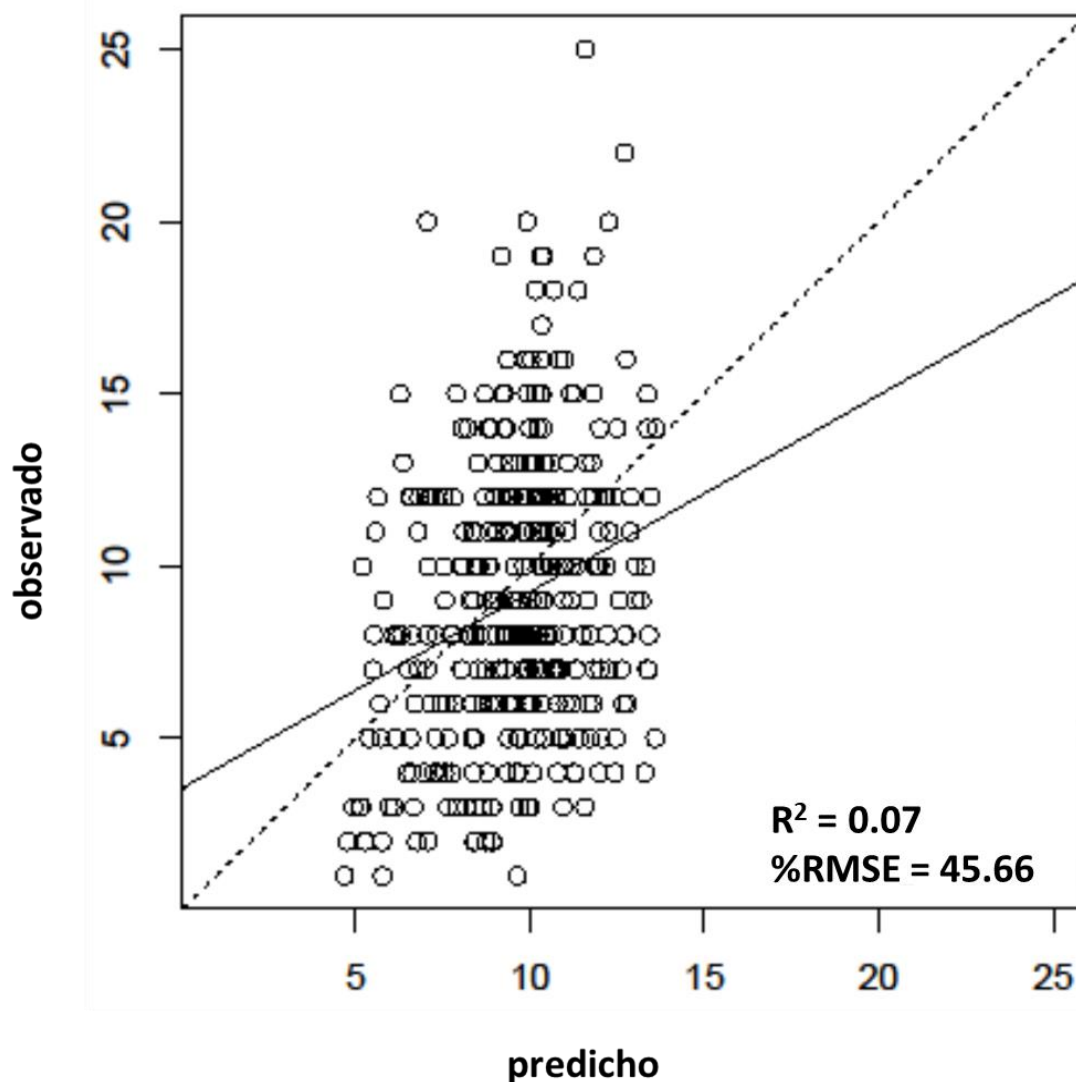


Figura 3.4. Análisis de validación del modelo ajustado para predecir H2 después de incorporar a los árboles pequeños. La grafica muestra los valores predichos vs los observados para H2 después de incorporar a los árboles pequeños. La línea punteada muestra la línea de referencia y la línea continua la línea de regresión.

3.3.2 Distribución de valores antes y después de la corrección

Los valores predichos de biomasa aérea experimentaron modificaciones en su distribución antes y después de incorporar árboles pequeños en el modelo. Tras la corrección, se evidenció un incremento en la media y la desviación estándar de los valores. Antes de la corrección (Figura. 3.5. a), la media se situó en 83.72 Mg ha^{-1} , con una desviación estándar de 43.21 Mg

ha⁻¹. El valor mínimo registrado antes de la corrección fue de 19.69 Mg ha⁻¹ y el máximo de 167.44 Mg ha⁻¹. En contraste, el histograma posterior a la corrección (Figura 3.5. b) mostró una media de 88.68 Mg ha⁻¹ y una desviación estándar de 45.53 Mg ha⁻¹. El valor mínimo registrado fue de 21.40 Mg ha⁻¹ y el máximo de 177.37 Mg ha⁻¹. Estos cambios muestran un incremento medio del 5.92 % en la biomasa aérea al incorporar a los árboles pequeños.

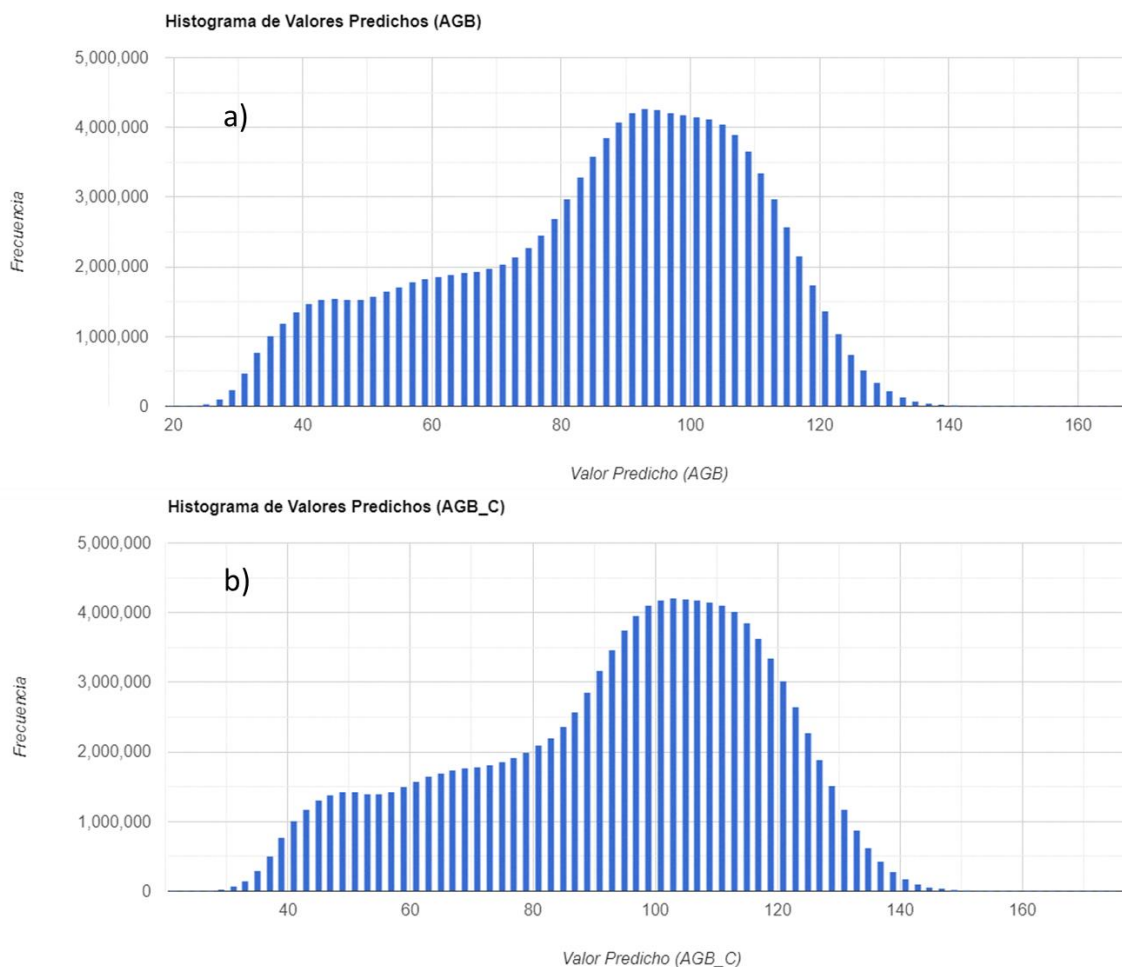


Figura 3.5. Histograma que muestra la frecuencia de los valores predichos de biomasa aérea en los modelos de Random Forest antes (a) y después (b) de la corrección para incluir árboles pequeños. En el eje x se representa el valor predicho de biomasa aérea, mientras que en el eje y se muestra la frecuencia de píxeles predichos.

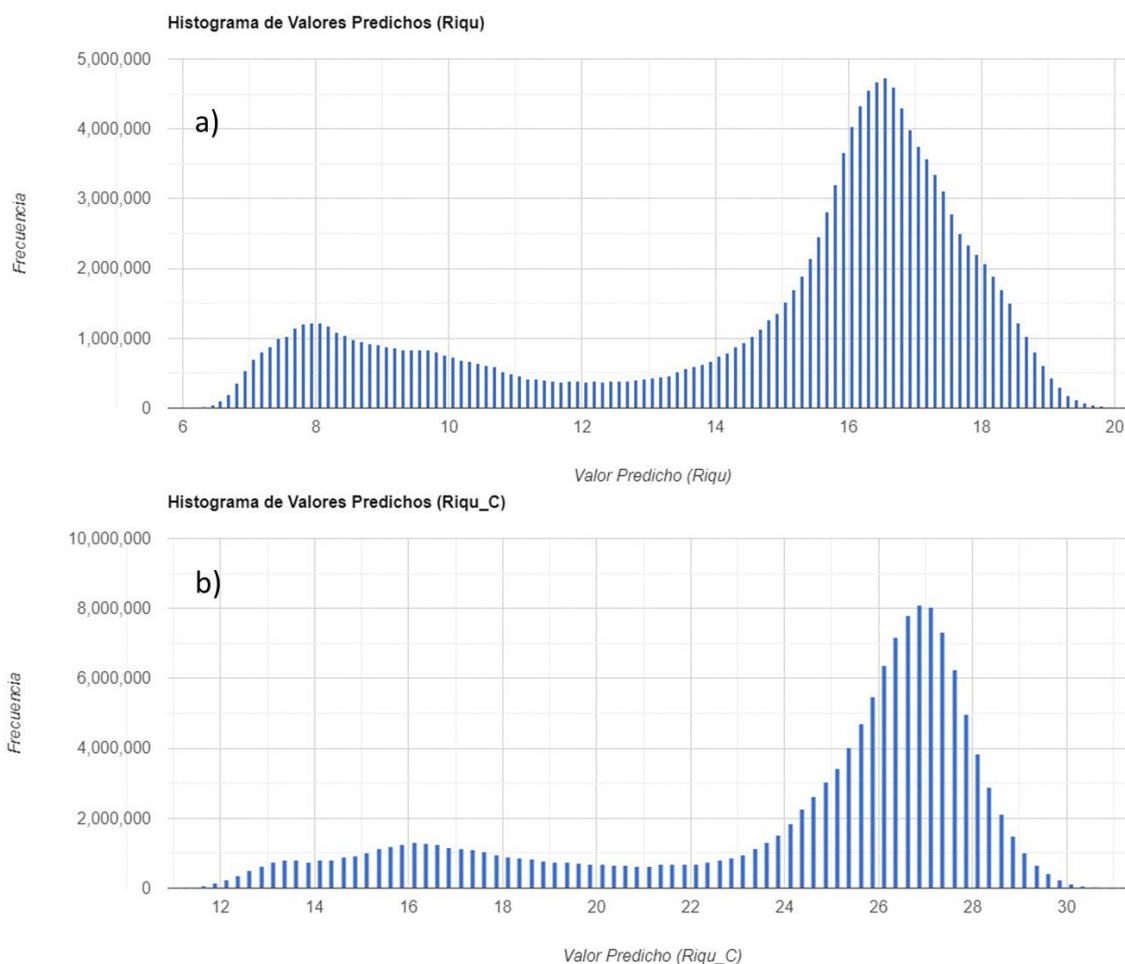


Figura 3.6. Histograma que muestra la frecuencia de los valores predichos de riqueza de especies en los modelos de Random Forest antes (a) y después (b) de la corrección para incluir árboles pequeños. En el eje x se representa el valor predicho de riqueza de especies, mientras que en el eje y se muestra la frecuencia de píxeles predichos.

Los valores predichos de riqueza de especies, también experimentaron ligeras variaciones en su distribución antes y después de la inclusión de árboles pequeños en el modelo. En el histograma anterior a la corrección (Figura 3.6.a), la media fue de 10.14 especies, con una desviación estándar de 4.22 especies. El valor mínimo registrado fue de 5.83 especies y el valor más grande fue de 20.28 especies. En contraste, el histograma posterior a la corrección (Figura 3.6. b) mostró una media de 15.70 especies y una desviación estándar de 5.98 especies. El valor mínimo aumentó a 10.97 especies, y el máximo a 31.40 especies. Lo que representa un incremento medio del 54.83 % después de la corrección.

3.3.3 Importancia de las variables explicativas en los modelos

Las variables más importantes para predecir la biomasa aérea corregida y la riqueza de especies corregida (Número de Hill de orden 0) encontradas usando el incremento del error cuadrático medio en valores porcentuales (%IncMSE) difieren entre los modelos (Figura 3.7 a y b.). El IncMSE representa el incremento del error de la predicción cuando la variable es removida del modelo, mayores valores de %IncMSE indican mayor importancia de las variables. Para el primer modelo los más importantes predictores son: HV_mean, NDBI_mean, HH_mean, HV y HH resaltando la importancia de las variables espectrales para el modelo de biomasa aérea corregida. Mientras que para el segundo modelo los más importantes predictores son: NDBI_mean, HV_mean, HH_variance, HV_dissimilarity y HH_contrast destacando las variables de textura para la riqueza de especies.

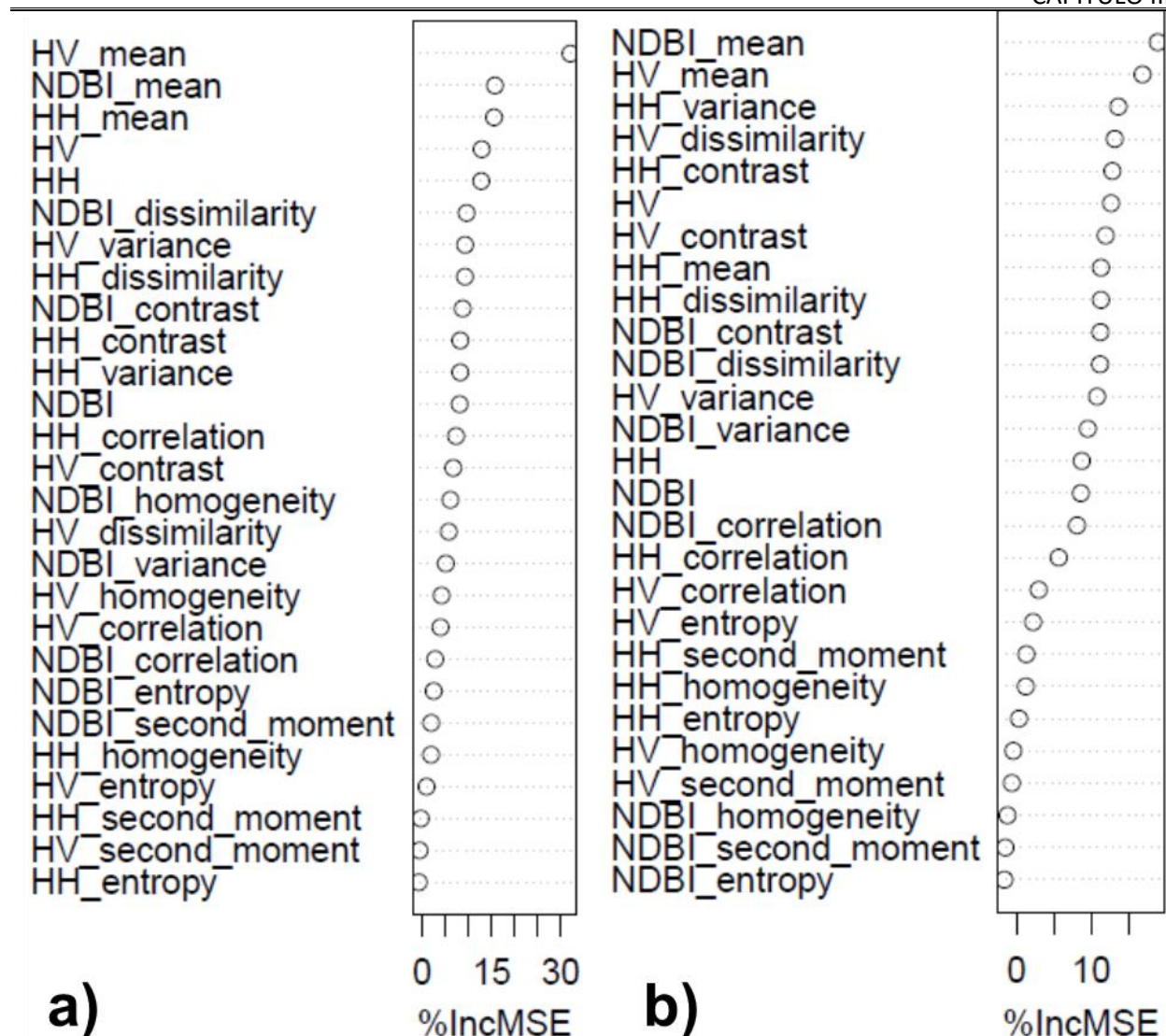


Figura 3.7 Gráficas de importancia de las variables en los modelos Random Forest. (a) biomasa aérea después de las correcciones para incluir árboles pequeños, (b) H0 después de las correcciones. El rango se basa en el incremento del porcentaje de error cuadrático medio (%RMSE) cuando la variable explicatoria es removida.

3.3.4 Mapas de distribución a partir de los modelos ajustados

En general, tanto la biomasa aérea (Figura 3.8) y la riqueza de especies (Figura 3.9) después de la corrección de árboles pequeños presentan una distribución con variaciones en el espacio representadas por los cambios de colores. En la Figura 3.8 se encuentra el mapa con la

distribución espacial de la biomasa aérea dividida en cinco clases cada una representada por un color. En la Figura 3.9 se encuentra el mapa con la distribución espacial de la riqueza de especies dividida en cinco clases cada una representada por un color.

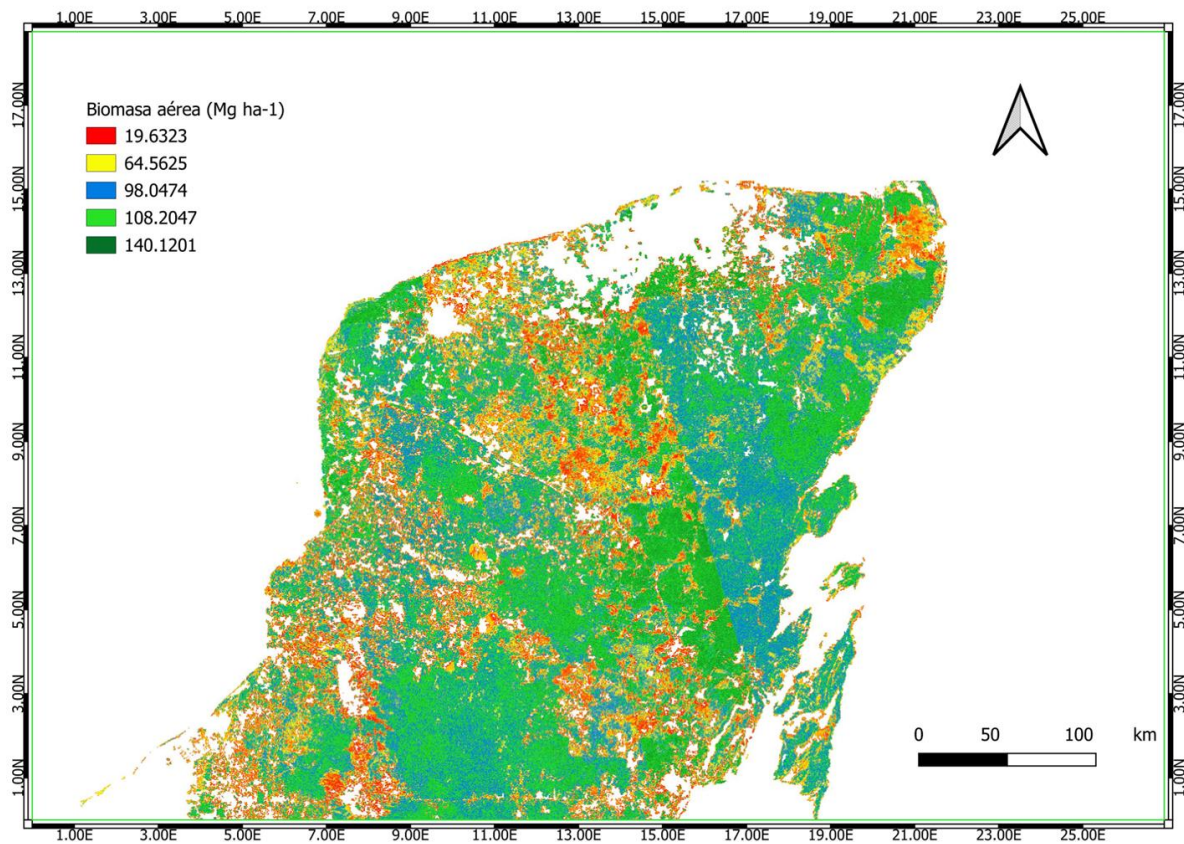


Figura 3.8 Mapa de biomasa aérea para árboles grandes (DAP > 7.5 cm) y pequeños en la península de Yucatán generado mediante un modelo Random Forest utilizando datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS), los cuales fueron corregidos con información de Sistemas de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) para incluir datos de árboles pequeños integrados con imágenes de Alos Palsar. Las áreas en blanco corresponden a zonas sin cobertura vegetal de bosque caducifolio, subcaducifolio o subperennifolio.

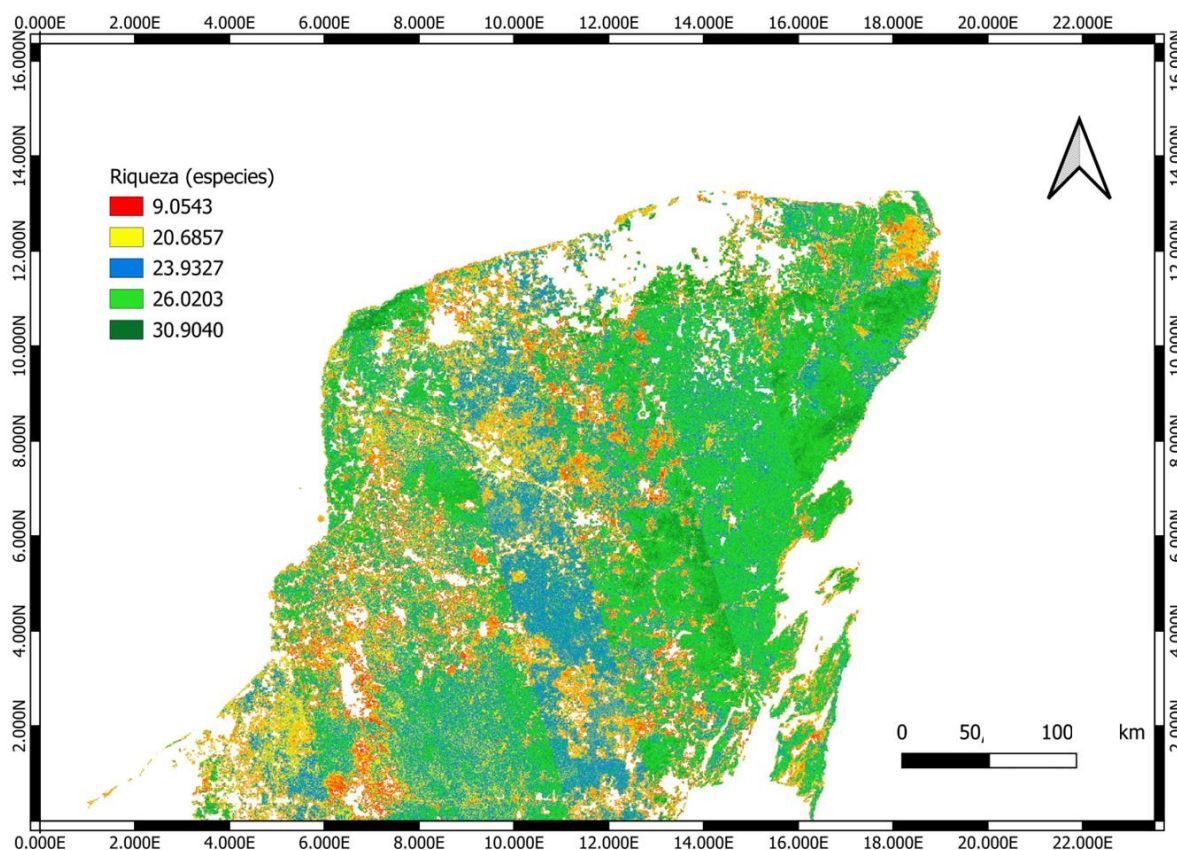


Figura 3.9 Mapa de H0 (riqueza de especies) para árboles grandes (DAP > 7.5 cm) y pequeños en la península de Yucatán generado mediante un modelo Random Forest utilizando datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS), los cuales fueron corregidos con información de Sistemas de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) para incluir datos de árboles pequeños, integrados con imágenes de Alos Palsar. Las áreas en blanco corresponden a zonas sin cobertura vegetal de bosque caducifolio, subcaducifolio o subperennifolio.

En la figura 3.10 se encuentra el mapa de la correlación entre la riqueza de especies y la biomasa aérea dividido en cinco clases cada una con un color. Los valores más altos de correlación representan aquellos sitios con mayor riqueza y mayor biomasa aérea o con menor riqueza y menor biomasa aérea.

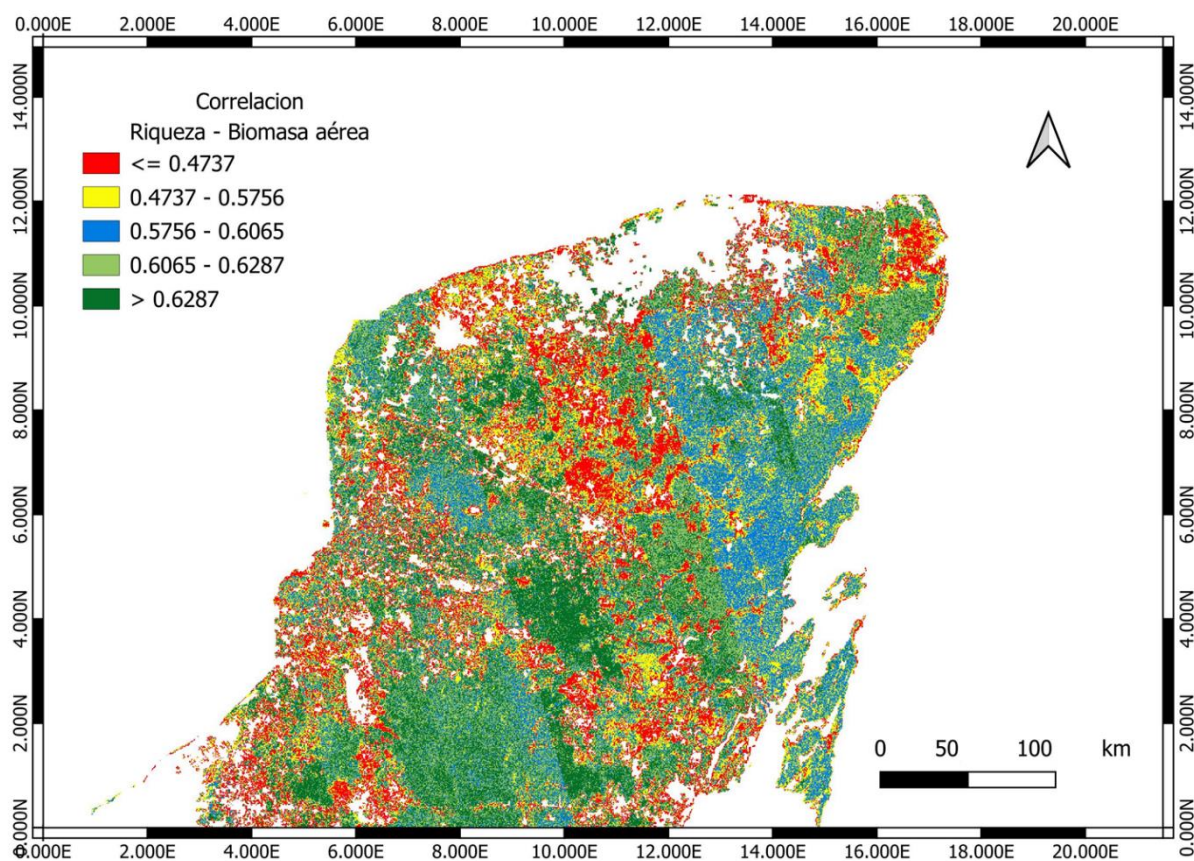


Figura 3.10. Mapa de la correlación entre las variables riqueza de especies y biomasa aérea en la península de Yucatán.

3.4 DISCUSIÓN

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de diferentes factores en la precisión de mapas de diversidad arbórea y biomasa aérea, determinar la importancia relativa de las variables de retrodispersión y textura en la predicción de ambas variables y mapear su correlación. Los factores considerados fueron los índices de diversidad (Números de Hill de órdenes 0, 1 y 2) y la inclusión de árboles pequeños ($DAP \geq 2.5$ y ≤ 7.5 cm).

Como predicción se consideró que como la abundancia refleja mejor la distribución de la biomasa aérea que la presencia o ausencia de especies, el uso de números de Hill de orden superior (órdenes 1 y 2) mejoraría el nivel de precisión de los mapas de biodiversidad. Sin embargo, encontramos el patrón opuesto: la precisión de los mapas de biodiversidad disminuye con el aumento del orden de los números de Hill. Este resultado es contrario a la idea de que

las medidas de biodiversidad que incluyen la abundancia son mejores describiendo la variación real de la biodiversidad y tienen una relación más fuerte con la BA (Roswell et al., 2023), dado que la riqueza le da un gran peso a las especies raras las cuales tienen una contribución limitada a la biomasa aérea (Schwartz et al., 2000). Sin embargo, este resultado coincide con lo encontrado en bosques tropicales secos de la península de Yucatán cuando solo se incluyen árboles con un DAP mayor a 7.5 cm (Gamboa-Blanco et al., 2024), también con Roswell y colaboradores que con datos de bosques tropicales con un DAP mayor a 10 cm encontraron que la riqueza es la métrica de biodiversidad que presenta la relación más fuerte con la biomasa aérea (Roswell et al., 2023). Esto puede deberse a que en ambos casos los árboles pequeños fueron excluidos. La riqueza de especies y la abundancia muestran patrones diferentes con las diferentes clases diamétricas de los árboles (Fibich et al., 2021; Fisayo Falade & Adewale Aruwajoye, 2023; Li et al., 2023), decreciendo la riqueza y la abundancia cuando aumenta la clase diamétrica (Li et al., 2023). Generando cada clase diamétrica de árboles efectos diferentes en funciones ecosistémicas como el almacenamiento de la biomasa aérea (Pommerening et al., 2021; H.-X. Wang et al., 2021).

Lo anterior nos lleva a nuestra segunda hipótesis: dado que los árboles pequeños (DAP 2.5–7.5 cm) tienen una contribución importante a la biodiversidad, pero no tanto a la biomasa aérea, se espera que su inclusión mejore la precisión de los mapas, pero que su efecto sea más fuerte en los mapas de biodiversidad. Los resultados de la riqueza de especies (Hill de orden 0) y la biomasa aérea apoyan esta hipótesis y coinciden con lo encontrado en un estudio previo donde segmentando por clases diamétricas la relación entre la riqueza y la biomasa aérea es más fuerte para los árboles pequeños (Mensah et al., 2018). En otro estudio en la península de Yucatán mediante una corrección para árboles pequeños se logró mejorar la estimación de la biomasa aérea (Hernández-Stefanoni et al., 2020). Lo que concuerda con que la diversidad de especies en los bosques tropicales está estrechamente relacionada con el tamaño de los árboles (Li et al., 2023). Y respalda la idea de que los mapas de BA elaborados para los BTS de la península de Yucatán reportan altos errores relativos para estos bosques en comparación de otros tipos de bosques en México, esto debido en parte a la exclusión de los árboles pequeños (Cartus et al., 2014; Saatchi et al., 2016).

Sin embargo, al combinar ambas variables se observa que conforme aumentamos el orden de los números de Hill se reduce la precisión en la predicción de la biodiversidad y si a su vez incorporamos los árboles pequeños estos empeoran aún más la predicción de la biodiversidad.

Este resultado es contrario a lo encontrado en un estudio previo donde al incorporar árboles pequeños el aumento del orden de los números de Hill mejoraba la predicción de la biodiversidad (Gamboa-Blanco et al., 2024). Esto puede ser debido a la forma de extrapolar la abundancia de individuos, dato que junto con curvas de rarefacción se utiliza para estimar los valores de diversidad de los números de Hill. Además la distribución de abundancias cambia entre árboles pequeños y grandes (Fibich et al., 2021; Fisayo Falade & Adewale Aruwajoye, 2023; Li et al., 2023). Adicionalmente se debe considerar que los datos del INFyS solo consideran árboles con un DAP mayor a 7.5 cm (CONAFOR & SEMARNAT, 2009). En este estudio la estimación de individuos pequeños y grandes esperados para cierto tamaño de parcela se hizo a partir de la distribución de abundancias de los árboles grandes mientras en el estudio de Gamboa-Blanco y colaboradores la estimación de los individuos pequeños se hizo utilizando la distribución de abundancias de los árboles pequeños medidos en subparcelas de cada conglomerado. Lo que significa que a la hora de estimar el número de individuos en un tamaño de parcela debemos considerar que las distribuciones de las abundancias difieren entre árboles de talla pequeña y árboles de talla grande.

En cuanto a la importancia relativa de las variables de retrodispersión y textura, esperábamos que, dado que la riqueza de especies se asocia más con la heterogeneidad ambiental (la cual se asocia con la textura), mientras que la biomasa aérea se asocia más con la retrodispersión de imágenes de radar, las variables de textura fueran más importantes en los modelos de riqueza de especies, mientras que las de retrodispersión fueran más importantes en los modelos de biomasa aérea. Encontramos que la biodiversidad se asoció más con las variables de textura, lo cual concuerda con la hipótesis de variación espectral (Palmer et al., 2002). Mientras la biomasa aérea se asoció con la media de las dos polarizaciones y el índice NDBI tanto como a las variables de retrodispersión (Hernández-Stefanoni et al., 2021).

Finalmente, el resultado del mapa de correlación puede explicarse por el tipo e intensidad de uso de suelo, las prácticas de manejo y el contexto ambiental (Uscanga et al., 2023; Vizcaíno-Bravo et al., 2020).

CAPÍTULO IV**DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS****4.1. DISCUSIÓN**

El estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto simultáneo de diferentes factores en la modelación de la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea, así como el posterior mapeo de ambos aspectos y su relación. Los factores considerados incluyeron índices de diversidad (Números de Hill de órdenes 0, 1 y 2), la inclusión de árboles pequeños ($DAP \geq 2.5$ y ≤ 7.5 cm), el tamaño de la parcela (80 m², 400 m² y 1000 m²), el tipo de bosque (caducifolio, subcaducifolio y subperennifolio) y la edad sucesional del bosque (8-22, 23-30 y >60 años). Además, se analizó la variación espacial de la correlación entre la biodiversidad y la biomasa aérea, así como su relación con los datos de radar.

Aunque la idea comúnmente aceptada es que existe una relación positiva entre la biodiversidad y la biomasa aérea (Cardinale et al., 2011, 2012; Liang et al., 2016; Poorter et al., 2015), diversos estudios han encontrado evidencia de relaciones negativas, débiles o nulas entre ambas (Guo, 2003; Sullivan et al., 2017; van der Plas, 2019). Esta diversidad de relaciones ha sido atribuida a factores como la utilización de distintos índices de biodiversidad (van der Plas, 2019; Wasof et al., 2018), la inclusión de árboles pequeños (Hernández-Stefanoni et al., 2020; Memiaghe et al., 2016), el tamaño de la parcela (Steur et al., 2020), la variabilidad en los tipos de bosque (L.-Q. Wang & Ali, 2021) y la edad sucesional (Bengtsson et al., 2002). Comprender el efecto conjunto de estos factores es crucial para el desarrollo de estrategias de conservación forestal, particularmente en la identificación de áreas prioritarias para la conservación (Lecina-Diaz et al., 2018; Uscanga et al., 2023) en medio de desafíos como la sexta extinción masiva de especies y el cambio climático actual (Ceballos et al., 2010; Friedlingstein et al., 2023).

Es importante conocer cómo se distribuye espacialmente la correlación entre la biodiversidad y la biomasa aérea, especialmente dadas las presiones económicas que impulsan la deforestación de estos bosques y los recursos limitados disponibles para detenerla (Ellis et al., 2015). En la península de Yucatán, los BTS enfrentan amenazas significativas debido a proyectos inmobiliarios y turísticos a gran escala, así como al megaproyecto del Tren Maya (Geocomunes et al., 2020). Es esencial identificar zonas con valores altos de diversidad y biomasa aérea, contribuyendo así a la protección de la diversidad y la mitigación del cambio climático (Di Marco et al., 2016; Lecina-Diaz et al., 2018). Por el contrario, se deben evitar estrategias de conservación de altos reservorios de carbono en zonas con baja diversidad, ya que esta conservaría bajos niveles de diversidad (Di Marco et al., 2018; Paoli et al., 2010).

El efecto de utilizar diferentes métricas de diversidad en la modelación de la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea, se evaluó utilizando datos del inventario nacional forestal y de suelos (INFyS) (Comisión Nacional Forestal, 2017) y datos de sitios con diseño similar, como los sitios de monitoreo intensivo de carbono (SMIC) (J. Caamal Sosa et al., 2015). Se ha propuesto que usar parámetros de diversidad que consideren la abundancia de las especies proporcionaría información relevante sobre la importancia de las especies (Hillebrand et al., 2017; Spaak et al., 2017) y que la abundancia de las especies tiene un efecto importante en servicios ecosistémicos como la captura y almacenamiento de carbono atmosférico (Genung et al., 2020; Winfree et al., 2015). Sin embargo, se ha encontrado que el patrón de riqueza, abundancia y distribución espacial de la biodiversidad está fuertemente relacionado con el tamaño de los árboles (Li et al., 2023). En el capítulo dos, utilizando modelos lineales generalizados (GLM) para los árboles medidos en parcelas de 400 m² (árboles con DAP mayor a 7.5 cm) de SMIC, se encontró que los valores de devianza decrecen cuando el orden de los números de Hill incrementa. Ese resultado se confirmó en el capítulo tres utilizando modelos Random Forest con los datos del INFyS, así como en un estudio realizado con datos locales de bosques tropicales y subtropicales de diferentes partes del mundo (Roswell et al., 2023). Esto sugiere que la riqueza es la medida de biodiversidad más fuertemente correlacionada con la biomasa aérea cuando solo se consideran los árboles de mayor tamaño.

Respecto al segundo factor, la inclusión de árboles pequeños ha sido poco estudiada en la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea. Sin embargo, en los bosques tropicales, la mayoría de los individuos pertenecen a tallas pequeñas (Wiegand et al., 2007; Yang et al., 2013). Estos árboles pequeños contribuyen significativamente a la abundancia y biodiversidad de estos bosques, y su contribución disminuye conforme aumenta el diámetro de los árboles (Li et al., 2023; Memiaghe et al., 2016). En los BTS de la península de Yucatán, su contribución a la biomasa aérea se ha calculado entre un 15 y un 40 % en bosques maduros y se incrementa en los bosques secundarios (Read & Lawrence, 2003). Estudios en la península de Yucatán utilizando factores de corrección para árboles pequeños han encontrado que su inclusión mejora el porcentaje de varianza explicada por los modelos de biomasa aérea, al mismo tiempo que disminuye el porcentaje de error (Hernández-Stefanoni et al., 2020). Este hallazgo se observó parcialmente en el capítulo tres, donde el porcentaje de varianza explicada se mantuvo igual pero el porcentaje de error disminuyó. Sin embargo, en el capítulo dos, donde se evaluó la relación entre la diversidad y la biomasa aérea se encontró que la inclusión de árboles pequeños no mejora la relación cuando se considera la riqueza de especies. En el capítulo 3, la

inclusión de árboles pequeños redujo el porcentaje de varianza explicada por la riqueza, al mismo tiempo que disminuyó el porcentaje de error.

Al considerar simultáneamente los números de Hill y la inclusión de árboles pequeños, en el capítulo 2 se encontró que, al corregir los datos de los conglomerados para incluir árboles pequeños, los números de Hill de mayor orden presentaron una fuerte relación entre la diversidad y la biomasa aérea. Sin embargo, en el capítulo tres, utilizando modelos Random Forest, se encontró el patrón contrario: el poder predictivo de los modelos utilizando datos del INFyS, corregidos o no corregidos, decrece, la variabilidad explicada disminuye y el porcentaje de error aumenta cuando el orden de los números de Hill incrementa. Este resultado aparentemente contradictorio puede deberse a que la distribución de la abundancia difiere entre árboles grandes y pequeños (Li et al., 2023). En el capítulo 2, los conglomerados de SMIC incluían mediciones de árboles pequeños en subparcelas de 80 m², calculándose el número de individuos esperados de árboles pequeños a partir de la distribución de abundancias de los árboles con DAP menor a 7.5 cm en cada conglomerado. En el capítulo tres, como no se disponía de datos de árboles pequeños, el número de individuos esperado se calculó utilizando un factor de corrección por cuartil elaborado a partir de la distribución de abundancias de los árboles grandes. Esto pudo haber introducido errores en la estimación de la abundancia, y por ende en la diversidad de árboles pequeños. Por lo tanto, es necesario estudiar la relación de la distribución de abundancias de los árboles pequeños a partir de los árboles grandes.

Sobre el tercer factor analizado, el tamaño de la parcela, se hipotetizó en el capítulo dos que al aumentar el tamaño de la parcela se disminuye el error en la estimación de la biomasa aérea asociado al borde de la parcela (Hernández-Stefanoni et al., 2018). Se encontró que un buen tamaño de parcela para evaluar la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea era de 400 m². Este tamaño coincide con un estudio que, analizando datos de 25 bosques tropicales en 5 continentes utilizando parcelas de 400 m², 2500 m² y 10000 m², encontraron que el mejor tamaño de parcela para analizar esa relación es de 400 m² (Chisholm et al., 2013). Sin embargo, otro estudio realizado en dos de los BTS utilizados en esta investigación utilizando parcelas de 80 m², 400 m² y 1000 m², encontró que para la biomasa aérea el mejor tamaño de parcela es el de 1000 m² (Hernández-Stefanoni et al., 2018). Esta diferencia puede deberse a la extrapolación de los números de Hill, ya que solo es posible extrapolar de manera óptima a tamaños del doble de la muestra de referencia para los números de Hill de orden 1 y al triple para los de orden 2 (Chao, Gotelli, Hsieh, Sander, Ma, Colwell, Ellison, et al., 2014). Dado que

la muestra de referencia está conformada por todos los árboles medidos en 320 m² (cuatro parcelas de 80 m²), se genera un sesgo que puede afectar la fuerza de la relación en tamaños de muestra mayores a 400 m², influyendo así en el mejor tamaño de parcela para analizar esa relación.

En cuanto al tipo de bosque, hipotetizamos que los bosques subperennifolios son más diversos, altos y estructuralmente complejos que los bosques subcaducifolios y caducifolios, en ese orden. Se esperaba que el mayor poder explicativo de los modelos que estudian la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea se encontrara en los bosques subperennifolios y el menor en los bosques caducifolios. Sin embargo, encontramos que el mayor poder explicativo estaba en el bosque subcaducifolio. Esto puede deberse a que, en la península de Yucatán, este tipo de bosque presenta una marcada diversidad orográfica con colinas de baja elevación alternadas con áreas planas, una alta diversidad edáfica, y además, se disponía de una cronosecuencia de diferentes edades de rodales forestales (Dupuy et al., 2012), lo cual permitió abarcar una mayor diversidad de condiciones comparado con los otros dos tipos de bosques. Sin embargo, otro factor importante a considerar es el tipo de uso de suelo, las prácticas de manejo y el contexto ambiental (Vizcaíno-Bravo et al., 2020). El gradiente de intensidad de uso de suelo genera diferentes patrones en la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea (Uscanga et al., 2023). Se han encontrado relaciones positivas más fuertes en bosques maduros no inmersos en una matriz urbana y relaciones más débiles en bosques secundarios derivados de zonas agrícolas (Borges et al., 2021).

4.2. CONCLUSIONES GENERALES

Primero, en este estudio fue posible evaluar el efecto de los tres primeros órdenes de los números de Hill al incluir o excluir árboles pequeños (diámetros menores a 7.5 cm de DAP). Encontramos que la incorporación de los árboles pequeños modifica la relación entre la diversidad y la biomasa aérea y que la medida de biodiversidad más fuertemente correlacionada con la biomasa aérea difiere dependiendo del rango de tallas arbóreas evaluadas. Esto debido a que la biodiversidad y su distribución espacial está fuertemente relacionada con el tamaño de los árboles.

Segundo, la corrección de los datos de campo para incluir árboles de tamaño pequeño solo es eficaz cuando se toma en cuenta que las distribuciones de abundancias de los árboles grandes difieren de las de los árboles pequeños. Y por lo tanto para corregir los valores de biodiversidad

es necesario utilizar distribuciones de abundancias acordes al tamaño de los árboles y preferentemente para cada uno de los cuadrantes estudiado.

Tercero, debido a las limitaciones en el tamaño de referencia utilizado para estimar la diversidad cuando se utilizan datos del INFyS el tamaño óptimo de parcela para evaluar la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea es de 400 m².

Cuarto, el poder explicativo de cada tipo de bosque en la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea es debido a la mezcla de diferentes factores ambientales con factores bióticos como la biodiversidad y estructura del bosque.

4.3. PERSPECTIVAS

Los resultados de este estudio muestran que, para una comprensión más completa de la relación entre la diversidad de especies arbóreas y la biomasa aérea, es necesario tomar en cuenta tanto a los árboles de talla pequeña como a los de talla grande y evaluar la biodiversidad utilizando los tres primeros órdenes de los números de Hill.

En los casos en los que no fue posible medir directamente los árboles de talla pequeña se recomienda utilizar métodos que estimen la distribución de abundancias de los árboles pequeños a partir de la de árboles grandes. Para así con la abundancia de los árboles pequeños en cierto tamaño de parcela poder extrapolar a otro tamaño y poder calcular de mejor manera la biodiversidad utilizando números de Hill de diferentes órdenes.

Dado que la extrapolación con los números de Hill es sensible al tamaño de muestra de referencia, es necesario generar tamaños de referencia más grandes utilizando bases de datos complementarias como las de los SMIC.

Es necesario evaluar por separado el efecto de diferentes factores abióticos para así tener un mejor entendimiento de la relación entre la biodiversidad y la biomasa aérea en los diferentes tipos de bosques tropicales secos.

BIBLIOGRAFÍA

- Almazán-Núñez, R. C., Arizmendi, M. del C., Eguiarte, L. E., & Corcuera, P. (2012). Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4), 1096–1109. <https://doi.org/10.7550/rmb.30403>
- Álvarez-Yépez, J. C., & Dovčiak, M. (2015). Enhancing Ecosystem Function through Conservation: Threatened Plants Increase Local Carbon Storage in Tropical Dry Forests. *Tropical Conservation Science*, 8(4), 999–1008. <https://doi.org/10.1177/194008291500800410>
- Álvarez, E., Mendoza, I., Pacheco, M., Restrepo, Z., Benítez, D., Gutiérrez, T. D., Ramírez, O. C., Dib, J. C., Roldan, A., Carbono, E., Zarza, E., Velásquez, L. A., Serna, M., Velásquez, C., Álvarez, Y., Jiménez, O., Martínez, M., Idarraga, A., & Gómez, F. (2012). ¿Por qué implementar estudios de largo plazo en el bosque seco tropical del Caribe colombiano. *Revista Intropica*, 7, 97–113.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D.A., Patinõ, S., Pitman, N.C.A., Silva, N., M.-, & Nez, R. V. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10, 545–562.
- Bakker, J. P., Olff, H., Willems, J. ., & Zobel, M. (1996). Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7(2), 147–156. <https://doi.org/10.2307/3236314>
- Basuki, T. M., van Laake, P. E., Skidmore, A. K., & Hussin, Y. A. (2009). Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1684–1694. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.027>
- Begon, M., Townsend, Colin, R., & Harper, John, L. (2018). *Ecology from individuals to ecosystems* (Fourth edi). Blackwell Publishing company.
- Bengtsson, J., Engelhardt, K., Giller, P., Hobbie, S., Lawrence, D., Levine, J., Vilá, M., & Wolters, V. (2002). Slippin ' and slidin ' between the scales : the scaling components of biodiversity- ecosystem functioning relations. In M. Loreau, S. Naeem, & P. Inchausti (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives* (pp. 209–220). Oxford University Press.
- Borchert, R. (1994). Soil stem water storage determines phenology and distribution of tropical

- dry forest trees. *Ecology*, 75, 1437–1449.
- Borges, E. R., Dexter, K. G., Pyles, M. V., Bueno, M. L., Santos, R. M. dos, Fontes, M. A. L., & Carvalho, F. A. (2021). The interaction of land-use history and tree species diversity in driving variation in the aboveground biomass of urban versus non-urban tropical forests. *Ecological Indicators*, 129, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107915>
- Bravo Morales, F. N. (2017). *Teledetección espacial Landsat, Sentinel2, Aster L1T y Modis*. 105. https://acolita.com/wp-content/uploads/2018/01/Teledeteccion_espacial_ArcGeek.pdf
- Bullock, S. H. (1995). Plant reproduction in tropical dry forest. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonality dry tropical forests* (pp. 277–303). Cambridge University Press.
- Caamal Sosa, J., Dupuy Rada, J., Andrade Torres, J., Hernández Stefafoni, J., Huechacona Ruíz, A., Tamayo Chim, M., Wayson, C., Olguín Álvarez, M., López Merlín, D., Maldonado Montero, V., Carrillo Leidy, M., & Vazquez Martínez, O. (2015). *Estudio de caso del sitio de monitoreo intensivo del carbono, Kaxil Kiuic, Yucatán*.
- Caamal Sosa, J. P., Dupuy Rada, J. M., Andrade Torres, J. L., Hernández Stefanoni, J. L., Huechacona Ruíz, A. H., Tamayo Chim, M., Wayson, C., Olguín Álvarez, M., López Merlín, D., Maldonado Montero, Vanessa Carrillo, O., & Vazquez Martínez, L. M. (2015). *Estudio de caso del sitio de monitoreo intensivo del carbono , Kaxil Kiuic , Yucatán*.
- Canadell, J. G., Monteiro, P. M. S., Costa, M. H., L., C. da C., Cox, P. M., Eliseev, A. V., Henson, S., Ishii, M., Jaccard, S., Koven, C., Lohila, A., Patra, P. K., Piao, S., Rogelj, J., S., S., Zaehle, S., & Zickfeld, K. (2021). Global Carbon and Other Biogeochemical Cycles and Feedbacks. In V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou (Eds.), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 673–816). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.007>
- Capers, R. S., Chazdon, R. L., Redondo-Brenes, A., & Vilchez-Alvarado, B. (2005). Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*, 93, 1071–1084.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., & Larigauderie, A. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–

67.

- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M. I., & Gonzalez, A. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, *98*, 572–592.
- Cardinale, B. J., Nelson, K., & Palmer, M. A. (2000). Linking species diversity to the functioning of ecosystems: On the importance of environmental context. *Oikos*, *91*(1), 175–183. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910117.x>
- Carlson, K. M., Asner, G. P., Hughes, R. F., Ostertag, R., & Martin, R. E. (2007). Hyperspectral remote sensing of canopy biodiversity in Hawaiian lowland rainforest. *Ecosystems*, *10*, 536–549.
- Carnevali, G., Ramírez, M. I., & González-Iturbe, J. A. (2003). *Flora y Vegetación de la Península de Yucatá* (P. Colunga & A. Larque (eds.)). Academia Mexicana de Ciencias y Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Cartus, O., Kellndorfer, J., Walker, W., Franco, C., Bishop, J., Santos, L., & Fuentes, J. M. M. (2014). A national, detailed map of forest aboveground carbon stocks in Mexico. *Remote Sensing*, *6*(6), 5559–5588. <https://doi.org/10.3390/rs6065559>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human – induced species losses : Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, *June*, 9–13.
- Ceballos, G., García, A., & Ehrlich, P. R. (2010). The sixth extinction crisis loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology*, *8*(November 2009), 1821–1831.
- Cecon, E., P., H., & Rincón, E. (2006). Abiotic factors influencing tropical ddry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, *49*, 305–312.
- Challenger, A., & Dirzo, R. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. In *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 37–73). CONABIO, México.
- Chang, C. C., & Turner, B. L. (2019). Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology*, *107*(2), 503–509. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13132>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R., Ellison, K., & M., A. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, *84*, 45–67.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, *84*(1), 45–67.

<https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M., & Lysenko, I. (2005). Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 360(February 2005), 443–455. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1592>
- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology* (Second Edi). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9>
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., & Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242. https://www.mrgscience.com/uploads/2/0/7/9/20796234/consequence_of_change_article.pdf
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87–99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x>
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359, 409–420.
- Chave, J., Condit, R., Lao, S., Caspersen, J. P., Foster, R. B., & Hubbell, S. P. (2003). Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*, 91, 240–252.
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. In W. P. Carson, S. A. Schnitzer, & S. T. R. Institute (Eds.), *Tropical forest community ecology* (First, pp. 384–408). Malden, MA : Wiley-Blackwell.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., & Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 273–289. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>
- Chisholm, R. A., Muller-Landau, H. C., Abdul Rahman, K., Bebbler, D. P., Bin, Y., Bohlman, S. A., Bourg, N. A., Brinks, J., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Cao, H., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L.-W., Chiang, J.-M., Chuyong, G., Condit, R., Dattaraja, H. S., Davies, S., ...

- Zimmerman, J. K. (2013). Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101, 1214–1224. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12132>
- Chuvieco, E. (1995). Fundamentos de teledetección espacial. In *Ediciones Rialp*, S.A. (Segunda). Ediciones Rialp, S.A. <http://files.especializacion-tig.webnode.com/200001110-8750e88486/FUNDAMENTOS-DE-TELEDETECCION-EMILIO-CHUVIECO.pdf>
- Chuvieco, E. (2008). *Teledetección ambiental: la observación de la tierra desde el espacio* (Tercera).
- Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R., Ni, J., & Holland, E. A. (2001). Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, 11, 371–384.
- Convención marco de las naciones unidas sobre el cambio climático, (1992).
- CMNUCC. (2010). *Informe de la Conferencia de las Partes sobre su 16º período de sesiones, celebrado en Cancún del 29 de noviembre al 10 de diciembre de 2010*. <http://unfccc.int/resource/docs/2010/cop16/spa/07a01s.pdf#page=2>
- CMNUCC. (2015). *Conferencia de las partes 21 período de sesiones*. <file:///C:/Users/W7/Desktop/ufc.pdf>
- Colwell, R. K. (2009). III.1 Biodiversity: Concepts, Patterns, and Measurement. In *The Princeton Guide to Ecology* (Issue August, pp. 257–263). Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400833023.257>
- Comisión Nacional Forestal. (2017). *Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Procedimientos de muestreo*. <http://servicio.bc.uc.edu.ve/educacion/revista/46/art13.pdf>
- Comita, L. S., Aguilar, S., Pérez, R., Lao, S., & Hubbell, S. P. (2007). Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 18(2), 163. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2007\)18\[163:powpsa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2007)18[163:powpsa]2.0.co;2)
- CONAFOR, & SEMARNAT. (2009). *Metodología del Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004-2009*.
- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111, 1119–1144.
- Corona-Núñez, R. O., Mendoza-Ponce, A. V., & Campo, J. (2021). Assessment of above-ground biomass and carbon loss from a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Environmental Management*, 282(January). <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.111973>

- Costanza, R., & Maxwell, T. (1994). Resolution and predictability an approach to the scaling problem. *Landscape Ecology*, 9, 47–57.
- Crutzen, P. J. (2002). Geology of mankind. *Nature*, 415(6867), 23. <https://doi.org/10.1038/415023a>
- Cunningham, W. P., & Cunningham, M. A. (2017). *Environmental Science: A global concern* (14th ed.). McGraw-Hill Education.
- Curry, T. R. (2020). Mexico's Tropical Dry Forests. *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*, January, 0–9. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-821139-7.00007-6>
- Di Marco, M., Butchart, S. H. M., Visconti, P., Buchanan, G. M., G.F., F., & Rondinini, C. (2016). Synergies and trade-offs in achieving global biodiversity targets. *Conservation Biology*, 30, 189–195.
- Di Marco, M., Watson, J. E. M., Currie, D. J., Possingham, H. P., & Venter, O. (2018). The extent and predictability of the biodiversity–carbon correlation. *Ecology Letters*, 21(3), 365–375. <https://doi.org/10.1111/ele.12903>
- Dick, C. W., & Pennington, R. T. (2019). History and Geography of Neotropical Tree Diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 50(1), 279–301. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062314>
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137–167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- DRYFLOR, Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Inares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez, M. G., Weintritt, J., Acevedo-Rodríguez, P. Adarve, J., Álvarez, E., Aranguren, A., Arteaga, J. C., Aymard, G., Castaño, A., Ceballos-Mago, N., ... Pennington, R. T. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Dungan, J. L., Perry, J. N., Dale, M. R. T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M. J., Jakomulska, A., Miriti, M., & Rosenberg, M. S. (2002). A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography*, 25(5), 626–640. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250510.x>
- Dupuy, J., Hernández, J., Hernández, R., Tun, F., & May, F. (2012). Efectos del cambio de uso del suelo en la biomasa y diversidad de plantas leñosas en un paisaje de bosque tropical

- seco en Yucatán. *Investigación Ambiental*, 4(1), 130–140.
- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequién-Abarca, E., Tun-Dzul, F. J., & May-Pat, F. (2012). Patterns and Correlates of Tropical Dry Forest Structure and Composition in a Highly Replicated Chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44(2), 151–162. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00783.x>
- Dupuy Rada, J. M., Durán García, R., García-Contreras, G., Arellano Morín, J., Acosta Lugo, E., Mendez González, M. E., & Andrade Hernández, M. (2015). Conservation and Use. In G. A. Islebe, B. Schmook, S. Calmé, & J. L. León-Cortés (Eds.), *Biodiversity and Conservation of the Yucatan Peninsula* (pp. 1–5). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8_1
- Durán, R., & Méndez, M. (2010). *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA.
- Ellis, E. A., Romero Montero, A., & Hernández Gómez, I. U. (2015). *Evaluación y mapeo de los determinantes de deforestación en la Península Yucatán*.
- Enquist, B. J., Economo, E. P., Huxman, T. E., Allen, A. P., Ignace, D. D., & Gillooly, J. F. (2003). Scaling metabolism from organisms to ecosystems. *Nature*, 423(6940), 639–642. <https://doi.org/10.1038/nature01671>
- Enquist, B. J., Kerkhoff, A. J., Stark, S. C., Swenson, N. G., McCarthy, M. C., & Price, C. A. (2007). A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, 449(7159), 218–222. <https://doi.org/10.1038/nature06061>
- Ewel, J. J. (1977). Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop*, 1, 103–117.
- Ewel, J. J. (1980). Tropical succession: Manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12, 2–7.
- Ewel, J. J. (1999). Natural systems as models for the design of sustainable systems of land use. *Agroforestry Systems*, 45(1–3), 1–21. <https://doi.org/10.1023/A:1006219721151>
- Fearnside, P. M. (1997). Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 90(1), 59–87. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03840-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03840-6)
- Ferrer-París, J. R., Zager, I., & Keith, D. A. (2019). An ecosystem risk assessment of temperate and tropical forests of the Americas with an outlook on future conservation strategies. *Conservation Letters*, 12(2).
- Flores-Anderson, A. I., Herndon, K. E., Thapa, R. B., & Cherrington, E. (2019). SAR Handbook: Comprehensive Methodologies for Forest Monitoring and Biomass Estimation. *THE SAR*

-
- HANDBOOK Comprehensive Methodologies for Forest Monitoring and Biomass Estimation*, 1–307. <https://doi.org/10.25966/nr2c-s697>
- Flores-Guido J.S., R., D.-G., & J.J., O.-D. (2010). Comunidades vegetales terrestres. In R. Durán-García & M. E. Méndez-González (Eds.), *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán* (pp. 125–129). Centro de Investigación Científica de Yucatán; Programa de Pequeñas Donaciones del Fondo para el Medio Ambiente Mundial; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente.
- Flores, J., & Espejel, I. (1994). *Etnoflora yucatanense, tipos de vegetación de la península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán.
- Foody, G. M., Boyd, D. S., & Cutler, M. E. J. (2003). Predictive relations of tropical forest biomass from Landsat TM data and their transferability between regions. *Remote Sensing of Environment*, *85*, 463–474. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(03\)00039-7](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(03)00039-7)
- Foster, B. L., & Tilman, D. (2000). Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, *146*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1023/A:1009895103017>
- Friedlingstein, P., O'Sullivan, M., Jones, M. W., Andrew, R. M., Bakker, D. C. E., Hauck, J., Landschützer, P., Le Quéré, C., Luijkx, I. T., Peters, G. P., Peters, W., Pongratz, J., Schwingshackl, C., Sitch, S., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Alin, S. R., Anthoni, P., ... Zheng, B. (2023). Global Carbon Budget 2023. *Earth System Science Data*, *15*(12), 5301–5369. <https://doi.org/10.5194/essd-15-5301-2023>
- Galindo, G., Cabrera, E., Vargas, D., Pabón, H., Yepes, A., Phillips, J. F., Navarrete, D., Duque, A. J., García, M. C., & Ordoñez, M. F. (2011). *Estimación de la biomasa aérea usando datos de campo e información de sensores remotos*. <http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/022105/PARTE3.pdf>
- Gamboa-Blanco, E., Dupuy, J. M., Portillo-Quintero, C. A., Caughlin, T., & Hernández-Stefanoni, J. L. (2024). Effects of Successional Age, Plot Size, and Tree Size on the Relationship between diversity and Aboveground Biomass in Tropical Dry Forests. *Plant Ecology Journal*.
- Garduño, R. (2004). ¿Qué es el efecto invernadero? In J. Martínez & A. Fernández Bremauntz (Eds.), *Cambio climático: una visión desde México* (pp. 29–39). SEMARNAT, Instituto Nacional de Ecología.
- Genung, M. A., Fox, J., & Winfree, R. (2020). Species loss drives ecosystem function in

- experiments, but in nature the importance of species loss depends on dominance. *Global Ecology and Biogeography*, 29(9), 1531–1541. <https://doi.org/10.1111/geb.13137>
- Geocomunes, C., Torres-Mazuera, G., & Gómez Godoy, C. (2020). *Expansión capitalista y propiedad social en la Península de Yucatán. México*. , consultado el, 21. https://www.researchgate.net/profile/Gabriela-Torres-Mazuera/publication/342479704_Expansion_capitalista_y_propiedad_social_en_la_Peninsula_de_Yucatan/links/5ef6306592851c52d6fe5e53/Expansion-capitalista-y-propiedad-social-en-la-Peninsula-de-Yucatan.pdf
- Gibbs, H. K., Brown, S., Niles, J. O., & Foley, J. A. (2007). Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: Making REDD a reality. *Environmental Research Letters*, 2(4). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/2/4/045023>
- Gillespie, T. W., Saatchi, S., Pau, S., Bohlman, S., Giorgi, A. P., & Lewis, S. (2009). Towards quantifying tropical tree species richness in tropical forests. *International Journal of Remote Sensing*, 30(6), 1629–1634. <https://doi.org/10.1080/01431160802524552>
- Goetz, S. J., Baccini, A., Laporte, N. T., Johns, T., Walker, W., Kellndorfer, J., Houghton, R. A., & Sun, M. (2009). Mapping and monitoring carbon stocks with satellite observations: A comparison of methods. *Carbon Balance and Management*, 4, 1–7. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-4-2>
- Gonzalez, A., Germain, M., Srivastava, D. S., Dee, L. E., & Filotas, E. (2020). *Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research*. 23, 757–776. <https://doi.org/10.1111/ele.13456>
- González Iturbe Ahumada, J. A. (2004). Introducción a la percepción remota. In F. Bautista Zuñiga, H. Delfín González, J. L. Palacio Prieto, & M. del C. Delgado Carranza (Eds.), *Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales* (pp. 455–482). Universidad Nacional Autónoma de México; Universidad Autónoma de Yucatán; Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología; Instituto Nacional de Ecología.
- Gould, W. (2000). Remote sensing of vegetation, plant species richness, and regional biodiversity hotspots. *Ecological Applications*, 10, 1861–1870.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Grimm, N. B. (1994). Why link species and ecosystems? A perspective from ecosystem ecology. In Lawton, J.H. & C. G. Jones (Eds.), *Linking species and ecosystems. Proceedings of the Vth Cary Conference*. Chapman and Hall, Inc.
- Grupo de observación de la Tierra. (2020). *Integración de las observaciones por teledetección y*

-
- terrestres para estimar las emisiones y absorciones de gases de efecto invernadero en los bosques: Métodos y orientación de la Iniciativa Mundial de Observación de los Bosques* (Tercera). https://redd.unfccc.int/uploads/2157_3_gfoimgd_spanish.pdf
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1–3), 185–206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Guo, Q. (2003). Temporal species richness-biomass relationships along successional gradients. *Journal of Vegetation Science*, 14(1), 121–128. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02134.x>
- Gustafson, E. (1998). Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems*, 1, 143–156.
- Guyot, J. (2011). *Estimation du stock de carbone dans la végétation des zones humides de la Péninsule du Yucatan*. AgroParis Tech-EI Colegio de la Frontera Sur.
- Hansen, M. C., Stehman, S. V., & Potapov, P. V. (2010). Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(19), 8650–8655. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912668107>
- Haralick, R., Shanmugam, K., & Dinstein, I. (1973). Textural Features for image classification. In *Image and Signal Processing* (Vol. 5524, Issue Chapter 28, pp. 208–216). http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-02172-5_28
- Hector, A., Joshi, J., Lawler, S., Spehn, E. M., & Wilby, A. (2001). Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. *Oecologia*, 129(4), 624–628. <https://doi.org/10.1007/s004420100759>
- Hernández-Stefanoni, J. L., Castillo-Santiago, M. Á., Andres-Mauricio, J., Portillo-Quintero, C. A., Tun-Dzul, F., & Dupuy, J. M. (2021). Carbon Stocks, Species Diversity and Their Spatial Relationships in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Remote Sensing*, 13(16), 3179. <https://doi.org/10.3390/rs13163179>
- Hernández-Stefanoni, J. L., Castillo-Santiago, M. Á., Mas, J. F., Wheeler, C. E., Andres-Mauricio, J., Tun-Dzul, F., George-Chacón, S. P., Reyes-Palomeque, G., Castellanos-Basto, B., Vaca, R., & 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. <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00151-6>
- Hernandez-Stefanoni, J. L., Castillo-Santiago, M. Á., Mauricio, J. A., Mas, J. F., Tun-Dzul, F., &

-
- Dupuy-Rada, J. M. (2021). *Mapeo de la biomasa aérea de los bosques mediante datos de sensores remotos y R*. El Colegio de la Frontera Sur, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy-Rada, J. M., Johnson, K. D., & Birdsey, R. (2014). Improving species diversity and biomass estimates of tropical dry forest using airborne lidar. *Remote Sensing*, 6, 4741–4763.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Reyes-Palomeque, G., Castillo-Santiago, M. Á., George-Chacón, S. P., Huechacona-Ruiz, A. H., Tun-Dzul, F., Rondon-Rivera, D., & Dupuy, J. M. (2018). Effects of sample plot size and GPS location errors on aboveground biomass estimates from LiDAR in tropical dry forests. *Remote Sensing*, 10(10), 1–15. <https://doi.org/10.3390/rs10101586>
- Hernández Stefanoni, J. L., Castillo-Santiago, M. Á., Mauricio, J. A., Mas, J.-F., Tun Dzul, F., & Dupuy Rada, J. M. (2021). *Mapeo de la biomasa aérea de los bosques mediante datos de sensores remotos y R*. El Colegio de la Frontera Sur; Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
- Heym, M., Uhl, E., Moshammer, R., Dieler, J., Stimm, K., & Pretzsch, H. (2021). Utilising forest inventory data for biodiversity assessment. *Ecological Indicators*, 121, 107–196. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107196>
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., Filstrup, C. T., Harpole, W. S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A. M., Seabloom, E. W., Van de Waal, D. B., & Ryabov, A. B. (2017). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169–184. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. H., & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Horn, H. S. (1974). The Ecology of Secondary Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1), 25–37. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000325>
- Hortal, J., & Lobo, J. M. (2001). A preliminary methodological approach to model the spatial distribution of biodiversity attributes. In J. Mateu & F. Montes (Eds.), *Spatio-temporal Modelling of Environmental Processes: Proceedings of the 1st Spanish Workshop of Spatio temporal Modelling of Environmental Processes*. (pp. 211–239).

- Hortal, J., & Lobo, J. M. (2005). An ED-based protocol for optimal sampling of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 14(12), 2913–2947. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0224-z>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2022). *iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity*. (3. 0. 0.). http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Huang, H., Liu, C., Wang, X., Zhou, X., & Gong, P. (2019). Integration of multi-resource remotely sensed data and allometric models for forest aboveground biomass estimation in China. *Remote Sensing of Environment*, 221, 225–234.
- Huston, M. A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449–460.
- Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J., Durán, R., & Meave, J. (2002). Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatán Peninsula. *Journal of Biogeography*, 29, 17–29.
- INEGI. (2016). *Estudio de información integrada del acuífero cárstico Península de Yucatán*.
- IPCC. (2001). *Cambio Climático 2001 Informe de síntesis*.
- IPCC. (2003). *Good practice guidance for land use, land-use change and forestry* (J. Penman, M. Gytarsky, T. Hiraishi, T. Krug, D. Kruger, R. Pipatti, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, K. Tanabe, & F. Wagner (eds.)). Institute for Global Environmental strategies.
- IPCC. (2023). Annex I: Glossary. In A. Reisinger, D. Cammarano, A. Fischlin, J. S. Fuglestvedt, G. Hansen, Y. Jung, C. Ludden, V. Masson-Delmotte, M. R., J. B. . Mintenbeck, D. J. Orendain, A. Pirani, E. Poloczanska, & J. Romero (Eds.), *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- Islebe, G. A., Sánchez-Sánchez, O., Valdéz-Hernández, M., & Weissenberger, H. (2015). Distribution of Vegetation Types. In *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula* (Issue November, pp. 39–53). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8_3
- Japan Aerospace Exploration Agency. (2024). *ALOS-2 (Advanced Land Observing Satellite) Alos Research and Application Project*. https://www.eorc.jaxa.jp/ALOS/en/alos-2/a2_sensor_e.htm
- Jaramillo, V. J. (2004). El ciclo global del carbono. In J. Martínez & A. Fernández Bremauntz (Eds.), *Cambio climático: una visión desde México* (pp. 77–85). SEMARNAT, Instituto Nacional de Ecología.

- Jaramillo, V. J., Kauffman, J. B., Rentería-Rodríguez, L., Cummings, D. L., & Ellingson, L. J. (2003). Biomass, Carbon, and Nitrogen Pools in Mexican Tropical Dry Forest Landscapes. *Ecosystems*, 6(7), 609–629. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0195-4>
- Jensen, J. R. (2014). Remote sensing of the environment: an earth resource perspective second edition. In *Pearson Education Limited, Harlow, England* (Vol. 1).
- Joos, F., & Spahni, R. (2008). Rates of change in natural and anthropogenic radiative forcing over the past 20,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(5), 1425–1430. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707386105>
- Joshi, N., Mitchard, E. T., Broly, M., Schumacher, J., Fernández-Landa, A., Johannsen, V. K., & Fensholt, R. (2017). Understanding ‘saturation’ of radar signals over forests. *Scientific Reports*, 7(1), 1–11.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439.
- Jost, L. (2018). What do we mean by diversity?: The path towards quantification. *Metode Science Studies Journal*, 98, 39–45. <https://doi.org/10.7203/metode.9.11472>
- Jost, L., & González-Oreja, J. A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*, 56(1–2), 3–14.
- Lambers, H., Chapin III, F. S. S., & Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology* (second). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., & Meave, J. A. (2008). *Successional Change and Resilience of a Very Dry Tropical Deciduous Forest Following Shifting Agriculture*. 40(4), 422–431.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., & Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267–275. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.09.002>
- Lecina-Díaz, J., Álvarez, A., Regos, A., Drapeau, P., Paquette, A., Messier, C., & Retana, J. (2018). The positive carbon stocks–biodiversity relationship in forests: co-occurrence and drivers across five subclimates. *Ecological Applications*, 28(6), 1481–1493. <https://doi.org/10.1002/eap.1749>
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Li, Y., Ye, S., Luo, Y., Yu, S., & Zhang, G. (2023). Relationship between species diversity and tree size in natural forests around the Tropic of Cancer. *Journal of Forestry Research*, 34(6), 1735–1745. <https://doi.org/10.1007/s11676-023-01616-3>

BIBLIOGRAFIA

- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E. D., McGuire, A. D., Bozzato, F., Pretzsch, H., De-Miguel, S., Paquette, A., Hérault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C. B., Glick, H. B., Hengeveld, G. M., Nabuurs, G. J., Pfautsch, S., ... Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, *354*(6309). <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>
- López-Jiménez, L. N., Durán-García, R., & Dupuy-Rada, J. M. (2019). Recovery of structure, diversity and composition of a tropical Semievergreen forest in Yucatan, Mexico. *Madera y Bosques*, *25*(1), 1–17. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2511587>
- Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, *412*(6842), 72–76. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- Loreau, M., & Hector, A. (2019). Not even wrong: Comment by Loreau and Hector. *Ecology*, *100*(10), 1–4. <https://doi.org/10.1002/ecy.2794>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, *294*(5543), 804–808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Lu, D., Chen, Q., Wang, G., Moran, E., Batistella, M., Zhang, M., Vaglio Laurin, G., & Saah, D. (2012). Aboveground Forest Biomass Estimation with Landsat and LiDAR Data and Uncertainty Analysis of the Estimates. *International Journal of Forestry Research*, *2012*(May 2014), 1–16. <https://doi.org/10.1155/2012/436537>
- McNeill, J. R. (2000). *Something new under the sun: an environmental history of the twentieth century world*. Norton & Company.
- Memiaghe, H. R., Lutz, J. A., Korte, L., Alonso, A., & Kenfack, D. (2016). Ecological importance of small-diameter trees to the structure, diversity and biomass of a tropical evergreen forest at Rabi, Gabon. *PLoS ONE*, *11*(5), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154988>
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Gordon, J. E., Kapos, V., & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, *33*(3), 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Miranda, F., & Hernández X, E. (1963). *Los tipos de vegetacion de Mexico y su clasificacion* (p. 148).
- Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., Willig, M. R., Dodson, S. I., & Gough, L. (2001). What is the observed relationship between

- species richness and productivity. *Ecology*, 82, 2381–2396.
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 17, 67–88.
- Naeem, S. (2002). Ecosystem Consequences of Biodiversity Loss: The Evolution of a Paradigm. *Ecology*, 83(6), 1537. <https://doi.org/10.2307/3071972>
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., & Woodfin, R. M. (1994). Declining biodiversity can affect the functioning of ecosystems. *Nature*, 368, 734–737.
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., & Zoodfin, R. M. (1995). Biodiversity and ecosystem functioning: empirical evidence from experimental microcosms. *Endeavour*, 19, 58–63.
- Nagendra, H. (2001). Using remote sensing to assess biodiversity. *International Journal of Remote Sensing*, 22(12), 2377–2400. <https://doi.org/10.1080/01431160117096>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., de Palma, A., Ferrier, S., Hill, S. L. L., Hoskins, A. J., Lysenko, I., Phillips, H. R. P., Burton, V. J., Chng, C. W. T., Emerson, S., Gao, D., Pask-Hale, G., Hutton, J., Jung, M., Sanchez-Ortiz, K., Simmons, B. I., ... Purvis, A. (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? global assessment. *Science*, 353(6296).
- NOAA National Centers for Environmental information. (2024). *Climate at a Glance: Global Time Series*. <https://www.ncei.noaa.gov/access/monitoring/climate-at-a-glance/global/time-series>
- Nogueira, E. M., Fearnside, P. M., & Nelson, B. W. (2008). Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. *Forest Ecology and Management*, 256(5), 990–996. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.001>
- Nogueira, E. M., Fearnside, P. M., Nelson, B. W., & França, M. B. (2007). Wood density in forests of Brazil's "arc of deforestation": Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 248(3), 119–135. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.04.047>
- Núñez, I., González-gaudiano, É., & Barahona, A. (2003). La biodiversidad: historia y contexto de un concepto. *Interciencia*, 28(7), 1–10.
- Ocón, J. P., Ibanez, T., Franklin, J., Pau, S., Keppel, G., Rivas-Torres, G., Edward, M., & Gillespie, T. W. (2021). Global tropical dry forest extent and cover: A comparative study of bioclimatic definitions using two climatic data sets. *PLoS ONE*, 16(5), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252063>
- Olaya, V. (2020). *Sistemas de información geográfica*.

- Orellana Lanza, R., Espadas-Manrique, C., & Nava Marín, F. (2010). Capítulo 1: Contexto físico. In M. Durán & M. Méndez (Eds.), *Diversidad y desarrollo humano en Yucatán* (p. 496). CICY, PPD- FMAM, CONABIO, SEDUMA.
- Palmer, M. W., Earls, P. G., Hoagland, B. W., White, P. S., & Wohlgemuth, T. (2002). Quantitative tools for perfecting species lists. *Environmetrics*, *13*(2), 121–137. <https://doi.org/10.1002/env.516>
- Paoli, G. D., Wells, P. ., Meijaard, E., Struebig, M. J., Marshall, A. J., & Obidzinski, K. (2010). Biodiversity conservation in the REDD. *Carbon Balance and Management*, *5*, 1–9.
- Peck, J. E., Zenner, E. K., Brang, P., & Zingg, A. (2014). Tree size distribution and abundance explain structural complexity differentially within stands of even-aged and uneven-aged structure types. *European Journal of Forest Research*, *133*(2), 335–346. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0765-3>
- Peet, R. K. (1981). Changes in biomass and production during secondary succession. In D. C. West, H. H. Shugart, & D. B. Botkin (Eds.), *Forest succession: concepts and applications* (pp. 325–338). Springer-Verlag.
- Petchey, O. L. (2000). Species diversity, species extinction, and ecosystem function. *American Naturalist*, *155*(5), 696–702. <https://doi.org/10.1086/303352>
- Picard, N., Saint-André, L., & Henry, M. (2012). *Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles: del trabajo de campo a la predicción* (C. de C. I. en R. A. pour le D. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (ed.)).
- Pickett, S. T. A. (1989). Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In G. E. Likens (Ed.), *Long-Term Studies in Ecology Approaches and alternatives* (Issue May, pp. 110–134). Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6>
- Pickett, S. T. A., Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Guariguata, M. R., Ostertag, R., Chazdon, R. L., Bakker, J. ., Olf, H., Willems, J. ., Zobel, M., Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., ... Sanchez-Montoya, G. (2008). Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Forest Ecology and Management*, *148*(1–3), 185–206. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6_5
- Pievani, T. (2014). The sixth mass extinction: Anthropocene and the human impact on biodiversity. *Rendiconti Lincei*, *25*(1), 85–93. <https://doi.org/10.1007/s12210-013-0258-9>
- Pillai, P., & Gouhier, T. C. (2019). Not even wrong: the spurious measurement of biodiversity's

- effects on ecosystem functioning. *Ecology*, 100(7). <https://doi.org/10.1002/ecy.2645>
- Piperno, D. R., & Pearsall, D. M. (2000). Origins of Agriculture in the Neotropics. *Academic Press*.
- PNUMA. (1992). *Convenio sobre la diversidad biológica*.
- Poorter, L., & Kitajima, K. (2007). Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 88, 1000–1011.
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J. M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, F. J., Peña-Claros, M., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A., Bongers, F., Carvalho, F. A., Casanoves, F., Cornejo-Tenorio, G., Costa, F. R. C., de Castilho, C. V., Duivenvoorden, J. F., ... Peña-Claros, M. (2015). Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1314–1328. <https://doi.org/10.1111/geb.12364>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- Prach, K., & Walker, L. R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(3), 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.007>
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M. M., Fagundes, M., Fernandes, G. W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L. P. C., Powers, J. S., Neves, F. de S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R., & Sanchez-Montoya, G. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 1014–1024. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.023>
- Raffaelli, D. G. (2006). *Biodiversity and ecosystem functioning: issues of scale and trophic complexity*. 311(Naeem 2002), 285–294.
- Ramírez, C., Alberdi, I., Bahamondez, C., & Veloso de Freitas, J. (Eds.). (2021). *Inventarios Forestales Nacionales de América Latina y el Caribe: Hacia la armonización de la información forestal*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb7791es>
- Ramírez Ramírez, G., Dupuy Rada, J. M., Ramírez y Avilés, L., & Solorio Sánchez, F. J. (2017). Evaluación de ecuaciones alométricas de biomasa epigea en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán. *Madera Bosques*, 23(2), 163–179. <https://doi.org/10.21829/myb.2017.2321452>

- Read, L., & Lawrence, D. (2003). Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications*, 13(1), 85–97. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0085:ROBFSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0085:ROBFSC]2.0.CO;2)
- REDD+, A. M. (2013). *Densidad de carbono en la biomasa leñosa aérea de los bosques y selvas en México*.
- Rocchini, D., Chiarucci, A., & Loiselle, S. A. (2004). Testing the spectral variation hypothesis by using satellite multispectral images. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 26, 117–120.
- Rodríguez-Veiga, P., Quegan, S., Carreiras, J., Persson, H. J., Fransson, J. E. S., Hoscilo, A., Ziólkowski, D., Stereńczak, K., Lohberger, S., Stängel, M., Berninger, A., Siegert, F., Avitabile, V., Herold, M., Mermoz, S., Bouvet, A., Le Toan, T., Carvalhais, N., Santoro, M., ... Balzter, H. (2019). Forest biomass retrieval approaches from earth observation in different biomes. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 77(January), 53–68. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2018.12.008>
- Rodríguez-Veiga, P., Saatchi, S., Tansey, K., & Balzter, H. (2016). Magnitude, spatial distribution and uncertainty of forest biomass stocks in Mexico. *Remote Sensing of Environment*, 183, 265–281. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.06.004>
- Romero, F. M. B., Jacovine, L. A. G., Ribeiro, S. C., Neto, J. A. F., Ferrante, L., da Rocha, S. J. S. S., Torres, C. M. M. E., de Moraes Junior, V. T. M., de Oliveira Gaspar, R., Velasquez, S. I. S., Vidal, E., Staudhammer, C. L., & Fearnside, P. M. (2020). Stocks of carbon in logs and timber products from forest management in the southwestern amazon. *Forests*, 11(10), 1–20. <https://doi.org/10.3390/f11101113>
- Roswell, M., Harrison, T., & Genung, M. A. (2023). Biodiversity–ecosystem function relationships change in sign and magnitude across the Hill diversity spectrum. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 378(1881), 5–24. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0186>
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (CONABIO (Ed.); 1ra edición). Limusa.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., & Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. In *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and conservation* (pp. 45–57). <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A., & Cuevas-Reyes, P. (2005). Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*,

- 37(4), 477–485. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00066.x>
- Sánchez-Sánchez, O., & Islebe, G. (2002). Tropical forest communities of southeastern Mexico. *Plant Ecology*, 158, 183–200.
- Sánchez Colón, S., Flores Martínez, A., Cruz-Leyva, L. A., & Velázquez, A. (2009). Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. In *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. (pp. 75–129). CONABIO, México.
- Santos, G. S., Palacios, J. A. A., Merlín, D. L., & Montero, V. M. (2015). *Monitoreo Intensivo de captura de carbono en Quintana Roo*.
- Sapijanskas, J., Potvin, C., & Loreau, M. (2013). Beyond shading: Litter production by neighbors contributes to overyielding in tropical trees. *Ecology*, 94(4), 941–952. <https://doi.org/10.1890/12-0337.1>
- Schuur, E. (2003). Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, 84, 1165–1170.
- Schwartz, M. W., Brigham, C. A., Hoeksema, J. D., Lyons, K. G., Mills, M. H., & Van Mantgem, P. J. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: Implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122(3), 297–305. <https://doi.org/10.1007/s004420050035>
- Scripps Institution of Oceanography at UC San Diego. (2024). *The Keeling curve*. <https://keelingcurve.ucsd.edu/>
- Sheil, D., & Bongers, F. (2020). Interpreting forest diversity-productivity relationships: volume values, disturbance histories and alternative inferences. In *Forest Ecosystems* (Vol. 7, Issue 1). SpringerOpen. <https://doi.org/10.1186/s40663-020-0215-x>
- Shimada, M., Itoh, T., Motooka, T., Watanabe, M., Shiraishi, T., Thapa, R., & Lucas, R. (2014). New global forest/non-forest maps from ALOS PALSAR data (2007–2010). *Remote Sensing of Environment*, 155(February 2018), 13–31. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.04.014>
- Shimada, M., & Ohtaki, T. (2010). Generating Large-Scale High-Quality SAR Mosaic Datasets: Application to PALSAR Data for Global Monitoring. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 3(4), 637–656. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2010.2077619>
- Spaak, J. W., Baert, J. M., Baird, D. J., Eisenhauer, N., Maltby, L., Pomati, F., Radchuk, V., Rohr, J. R., Van den Brink, P. J., & De Laender, F. (2017). Shifts of community composition and population density substantially affect ecosystem function despite invariant richness. *Ecology Letters*, 20(10), 1315–1324. <https://doi.org/10.1111/ele.12828>

- Stan, K., & Sanchez-Azofeifa, A. (2019). Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests*, *10*(5). <https://doi.org/10.3390/f10050443>
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P. J., & McNeill, J. (2011). The anthropocene: Conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, *369*(1938), 842–867. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327>
- Steur, G., Verburg, R. W., Wassen, M. J., & Verweij, P. A. (2020). Shedding light on relationships between plant diversity and tropical forest ecosystem services across spatial scales and plot sizes. *Ecosystem Services*, *43*(April), 101107. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101107>
- Sullivan, M. J. P., Talbot, J., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Qie, L., Begne, S. K., Chave, J., Cuni-Sanchez, A., Hubau, W., Lopez-Gonzalez, G., Miles, L., Monteagudo-Mendoza, A., Sonké, B., Sunderland, T., ter Steege, H., White, L. J. T., Affum-Baffoe, K., Aiba, S., de Almeida, E. C., ... Zemagho, L. (2017). Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Scientific Reports*, *7*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep39102>
- Tanjina Hasnat, G. N., & Kamal Hossain, M. (2019). *Global Overview of Tropical Dry Forests* (Issue May, pp. 1–23). <https://doi.org/10.4018/978-1-7998-0014-9.ch001>
- Thapa, R. B., Watanabe, M., Motohka, T., & Shimada, M. (2015). Potential of high-resolution ALOS–PALSAR mosaic texture for aboveground forest carbon tracking in tropical region. *Remote Sensing of Environment*, *160*, 122–133.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., De Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, *427*(6970), 145–148.
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *45*, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., & Steininger, M. (2003). Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, *18*(6), 306–314. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00070-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00070-3)
- UNFCCC. (2023). Conference of the Parties serving as the meeting of the Parties to the Paris Agreement. *United Nations Framework Convention on Climate Change, December*, 1–21.

- https://unfccc.int/sites/default/files/resource/cma2023_L17_adv.pdf
- Uscanga, A., Bartlein, P. J., & Silva, L. C. R. (2023). Local and Regional Effects of Land-Use Intensity on Aboveground Biomass and Tree Diversity in Tropical Montane Cloud Forests. *Ecosystems*, 26(8), 1734–1752. <https://doi.org/10.1007/s10021-023-00861-1>
- Vaglio Laurin, G., Puletti, N., Chen, Q., Corona, P., Papale, D., & Valentini, R. (2016). Above ground biomass and tree species richness estimation with airborne lidar in tropical Ghana forests. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 52(640176), 371–379. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2016.07.008>
- van der Plas, F. (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, 94(4), 1220–1245. <https://doi.org/10.1111/brv.12499>
- van der Werf, G. R., Morton, D. C., DeFries, R. S., Olivier, J. G. J., Kasibhatla, P. S., Jackson, R. B., Collatz, G. J., & Randerson, J. T. (2009). CO₂ emissions from forest loss. *Nature Geoscience*, 2(11), 737–738. <https://doi.org/10.1038/ngeo671>
- van Gelder, H.A., Poorter, L., Sterck, F. J. (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community 367–378. *New Phytologist**Phytol*, 171, 367–378.
- Venter, O., & Koh, L. P. (2012). Reducing emissions from deforestation (REDD+): and forest degradation game changer or just another quick fix? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249, 137–150.
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrath, A., Allan, J. R., Beher, J., Jones, K. R., Possingham, H. P., Laurance, W. F., Wood, P., Fekete, B. M., Levy, M. A., & Watson, J. E. M. (2016). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications*, 7, 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms12558>
- Vesk, P. A., & Westoby, M. (2004). Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology*, 92, 310–320.
- Vitousek, P. M., & Hooper, D. U. (1994). Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In E. D. Schulze & H. A. Mooney (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function* (pp. 3–14). Springer-Verlag.
- Vizcaíno-Bravo, Q., Williams-Linera, G., & Asbjornsen, H. (2020). Biodiversity and carbon storage are correlated along a land use intensity gradient in a tropical montane forest watershed, Mexico. *Basic and Applied Ecology*, 44, 24–34. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.12.004>
- Wagg, C., Barry, K. E., O'Brien, M. J., McKenzie-Gopsill, A., Roscher, C., Eisenhauer, N., &

-
- Schmid, B. (2019). Not even wrong: Comment by Wagg et al. *Ecology*, *100*(10), 1–6. <https://doi.org/10.1002/ecy.2805>
- Wang, H., Hall, C. A., Scatena, F. N., Fetcher, N., & Wu, W. (2003). Modeling the spatial and temporal variability in climate and primary productivity across the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, *179*, 69–94.
- Wang, L.-Q., & Ali, A. (2021). Climate regulates the functional traits – aboveground biomass relationships at a community-level in forests: A global meta-analysis. *Science of The Total Environment*, *761*, 143238. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143238>
- Wardle, D. A., Hornberg, G., Zackrisson, O., Kalela-Brun-Din, M., & Coomes, D. A. (2003). Long-term effects of wildfiron ecosystem properties across an island area gradient. *Science*, *300*, 972–975.
- Wasof, S., Lenoir, J., Hattab, T., Jamoneau, A., Gallet-Moron, E., Ampoorter, E., Saguez, R., Bennisadek, L., Bertrand, R., Valdès, A., Verheyen, K., & Decocq, G. (2018). Dominance of individual plant species is more important than diversity in explaining plant biomass in the forest understorey. *Journal of Vegetation Science*, *29*(3), 521–531. <https://doi.org/10.1111/jvs.12624>
- Watson, J. E. M., Dudley, N., Segan, D. B., & Hockings, M. (2014). The performance and potential of protected areas. *Nature*, *515*, 67–73.
- Wiegand, T., Gunatilleke, C. V. S., Gunatilleke, I. A. U. N., & Huth, A. (2007). How individual species structure diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(48), 19029–19033. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705621104>
- Williams, L. J., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C., & Reich, P. B. (2017). Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nature Ecology and Evolution*, *1*(4). <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0063>
- Wilson, E. (1997). Introduction. In M. Reaka (Ed.), *Biodiversity II* (pp. 1–3). Joseph Henry Press.
- Winfree, R., Fox, J. W., Williams, N. M., Reilly, J. R., & Cariveau, D. P. (2015). Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology Letters*, *18*(7), 626–635. <https://doi.org/10.1111/ele.12424>
- Winfree, R., Reilly, J. R., Bartomeus, I., Cariveau, D. P., N.M., W., & Gibbs, J. (2018). Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science*, *359*, 791–793.
- Yang, J., Swenson, N. G., Cao, M., Chuyong, G. B., Ewango, C. E. N., Howe, R., Kenfack, D., Thomas, D., Wolf, A., & Lin, L. (2013). A Phylogenetic Perspective on the Individual

-
- Species-Area Relationship in Temperate and Tropical Tree Communities. *PLoS ONE*, 8(5), e63192. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063192>
- Zalasiewicz, J. A. N., Williams, M., Steffen, W., & Crutzen, P. J. (2010). The new world of the anthropocene. *Environmental Science and Technology*, 44(7), 2228–2231. <https://doi.org/10.1021/es903118j>
- Zhang, Q., Niu, J., Buyantuyev, A., Zhang, J., Ding, Y., & Dong, J. (2011). Productivity-species richness relationship changes from unimodal to positive linear with increasing spatial scale in the Inner Mongolia steppe. *Ecological Research*, 26(3), 649–658. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0825-4>
- Zhao, P., Lu, D., Wang, G., Liu, L., Li, D., Zhu, J., & Yu, S. (2016). Forest aboveground biomass estimation in Zhejiang Province using the integration of Landsat TM and ALOS PALSAR data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 53, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2016.08.007>
- Zhao, P., Lu, D., Wang, G., Wu, C., Huang, Y., & Yu, S. (2016). Examining spectral reflectance saturation in landsat imagery and corresponding solutions to improve forest aboveground biomass estimation. *Remote Sensing*, 8(6). <https://doi.org/10.3390/rs8060469>
- Zhu, J., Jiang, L., & Zhang, Y. (2016). Relationships between functional diversity and aboveground biomass production in the Northern Tibetan alpine grasslands. *Scientific Reports*, 6(September), 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep34105>
- Zolkos, S. G., Goetz, S. J., & Dubayah, R. (2013). A meta-analysis of terrestrial aboveground biomass estimation using lidar remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 128, 289–298.

ANEXOS

2.1. DISTRIBUTION OF SAMPLING UNITS

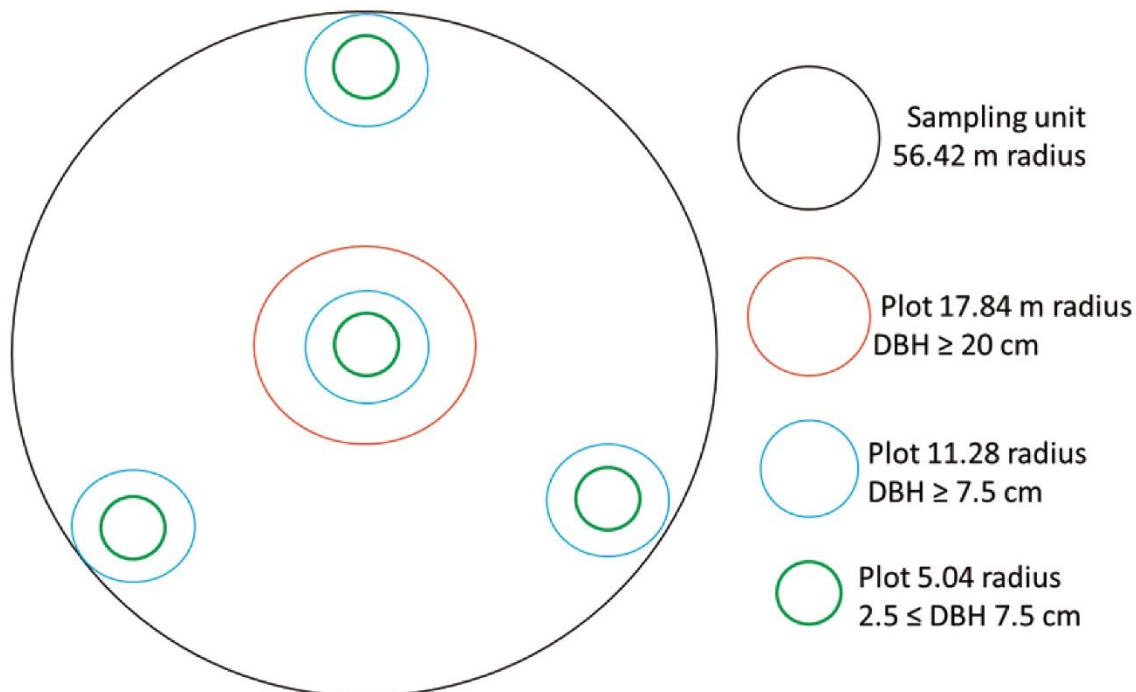


Figure S1. Distribution of Sampling Units. The sampling design is based on the National Forest Inventory, featuring four circular plots of 400 m² arranged in an inverted "Y" configuration. Two modifications were introduced: the addition of a 600 m² strip to the central 400 m² plot and the inclusion of four concentric subplots of 80 m² within each 400 m² plot. The design comprises four 400 m² plots, four 80 m² subplots, and one 1000 m² plot. The image also includes the measured tree sizes within each plot and subplot.

3.1. DATOS SUPLEMENTARIOS EN GOOGLE EARTH ENGINE

IMPLEMENTACIÓN DE PREPROCESAMIENTO DE IMÁGENES DE ALOS PALSAR

/// Función 1: Convierte números digitales en retrodispersión

```
var convertirDNARetrodispersion = function(image) {
  var retrodispersion = image.expression(
    '10 * log10(x ** 2) - 83', {'x': image});
  return retrodispersion;
};
```

/// Paso 1: Centrar la imagen en el área de estudio (Yucatán)

```
Map.setCenter(-89.0189, 20.0439, 8);
```

/// Paso 2: Agrega el polígono del área de estudio

```

var yuc = ee.FeatureCollection('users/EricGamboa/yuc');
Map.addLayer(yuc, {color: 'blue'}, 'Poligono Yucatan');
/// Paso 3 Carga mosaicos de ALOS PALSAR y visualizarlos
var ALOS = ee.ImageCollection('JAXA/ALOS/PALSAR/YEARLY/SAR')
    .filterDate('2020-01-01', '2021-01-01');
var BandaHH = ALOS.select('HH');
var BandaHV = ALOS.select('HV');
var DatosHH = {
    min: 0.0,
    max: 20000.0,
    palette: ['0000FF', '00FF00', 'FF0000'],
};
var DatosHV = {
    min: 0.0,
    max: 20000.0,
    palette: ['0000FF', '00FF00', 'FF0000'],
};
Map.addLayer(BandaHH, DatosHH, 'Banda HH');
Map.addLayer(BandaHV, DatosHV, 'Banda HV');
/// Paso 4: Aplicar la función 1 y visualizar capas de retrodispersión
var ALOS_Retrodispersion = ALOS.map(function(image) {
    var retrodispersionHH = convertirDNARetrodispersion(image.select('HH'));
    var retrodispersionHV = convertirDNARetrodispersion(image.select('HV'));
    return image.addBands([retrodispersionHH.rename('HH_Retrodispersion'),
    retrodispersionHV.rename('HV_Retrodispersion')]);
});
Map.addLayer(ALOS_Retrodispersion.select('HH_Retrodispersion'), {min: 0, max: 20000,
palette: ['0000FF', '00FF00', 'FF0000']}, 'HH Retrodispersion');
Map.addLayer(ALOS_Retrodispersion.select('HV_Retrodispersion'), {min: 0, max: 20000,
palette: ['0000FF', '00FF00', 'FF0000']}, 'HV Retrodispersion');
/// Función 2: Crear un filtro que quita el moteado a la imagen de radar
var applyLeeFilter = function(image) {
    var filteredHH = image.select('HH').reduceNeighborhood({
        reducer: ee.Reducer.mean(),
        kernel: ee.Kernel.square(3,);
    });

```

```

var filteredHV = image.select('HV').reduceNeighborhood({
  reducer: ee.Reducer.mean(),
  kernel: ee.Kernel.square(3,));
return image.addBands([filteredHH.rename('HH_filtered'), filteredHV.rename('HV_filtered')]);

```

/// Paso 5: Aplicar la función 2 y visualizar las capas filtradas

```

var ALOS_LeeFiltered = ALOS_Retrodispersion.map(function(image) {
  return applyLeeFilter(image));
Map.addLayer(ALOS_LeeFiltered.select('HH_filtered'), {min: 0, max: 20000, palette: ['0000FF',
'00FF00', 'FF0000']}, 'HH Lee Filtered');
Map.addLayer(ALOS_LeeFiltered.select('HV_filtered'), {min: 0, max: 20000, palette: ['0000FF',
'00FF00', 'FF0000']}, 'HV Lee Filtered');

```

/// Paso 6: Definir la proyección a utilizar

```

var nuevaProyeccion = 'PROJCS["Mexico_ITRF2008_LCC",' +
  'GEOGCS["GCS_ITRF_2008",' +
  'DATUM["D_ITRF_2008",' +
  'SPHEROID["GRS_1980",6378137.0,298.257222101]],'+
  'PRIMEM["Greenwich",0.0],'+
  'UNIT["Degree",0.0174532925199433]],'+
  'PROJECTION["Lambert_Conformal_Conic"],'+
  'PARAMETER["False_Easting",2500000.0],'+
  'PARAMETER["False_Northing",0.0],'+
  'PARAMETER["Central_Meridian",-102.0],'+
  'PARAMETER["Standard_Parallel_1",17.5],'+
  'PARAMETER["Standard_Parallel_2",29.5],'+
  'PARAMETER["Latitude_Of_Origin",12.0],'+
  'UNIT["Meter",1.0]];

```

/// Función 3: Reproyección de las capas con polarización HH y HV

```

var reprojectarImagen = function(image) {
  return image.reproject({
    crs: nuevaProyeccion,
    scale: 25,}); // escala en metros

```

/// Paso 7: Aplicar la función 3 y visualizar las capas re proyectadas

```

var ALOS_Reproyectado = ALOS_LeeFiltered.map(reprojectarImagen);
Map.addLayer(ALOS_Reproyectado.select('HH'), DatosHH, 'Banda_HH_Reproyectada');

```

```
Map.addLayer(ALOS_Reproyectado.select('HV'), DatosHV, 'Banda_HV_Reproyectada');
```

/// Paso 8: Crear y visualizar Ráster RGB

```
var RasterRGB = ALOS_Reproyectado.map(function(image) {
```

```
  return image
```

```
    .select('HH') // Banda HH como rojo (R)
```

```
    .addBands(image.select('HV')) // Banda HV como verde (G)
```

```
    .addBands(image.select('HH')) // Banda HH como azul (B)
```

```
    .rename(['R', 'G', 'B']); // renombrar las bandas
```

```
Map.addLayer(RasterRGB, {bands: ['R', 'G', 'B'], min: 0, max: 20000, gamma: 1.4}, 'RasterRGB');
```

/// Función 4: Reproyectar el polígono de estudio y visualizar en el mapa

```
var yucReproyectado = yuc.map(function(feature) {
```

```
  var geometryReproyectada = feature.geometry().transform(nuevaProyeccion, 1); // el numero
```

1 es el margen de error

```
  return ee.Feature(geometryReproyectada, feature.toDictionary()));
```

```
Map.addLayer(yucReproyectado, {color: 'yellow'}, 'Poligono Yucatan Reproyectado');
```

/// Paso 9: Cargar capa Forest/NonForest de ALOS PALSAR

```
var dataset = ee.ImageCollection('JAXA/ALOS/PALSAR/YEARLY/FNF4')
```

```
  .filterDate('2020-01-01', '2020-12-31');
```

```
var forestNonForest = dataset.select('fnf');
```

```
var forestNonForestVis = {
```

```
  min: 1,
```

```
  max: 4,
```

```
  palette: ['00b200', '83ef62', 'ffff99', '0000ff'],};
```

```
Map.addLayer(forestNonForest, forestNonForestVis, 'Forest/Non-Forest');
```

/// Función 5: Reproyectar la capa Forest/Non-Forest

```
var forestNonForestReproyectado = forestNonForest.map(function(image) {
```

```
  return image.reproject({
```

```
    crs: nuevaProyeccion,
```

```
    scale: 25,}); // escala en metros
```

/// Paso 10: // Visualizar la capa reproyectada Forest/Non-Forest

```
Map.addLayer(forestNonForestReproyectado, forestNonForestVis, 'Forest/Non-Forest Reprojectado');
```

/// Paso 11: Preparación para exportar a Assets las capas de imágenes preprocesadas

```

var carpetaAssets = 'users/EricGamboa'; // Definir carpeta en Assets para exportar las
capas
var nombreImagenExportada = 'RasterRGB_Yucatan'; // Nombre para la imagen a exportar
var nombreImagenExportada = 'Forest/NoForestReproyectada'; // Nombre para la imagen a
exportar
/// Función 6: Exportar capas preprocesadas a Assets (correr por separado para cada
capa a exportar)
var exportarImagen = function(image) {
  Export.image.toAsset({
    image: image,
    description: nombreImagenExportada,
    assetId: carpetaAssets + '/' + nombreImagenExportada,
    region: yucReproyectado.geometry(),
    scale: 25, // Escala en metros
    maxPixels: 1e13});
/// Paso 12: Aplicar la función 6, asegúrate de desactivar la capa que no estes exportando
en ese momento

exportarImagen(RasterRGB.first());
exportarImagen(forestNonForestReproyectado.first());
/// Muestra el estado de las exportaciones en la consola
print('Exportando a Assets. Consulta la pestaña "Tasks" para el progreso.');
```

/// Paso 13: Preparación para exportar a Assets la Tabla con el polígono de estudio

```

var nombreTablaExportada = 'SitioEstudioYuc'; // nombre de la Tabla a exportar
/// Paso 14: Exportar a assets la Tabla
Export.table.toAsset({
  collection: yucReproyectado,
  description: nombreTablaExportada,
  assetId: carpetaAssets + '/' + nombreTablaExportada});
// Muestra el estado de la exportación en la consola
print('Exportando polígono a Assets. Consulta la pestaña "Tasks" para el progreso.');
```

CONSTRUCCIÓN DE LA MASCARA DE FOREST/NONFOREST

// Paso 1: Cargar mosaico preprocesado del sitio de estudio y ForestNonForest y visualizarlo

```
var sitioEstudioYuc = ee.FeatureCollection('users/EricGamboa/SitioEstudioYuc');
```

```
var FNF = ee.Image('users/EricGamboa/ForestNoForestReproyectada');
```

```
var fnf = FNF.select('fnf');
```

```
var DatosFNF = {
```

```
  min: 1,
```

```
  max: 4,
```

```
  palette: ['00b200','83ef62','ffff99','0000ff'],};
```

```
Map.addLayer(fnf, DatosFNF, 'FNF');
```

// Paso 2: Definir una nueva regla de asignación para agrupar valores en dos categorías

```
var reglaAgrupacion = {
```

```
  input: [1, 2, 3, 4],
```

```
  output: [1, 1, 2, 2],}; // 1 es Forest y 2 es NonForest
```

// Paso 3: Aplicar la regla de asignación y visualizar

```
var fnfAgrupado = fnf.remap(reglaAgrupacion.input, reglaAgrupacion.output, null, 'fnf');
```

```
Map.addLayer(fnfAgrupado, {min: 1, max: 2, palette: ['00b200', '0000ff']}, 'FNF Agrupado');
```

// Paso 4: Preparación para exportar a Assets

```
var carpetaAssets = 'users/EricGamboa'; // Definir carpeta en Assets para exportar
```

```
var nombreImagenExportada = 'ForestNoForestReproyectadaAgrupada'; // Definir un nombre para la imagen a exportar
```

/// Función 1: Para exportar a Assets

```
var exportarImagen = function(image) {  
  
  Export.image.toAsset({  
  
    image: image,  
  
    description: nombreImagenExportada,  
  
    assetId: carpetaAssets + '/' + nombreImagenExportada,  
  
    region: yucReproyectado.geometry(),  
  
    scale: 25, // Escala en metros  
  
    maxPixels: 1e13});
```

/// Paso 5: Aplica la función 1

```
exportarImagen(fnfAgrupado);  
  
print('Exportando a Assets. Consulta la pestaña "Tasks" para el progreso.');
```

// Muestra el estado de las exportaciones en la consola

IMPLEMENTACIÓN DEL PROCESAMIENTO DE IMÁGENES**/// Paso 1: Centrar el mapa en Yucatán**

```
Map.setCenter(-89.0189, 20.0439, 8);
```

/// Paso 2: Cargar la geometría del sitio de estudio en Yucatán

```
var sitioEstudioYuc = ee.FeatureCollection('users/EricGamboa/SitioEstudioYuc');
```

```
Map.addLayer(sitioEstudioYuc, {color: 'red'}, 'Sitio de Estudio Yuc');
```

```
Map.centerObject(sitioEstudioYuc, 8);
```

/// Paso 3: Cargar las bandas HH y HV del ráster RGB (preprocesamiento)

```
var RGB = ee.Image('users/EricGamboa/RasterRGB_Yucatan');
```

```
var BandaHH = RGB.select('R');
```

```
var BandaHV = RGB.select('G');
```

```
var DatosHH = {
```

```
  min: 0.0,
```

```
  max: 20000.0,
```

```
  palette: ['0000FF', '00FF00', 'FF0000'],
```

```
};
```

```
var DatosHV = {
```

```
  min: 0.0,
```

```
  max: 20000.0,
```

```
  palette: ['0000FF', '00FF00', 'FF0000'],
```

```
};
```

```
Map.addLayer(BandaHH, DatosHH, 'HH');
```

```
Map.addLayer(BandaHV, DatosHV, 'HV');
```

/// Paso 4: Calcular el índice NDBI: $(HH - HV) / (HH + HV)$

```
var HH = BandaHH; // Banda HH
```

```
var HV = BandaHV; // Banda HV
```

```
var NDBI = HH.subtract(HV).divide(HH.add(HV)).rename('NDBI');
```

```
var imagenNDBI = RGB.addBands(NDBI);
```

```
Map.addLayer(imagenNDBI.select('NDBI'), {min: -1, max: 1, palette: ['blue', 'white', 'green']},  
'NDBI');
```

/// Paso 5: Escalar y convertir a entero los valores de NDBI

```
var factorEscala = 10000;
```

```
var NDBIInt = NDBI.multiply(factorEscala).toInt();
```

/// Paso 6: Calcular la textura de HH y HV, sustituir NA por 0 y cortar al sitio de estudio

```
var stack = HH.addBands(HV);
```

```
var textura = stack.glmTexture(3).clip(sitioEstudioYuc).unmask(0);
```

```
print ('Ver la salida de la textura de HH y HV',textura);
```

// Obtener una lista de nombres de bandas de textura

```
var bandasTextura = textura.bandNames();
```

// Iterar sobre las bandas de textura y agregarlas al mapa

```
bandasTextura.getInfo().forEach(function (bandaNombre) {
```

```
    var bandaTextura = textura.select([bandaNombre]);
```

```
var visParametrosTextura = {  
  
    min: 0,  
  
    max: 9000,  
  
    palette: ['black', 'blue', 'purple', 'cyan', 'white']  
  
};  
  
Map.addLayer(bandaTextura, visParametrosTextura, 'Textura ' + bandaNombre);  
  
});  
  
/// Paso 7: Calcular la textura de NDBI, sustituir NA por 0 y recortar a sitio de estudio  
  
var textura1 = NDBInt.glcTexture(3).clip(sitioEstudioYuc).unmask(0);  
  
print ('Ver la salida de la textura NDBI',textura1);  
  
// Obtener una lista de nombres de bandas de textura  
  
var bandasTextura1 = textura1.bandNames();  
  
// Iterar sobre las bandas de textura y agregarlas al mapa  
  
bandasTextura1.getInfo().forEach(function (bandaNombre) {  
  
    var bandaTextura = textura1.select([bandaNombre]);  
  
    var visParametrosTextura = {  
  
        min: 0,  
  
        max: 9000,  
  
        palette: ['black', 'blue', 'purple', 'cyan', 'white']  
  
    };  
  
    Map.addLayer(bandaTextura, visParametrosTextura, 'Textura1 ' + bandaNombre);  
  
});
```

```
});
```

/// Paso 8: Exportar las imágenes con textura a Assets

```
var carpetaAssets = 'users/EricGamboa';

//var nombreImagenExportada = 'TexturasHHHV';

var nombreImagenExportada = 'TexturasNDBI';

var exportarImagen = function(image) {

  Export.image.toAsset({

    image: image,

    description: nombreImagenExportada,

    assetId: carpetaAssets + '/' + nombreImagenExportada,

    region: sitioEstudioYuc.geometry(),

    scale: 25, // Escala en metros

    maxPixels: 1e13

  });
```

// Aplicar la función de exportación

```
//exportarImagen(textura);

exportarImagen(textura1)
```

// Mostrar el estado de las exportaciones en la consola

```
print('Exportando a Assets. Consulta la pestaña "Tasks" para el progreso.');
```

CONSTRUCCIÓN DE BASES DE DATOS PARA LOS MODELOS**/// Paso 1: Centrar el mapa en Yucatán (área de estudio) y cargar conglomerados del INFYS (WGS84)**

```
Map.setCenter(-89.0189, 20.0439, 8);
```

```
var proyeccion = 'EPSG:4326'; // Código EPSG para WGS84
```

```
var conglomerados = ee.FeatureCollection('users/EricGamboa/Conglomerados_GEE').set('crs',  
proyeccion);
```

/// Paso 2: Definir la nueva proyección

```
var nuevaProyeccion = 'PROJCS["Mexico_ITRF2008_LCC",' +  
    'GEOGCS["GCS_ITRF_2008",' +  
    'DATUM["D_ITRF_2008",' +  
    'SPHEROID["GRS_1980",6378137.0,298.257222101]],'+  
    'PRIMEM["Greenwich",0.0],'+  
    'UNIT["Degree",0.0174532925199433]],'+  
    'PROJECTION["Lambert_Conformal_Conic"],'+  
    'PARAMETER["False_Easting",2500000.0],'+  
    'PARAMETER["False_Northing",0.0],'+  
    'PARAMETER["Central_Meridian",-102.0],'+  
    'PARAMETER["Standard_Parallel_1",17.5],'+  
    'PARAMETER["Standard_Parallel_2",29.5],'+  
    'PARAMETER["Latitude_Of_Origin",12.0],'+  
    'UNIT["Meter",1.0]]';
```

/// Paso 3: Reproyectar de WGS84 a ITRF2008

```
var conglomeradosReproyectado = conglomerados.map(function(feature) {  
  
  var geometryReproyectada = feature.geometry().transform(nuevaProyeccion, 1); // 1 es el  
margen de error  
  
  return ee.Feature(geometryReproyectada, feature.toDictionary());  
  
});
```

/// Paso 4: Cargar capas de Retrodispersión (HH y HV), NDBI y Texturas (HH/HV/NDBI)

```
var HH_HV_NDBI = ee.Image('users/EricGamboa/NDBI_Yucatan');  
  
var TexturaHH_HV = ee.Image('users/EricGamboa/TexturasHHHV');  
  
var TexturaNDBI = ee.Image('users/EricGamboa/TexturasNDBI');  
  
Map.addLayer(TexturaHH_HV, {}, 'Textura HH/HV');  
  
Map.addLayer(TexturaNDBI, {}, 'Textura NDBI');  
  
Map.addLayer(HH_HV_NDBI, {}, 'HH_HV_NDBI')
```

/// Paso 5: Obtener los puntos centrales de los conglomerados

```
var puntosCentrales = conglomeradosReproyectado.map(function(feature) {  
  
  var centroide = feature.centroid();  
  
  return feature.set('centroid', centroide);  
  
});
```

/// Paso 6: Crear un buffer alrededor de los puntos centrales (1 hectárea) y visualizarlo

```
var buffer1ha = puntosCentrales.map(function(feature) {  
  
  var buffer = feature.buffer(56.41); // 56.41 metros equivalen a 1 hectárea en el radio
```

```
return buffer.set('original', feature);

});

Map.addLayer(buffer1ha, {color: 'cyan'}, 'Buffer 1 hectárea');

// Paso 7: Extraer los valores de textura en los puntos centrales de los conglomerados

var valoresTexturaHH_HV = TexturaHH_HV.reduceRegions({

  collection: puntosCentrales,

  reducer: ee.Reducer.mean(),

  scale: 25, });

var valoresTexturaNDBI = TexturaNDBI.reduceRegions({

  collection: puntosCentrales,

  reducer: ee.Reducer.mean(),

  scale: 25, });

/// Paso 8: Unir las variables valoresTexturaHH_HV y valoresTexturaNDBI en una sola variable ValTextura

var ValTextura = valoresTexturaHH_HV.merge(valoresTexturaNDBI);

Map.addLayer(ValTextura, {}, 'ValTextura')

/// Paso 9: Extraer el valor promedio de HH, HV y NDBI dentro de cada buffer

var valoresPromedioBuffer = buffer1ha.map(function(buffer) {

var geometriaBuffer = buffer.geometry();// Obtener la geometría del buffer (no la entidad completa)

var valoresBuffer = HH_HV_NDBI.reduceRegion({
```

```
reducer: ee.Reducer.mean(),

geometry: geometriaBuffer,

scale: 25,

});

return ee.Feature(null, {

  valorHH: valoresBuffer.get('nombre_correcto_de_la_banda_HH'),

  valorHV: valoresBuffer.get('nombre_correcto_de_la_banda_HV'),

  valorNDBI: valoresBuffer.get('nombre_correcto_de_la_banda_NDBI'),

}).set('original', buffer.get('original'));

});

print('Valores promedio en cada buffer:', valoresPromedioBuffer); // Imprimir el resultado fuera de la función mapeada

Map.addLayer(valoresPromedioBuffer, {}, 'Valores promedio en cada buffer');

/// Paso 10: Exportar la capa conglomeradosReproyectado a Earth Engine Assets

Export.table.toAsset({

  collection: conglomeradosReproyectado,

  description: 'Conglomerados_Reproyectado',

  assetId: 'users/EricGamboa/Conglomerados_Reproyectado',

});

/* Nota: Para la integración de la base de datos unificada se descargaron las partes generadas, se editaron en Excel y para subir la capa unificada a Assets se realizó la conversión de la columna .geo a latitud y longitud en el programa R */
```

MODELO RANDOM FOREST PARA BIOMASA AEREA SIN CORRECCIÓN DE ÁRBOLES PEQUEÑOS

Nota: Se han implementado tres conjuntos de códigos similares correspondientes a los modelos Random Forest. Estos abordan la predicción de biomasa aérea, con corrección para árboles pequeños, y la predicción de riqueza, también con y sin dicha corrección.

/// Paso 1: Cargar datos y configuración inicial

// Cargar la colección de datos (RetrodispersionTextura)

```
var datos = ee.FeatureCollection("users/EricGamboa/TexturaRetrodispersion");
```

```
var geometry = datos.geometry();
```

```
var proyeccion = 'PROJCS["Mexico_ITRF2008_LCC",'+
```

```
    'GEOGCS["GCS_ITRF_2008",'+
```

```
    'DATUM["D_ITRF_2008",'+
```

```
    'SPHEROID["GRS_1980",6378137.0,298.257222101]],'+
```

```
    'PRIMEM["Greenwich",0.0],'+
```

```
    'UNIT["Degree",0.0174532925199433]],'+
```

```
    'PROJECTION["Lambert_Conformal_Conic"],'+
```

```
    'PARAMETER["False_Easting",2500000.0],'+
```

```
    'PARAMETER["False_Northing",0.0],'+
```

```
'PARAMETER["Central_Meridian",-102.0],'+  
  
'PARAMETER["Standard_Parallel_1",17.5],'+  
  
'PARAMETER["Standard_Parallel_2",29.5],'+  
  
'PARAMETER["Latitude_Of_Origin",12.0],'+  
  
'UNIT["Meter",1.0]]';
```

// Función para proyectar la geometría

```
var ProyeccionGeometria = function(feature) {  
  
    return feature.setGeometry(feature.geometry().transform(proyeccion));};
```

// Aplicar la función de proyección a la colección de datos

```
var datosConProyeccion = datos.map(ProyeccionGeometria);
```

// Centrar el mapa usando la geometría

```
Map.centerObject(geometry, 10);
```

// Visualizar en el mapa

```
//Map.addLayer(datosConProyeccion, {color: 'green'}, 'DatosProyectados');
```

/// Paso 2: División de puntos en conjuntos de entrenamiento y validación (70-30%), usando una semilla aleatoria

```
var split = 0.7;
```

```
var seed = 123;
```

// Agregar una columna 'random' con valores aleatorios entre 0 y 1

```
datos = datos.randomColumn('random', seed);
```

// Filtrar datos para obtener conjuntos de entrenamiento y validación

```
var DatosEntrenamiento = datos.filter(ee.Filter.lt('random', split));

var DatosValidacion = datos.filter(ee.Filter.gte('random', split));

// Imprimir la cantidad de elementos en cada conjunto

print("Número de elementos en el conjunto de entrenamiento:", DatosEntrenamiento.size());

print("Número de elementos en el conjunto de validación:", DatosValidacion.size());

/// Paso 3: Selección de variables Predictoras y de Respuesta

var VariablesPredictoras = ['HH', 'HH_correlation', 'HH_second_moment', 'HH_dissimilarity',
'HH_contrast', 'HH_homogeneity',

    'HH_entropy', 'HH_variance', 'HH_mean', 'HV', 'HV_mean', 'HV_variance', 'HV_entropy',
'HV_homogeneity',

    'HV_contrast', 'HV_dissimilarity', 'HV_second_moment', 'HV_correlation', 'NDBI',
'NDBI_homogeneity',

    'NDBI_contrast', 'NDBI_dissimilarity', 'NDBI_entropy', 'NDBI_second_moment',
'NDBI_correlation',

    'NDBI_mean', 'NDBI_variance'];

var VariableRespuesta1 = 'AGB';

/// Paso 4: Preparación de datos de entrenamiento y validación

var trainingData1 = DatosEntrenamiento.select(VariablesPredictoras.concat(
[VariableRespuesta1, 'IdConglomerado']));

var validationData1 = DatosValidacion.select(VariablesPredictoras.concat(
[VariableRespuesta1, 'IdConglomerado']));

/// Paso 5: Creación del modelo RandomForest
```

```
var classifier = ee.Classifier.smileRandomForest({

  numberOfTrees: 5000,

  variablesPerSplit: null,

  minLeafPopulation: 1,

  bagFraction: 0.5,

  maxNodes: null,

  seed: 123,

}).setOutputMode('REGRESSION');

// Entrenar el modelo 1

var Modelo1 = classifier.train({

  features: trainingData1,

  classProperty: VariableRespuesta1,

  inputProperties: VariablesPredictoras});

/// Paso 6: Preparación de imágenes para el modelo

var fnfMask = ee.Image('users/EricGamboa/ForestNoForestReproyectadaAgrupada');

var HH_HV_NDBI = ee.Image('users/EricGamboa/NDBI_Yucatan');

var TexturaHH_HV = ee.Image('users/EricGamboa/TexturasHHHV');

var TexturaNDBI = ee.Image('users/EricGamboa/TexturasNDBI');

var HH_HV_NDBI_Masked = HH_HV_NDBI.updateMask(fnfMask);

var TexturaHH_HV_Masked = TexturaHH_HV.updateMask(fnfMask);

var TexturaNDBI_Masked = TexturaNDBI.updateMask(fnfMask);
```

```

var agbImage = ee.Image.constant(datos.aggregate_mean('AGB')).rename('AGB');

var ConglImage = ee.Image.constant(datos.aggregate_mean('IdConglomerado'))

.rename('IdConglomerado');

var Imagen = HH_HV_NDBI_Masked

.addBands(TexturaHH_HV_Masked)

.addBands(TexturaNDBI_Masked)

.addBands(agbImage)

.addBands(ConglImage);

var ImagenFinal = Imagen.select(
['IdConglomerado','AGB','NDBI_contrast','G_contrast','R_contrast','NDBI','G','R','R_savg','G_sav
g','NDBI_savg','R_corr','G_corr','NDBI_corr','R_asm',

'G_asm','NDBI_asm','R_diss','G_diss','NDBI_diss','R_idm','G_idm',

'NDBI_idm','R_ent','G_ent','NDBI_ent','R_var','G_var','NDBI_var'], // Nombres originales

['IdConglomerado','AGB','NDBI_contrast','HV_contrast','HH_contrast','NDBI','HV','HH','HH_mean
','HV_mean','NDBI_mean','HH_correlation','HV_correlation','NDBI_correlation',

'HH_second_moment','HV_second_moment','NDBI_second_moment','HH_dissimilarity',

'HV_dissimilarity','NDBI_dissimilarity','HH_homogeneity','HV_homogeneity',

'NDBI_homogeneity','HH_entropy','HV_entropy','NDBI_entropy','HH_variance',

'HV_variance','NDBI_variance'] // Nuevos nombres

);

// Imprimir

print("Imagen Final", ImagenFinal);

```

// Visualizar la imagen final al Mapa

```
Map.addLayer(ImagenFinal, {color: 'green'}, "Imagen Final");
```

/// Paso 7: Aplicar el modelo en la zona de estudio

```
var RF1 = ImagenFinal.select(VariablesPredictoras.concat([VariableRespuesta1, 'IdConglomerado'])).classify(Modelo1, 'predicho1');
```

// Agregar paleta de color

```
var palettes = require('users/gena/packages:palettes');
```

```
var palette = palettes.crameri.nuuk[25];
```

// Mostrar imagen de entrada y clasificación de modelo RF1**// Generar diccionario de valor predicho mínimo 1 y máximo 1**

```
var RFMin1 = (RF1.reduceRegion({
```

```
  reducer: ee.Reducer.min(),
```

```
  scale: 25,
```

```
  crs: proyeccion,
```

```
  bestEffort: true,
```

```
  tileScale: 5}));
```

```
var RFMax1 = (RF1.reduceRegion({
```

```
  reducer: ee.Reducer.max(),
```

```
  scale: 25,
```

```
  crs: proyeccion,
```

```
  bestEffort: true,
```

```
tileScale: 5}));
```

/// Paso 8: Visualización y exportación

```
var viz1 = {palette: palette, min: RFMin1.getNumber('predicho1').getInfo(), max:  
RFMax1.getNumber('predicho1').getInfo());
```

```
Map.addLayer(RF1, viz1, 'RF1');
```

// Crear el panel para la leyenda

```
var legend = ui.Panel({  
  
style: {  
  
position: 'bottom-left',  
  
padding: '8px 15px'}});
```

// Crear y agregar el título de la leyenda.

```
var legendTitle = ui.Label({  
  
value: 'AGB',  
  
style: {fontWeight: 'bold',  
  
fontSize: '18px',  
  
margin: '0 0 4px 0',  
  
padding: '0'}});
```

```
legend.add(legendTitle);
```

// Crear la imagen de la leyenda

```
var lon = ee.Image.pixelLonLat().select('latitude');  
  
var gradient = lon.multiply((viz1.max-viz1.min)/100.0).add(viz1.min);
```

```
var legendImage = gradient.visualize(viz1);
```

// Crear texto en la parte de arriba de la leyenda

```
var panel = ui.Panel({  
  
widgets: [ui.Label(viz1.max)],});  
  
legend.add(panel);
```

// Crear una miniatura a partir de la imagen

```
var thumbnail = ui.Thumbnail({  
  
image: legendImage,  
  
params: {bbox:'0,0,10,100', dimensions:'10x200'},  
  
style: {padding: '1px', position: 'bottom-center'}});
```

// Agregar la miniatura a la leyenda

```
legend.add(thumbnail);
```

// Crear texto en la parte de arriba de la leyenda

```
var panel = ui.Panel({  
  
widgets: [  
  
ui.Label(viz1.min)],});  
  
legend.add(panel);  
  
Map.add(legend);
```

// Paso 9: Importancia de variables

```
var dict = Modelo1.explain();  
  
print("Informacion del modelo1 AGB:", dict);
```

```
var variableImportance = ee.Feature(null, ee.Dictionary(dict).get('importance'));
```

```
// Make chart, print it
```

```
var chart =
```

```
ui.Chart.feature.byProperty(variableImportance)
```

```
.setChartType('ColumnChart')
```

```
.setOptions({
```

```
  title: 'Random Forest Variable Importance',
```

```
  legend: {position: 'none'},
```

```
  hAxis: {title: 'Bands'},
```

```
  vAxis: {title: 'Importance'}
```

```
});
```

```
print(chart);
```

/// Paso 10: Exportar a Assets

```
var carpetaAssets = 'users/EricGamboa';
```

```
var nombreImagenExportada = 'RF1AGBM';
```

```
var exportarImagen = function(image) {
```

```
  Export.image.toAsset({
```

```
    image: image,
```

```
    description: nombreImagenExportada,
```

```
    assetId: carpetaAssets + '/' + nombreImagenExportada,
```

```
    region: datosConProyeccion.geometry(),
```

```
scale: 25, // Escala en metros

maxPixels: 1e13

}});

exportarImagen(RF1)

print('Exportando a Assets. Consulta la pestaña "Tasks" para el progreso.');
```

/// Paso 11: Obtener puntos de regresión de los datos de entrenamiento

```
var predictedTraining = RF1.sampleRegions({collection:trainingData1, geometries: true});
```

/// Paso 12: Separar los valores observados y predichos en conjunto de entrenamiento

```
var sampleTraining = predictedTraining.select(['AGB', 'predicho1']);
```

/// Paso 13: Crear gráfico y visualizarlo

```
var chartTraining = ui.Chart.feature.byFeature(sampleTraining, 'AGB', 'predicho1')
.setChartType('ScatterChart').setOptions({
title: 'Predicted vs Observed - Training data ',
hAxis: {'title': 'observed'},
vAxis: {'title': 'predicted'},
pointSize: 3,
trendlines: { 0: {showR2: true, visibleInLegend: true} ,
1: {showR2: true, visibleInLegend: true}}});

print(chartTraining);
```

/// Paso 14: Calcular RMSE de entrenamiento

```
var observationTraining = ee.Array(sampleTraining.aggregate_array('AGB'));
```

```
var predictionTraining = ee.Array(sampleTraining.aggregate_array('predicho1'));
```

```
var residualsTraining = observationTraining.subtract(predictionTraining);
```

```
var rmseTraining = residualsTraining.pow(2).reduce('mean', [0]).sqrt();
```

```
print('Training RMSE', rmseTraining);
```

/// Paso 15: Validación, obtener puntos de regresión de los datos de validación

```
var predictedValidation = RF1.sampleRegions({collection:validationData1, geometries: true});
```

/// Paso 16: Separar los valores observados y predichos en el conjunto de validación

```
var sampleValidation = predictedValidation.select(['AGB', 'predicho1']);
```

/// Paso 17: Crear gráfico y visualizarlo

```
var chartValidation = ui.Chart.feature.byFeature(sampleValidation, 'AGB', 'predicho1')
```

```
.setChartType('ScatterChart').setOptions({
```

```
title: 'Predicted vs Observed - Validation data',
```

```
hAxis: {'title': 'observed'},
```

```
vAxis: {'title': 'predicted'},
```

```
pointSize: 3,
```

```
trendlines: { 0: {showR2: true, visibleInLegend: true} ,
```

```
1: {showR2: true, visibleInLegend: true}}});
```

```
print(chartValidation);
```

/// Paso 18: Calcular RMSE de validación

```
var observationValidation = ee.Array(sampleValidation.aggregate_array('AGB'));
```

```
var predictionValidation = ee.Array(sampleValidation.aggregate_array('predicho1'));
```

```
var residualsValidation = observationValidation.subtract(predictionValidation);
```

```
var rmseValidation = residualsValidation.pow(2).reduce('mean', [0]).sqrt();
```

```
print('Validation RMSE', rmseValidation);
```

HISTOGRAMA DE VALORES PREDICHOS EN EL MODELO RANDOM FOREST Y PRUEBA ESTADISTICA PARA VER DIFERENCIAS

c) **/// Paso 1**

d) **// Cargar mapa de biomasa aérea**

```
var RF1AGB = ee.Image('users/EricGamboa/RF1AGBM');
```

```
var geometry = RF1AGB.geometry();
```

```
var palettes = require('users/gena/packages:palettes');
```

```
var palette = palettes.crameri.nuuk[25];
```

```
var vizRF1AGB = {
```

```
  palette: palette,
```

```
  min: 0,
```

```
  max: 100,
```

```
};
```

```
Map.addLayer(RF1AGB, vizRF1AGB, 'RF1AGB');
```

/// Paso 2: Reducir la escala de la región

```
var reducedRegion = RF1AGB.reduceRegion({
```

```
  reducer: ee.Reducer.histogram(100),
```

```
  geometry: geometry,
```

```
  scale: 25,
```

```
  maxPixels: 1e9 });
```

/// Paso 3: Obtener frecuencias y límites del histograma

```
var histogramData1 = ee.Dictionary(reducedRegion.get('predicho1'));
```

```
var frecuencias1 = ee.List(histogramData1.get('histogram'));
```

```
var limits1 = ee.List(histogramData1.get('bucketMeans'));
```

/// Paso 4: Calcular la media y la desviación estándar

```
var lastBucketMean1 = ee.Number(limits1.get(-1));
```

```
var mean1 = lastBucketMean1.divide(2); // Dividir por 2 para obtener la media de un solo valor
```

```
var stdDev1 = ee.Array(limits1).reduce(ee.Reducer.stdDev(), [0]);
```

/// Paso 5: Calcular el rango promedio para AGB

```
var averageRank1 = frecuencias1.map(function(_, index) {
```

```
  return ee.Number(index).add(1).divide(2);
```

```
}).reduce(ee.Reducer.mean());
```

/// Paso 6: Crear un histograma para Frecuencia de valores predichos

```
var chartHistogram1 = ui.Chart.array.values(frecuencias1, 0, limits1)
```

```
  .setChartType('ColumnChart')
```

```
  .setOptions({
```

```
    title: 'Histograma de Valores Predichos (AGB)',
```

```
    hAxis: {title: 'Valor Predicho (AGB)'},
```

```
    vAxis: {title: 'Frecuencia'},
```

```
    legend: 'none',
```

```
  });
```

/// Paso 7: Imprimir resultados del primer modelo

```
print(chartHistogram1);

print('Media:', mean1, 'Desviación Estándar:', stdDev1);
```

/// Paso 8: Cargar mapa de Biomasa aérea corregida

```
var RF2AGB_C = ee.Image('users/EricGamboa/RF2AGB_CM');

var geometry = RF2AGB_C.geometry();

var palettes = require('users/gena/packages:palettes');

var palette = palettes.crameri.nuuk[25];

var vizRF2AGB_C = {

  palette: palette,

  min: 0,

  max: 100,

};

Map.addLayer(RF2AGB_C, vizRF2AGB_C, 'RF2AGB_C');
```

/// Paso 9: Reducir la escala

```
var reducedRegion = RF2AGB_C.reduceRegion({

  reducer: ee.Reducer.histogram(100),

  geometry: geometry,

  scale: 25,

  maxPixels: 1e9 });
```

/// Paso 10: Obtener las frecuencias y los límites del histograma

```
var histogramData2 = ee.Dictionary(reducedRegion.get('predicho2'));
```

```
var frecuencias2 = ee.List(histogramData2.get('histogram'));
```

```
var limits2 = ee.List(histogramData2.get('bucketMeans'));
```

/// Paso 11: Calcular la media y la desviación estándar

```
var lastBucketMean2 = ee.Number(limits2.get(-1));
```

```
var mean2 = lastBucketMean2.divide(2); // Dividir por 2 para obtener la media de un solo valor
```

```
var stdDev2 = ee.Array(limits2).reduce(ee.Reducer.stdDev(), [0]);
```

/// Paso 12: Calcular el rango promedio para AGB_C

```
var averageRank2 = frecuencias2.map(function(_, index) {
```

```
    return ee.Number(index).add(1).divide(2);
```

```
}).reduce(ee.Reducer.mean());
```

/// Paso 13: Crear un histograma

```
var chartHistogram2 = ui.Chart.array.values(frecuencias2, 0, limits2)
```

```
    .setChartType('ColumnChart')
```

```
    .setOptions({
```

```
        title: 'Histograma de Valores Predichos (AGB_C)',
```

```
        hAxis: {title: 'Valor Predicho (AGB_C)'},
```

```
        vAxis: {title: 'Frecuencia'},
```

```
        legend: 'none',
```

```
    });
```

/// Paso 14: Imprimir resultados del segundo modelo

```
print(chartHistogram2);

print('Media:', mean2, 'Desviación Estándar:', stdDev2);

print('Resultado de la prueba de Mann-Whitney U:', pValue);
```

/// Paso 15: Calcular la U de Mann-Whitney

```
var U = ee.Number(averageRank1).multiply(frequencies2.length()).add(
    ee.Number(averageRank2).multiply(frequencies1.length())
).subtract(ee.Number(frequencies1.length()).multiply(ee.Number(frequencies1.length()).add(1)).
    divide(2));
```

// Calcular la estadística de prueba U

```
var UStat = ee.Algorithms.If({
    condition: U.lt(U.subtract(frequencies1.length()).multiply(frequencies2.length()).divide(2)),
    trueCase: U,
    falseCase: U.subtract(frequencies1.length()).multiply(frequencies2.length()).divide(2)
});
```

// Calcular la p-value para la prueba de Mann-Whitney U

```
var pValue = ee.Algorithms.If({
    condition: UStat < 0,
    trueCase: ee.Number(2)*(pValue),
    falseCase: pValue
});
```