



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA
Y EL ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR (IAF) EN UN
BOSQUE TROPICAL SECO EN YUCATÁN**

Tesis que presenta

ASTRID HELENA HUECHACONA RUIZ

En opción al título

MAESTRA EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2016

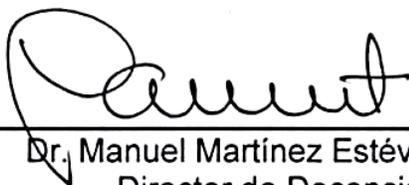
*CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS*



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **ASTRID HELENA HUECHACONA RUIZ** titulado **DINAMICA DE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL INDICE DE ÁREA FOLIAR (IAF) EN UN BOSQUE TROPICAL SECO EN YUCATAN** fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. **JUAN MANUEL DUPUY RADA**, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias (Ciencias Biológicas) de este Centro.

Atentamente,



Dr. Manuel Martínez Estévez
Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 24 de Febrero de 2016

Mérida, Yucatán, México, 24 de febrero del 2016.

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación 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: ASTRID HELENA HUECHACONA RUIZ

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca número 372175 otorgada mediante convenio con el Instituto Interamericano de Cooperación Agrícola (IICA) para la realización de mis estudios de Maestría.

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

Al Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, director del trabajo, por toda la confianza, paciencia y permanente colaboración para la realización de este trabajo de investigación.

A la Dra. Alicia Peduzzi y al Dr. José Luis Hernández Stefanoni, miembros del comité tutorial, por todo el apoyo y los valiosos aportes al desarrollo de esta investigación. A la Dra. Casandra Reyes García y al Dr. Gregorio Ángeles Pérez, miembros del comité evaluador, por su colaboración en la revisión y corrección del documento final de esta tesis.

Al proyecto “FORTALECIMIENTO DE LA PREPARACIÓN REDD+ EN MÉXICO Y FOMENTO DE LA COOPERACIÓN SUR-SUR” por la oportunidad de desarrollar este trabajo de investigación y por todo el apoyo recibido durante la ejecución del mismo.

Al Laboratorio de Ecología de la Unidad de Recursos Naturales y en especial a los técnicos Filogonio May Pat y Juan Pablo Caamal Sosa por todo su apoyo y colaboración en el trabajo en campo y en laboratorio.

A la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic y su personal, por las facilidades brindadas durante la realización de este trabajo.

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

DEDICATORIAS

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

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

A mi hija, por dar un nuevo sentido a mi vida. Alicia: liberas mi mente de las adversidades que se presentan y me impulsas a superarme cada día.

A mi esposo, por su inagotable paciencia y constante apoyo. Porque en los momentos difíciles siempre encontré en él palabras de ánimo y gestos alentadores.

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

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

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	IV
ÍNDICE DE CUADROS	VI
ABREVIATURAS	VII
RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO I	5
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES GENERALES	7
1.1 CAMBIO CLIMÁTICO	7
1.2 EL PAPEL DE LOS BOSQUES EN LA MITIGACIÓN DEL CAMBIO CLIMÁTICO.....	9
1.3 IMPORTANCIA DE LOS BOSQUES TROPICALES SECOS	10
1.4 IMPORTANCIA DE LOS BOSQUES TROPICALES SECOS SECUNDARIOS.....	13
1.5 SUCESIÓN	14
1.6 TOPOGRAFÍA	16
1.7 FENOLOGÍA	18
1.8 PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y SU IMPORTANCIA EN EL FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS .	20
1.9 BIOMASA	22
1.10 ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR	24
1.11 PRODUCCIÓN DE HOJARASCA	27
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	29

HIPÓTESIS	30
OBJETIVOS	31
CAPÍTULO II	33
MATERIALES Y MÉTODOS	33
2.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	33
2.2 SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO.....	36
2.3 ESTIMACIÓN DE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA	37
2.4 ESTIMACIÓN DEL ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR	38
2.4.1 ESTIMACIÓN DIRECTA DEL IAF ($IAF_{DIRECTO}$).....	38
2.4.2 ESTIMACIÓN INDIRECTA DEL IAF (IAF_{OPTICO}).....	39
2.4.2.1 CORRECCIÓN DE LAS ESTIMACIONES DEL IAF_{OPTICO}	40
2.5 ANÁLISIS DE DATOS.....	42
CAPÍTULO III	45
RESULTADOS.....	45
3.1 COMPARACIÓN ENTRE MÉTODOS DE ESTIMACIÓN DEL IAF.....	45
3.2 PRODUCCIÓN ANUAL DE HOJARASCA E IAF MÁXIMO ANUAL	46
3.3 INFLUENCIA DE LA EDAD SUCESIONAL EN LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL IAF	47
3.4 INFLUENCIA DE LA POSICIÓN TOPOGRÁFICA EN LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL IAF Y SU INTERACCIÓN CON LA INFLUENCIA DE LA EDAD SUCESIONAL	49
3.5 DINÁMICA TEMPORAL DE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL IAF E INFLUENCIA DE LA EDAD SUCESIONAL Y LA POSICIÓN TOPOGRÁFICA.....	51
3.6 DINÁMICA MENSUAL DE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL IAF Y SU RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES	54

CAPÍTULO IV	63
DISCUSIÓN	63
4.1 COMPARACIÓN ENTRE MÉTODOS DE ESTIMACIÓN DEL IAF	63
4.2 PRODUCCIÓN ANUAL DE HOJARASCA E IAF MÁXIMO ANUAL	66
4.3 INFLUENCIA DE LA EDAD SUCESIONAL EN LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL IAF	67
4.4 INFLUENCIA DE LA POSICIÓN TOPOGRÁFICA EN LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL IAF Y SU INTERACCIÓN CON LA INFLUENCIA DE LA EDAD SUCESIONAL	69
4.5 DINÁMICA TEMPORAL DE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL IAF E INFLUENCIA DE LA EDAD SUCESIONAL Y LA POSICIÓN TOPOGRÁFICA	70
4.6 DINÁMICA MENSUAL DE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA Y EL IAF Y SU RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES	73
CAPÍTULO V	77
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	77
5.1 CONCLUSIONES	77
5.2 PERSPECTIVAS	78
BIBLIOGRAFÍA	81

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Distribución global de los bosques tropicales secos (Tomado de Miles <i>et al.</i> , 2006).	11
Figura 2.1 Ubicación del Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.	33
Figura 2.2 Distribución de a) las parcelas de 0.04 ha dentro de los conglomerados tipo Inventario Nacional Forestal y de Suelos, cada una con tres puntos de muestreo y b) los conglomerados en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Se señalan únicamente los conglomerados en los que se seleccionaron los sitios de muestreo para el presente estudio.....	35
Figura 3.1 Estimación directa e indirecta del Índice de Área Foliar máximo anual en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.	45
Figura 3.2 Estimación directa (barras) e indirecta (línea) del IAF mensual en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.	46
Figura 3.3 Influencia de la edad de sucesión en a) la producción anual de hojarasca y b) el Índice de Área Foliar (IAF) máximo en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Las barras representan valores promedio y las líneas verticales representan \pm EE Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba <i>post hoc</i> de Tukey). $\alpha=0.05$	47
Figura 3.4 Contribución proporcional de los diferentes componentes de la hojarasca entre categorías de edad de sucesión registrados en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.	49
Figura 3.5 Influencia de la posición topográfica en a) la producción anual de hojarasca y b) el Índice de Área Foliar (IAF) máximo en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México con una prueba <i>post hoc</i> de Tukey. Barras representan valores promedio. Líneas verticales representan \pm EE Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha=0.05$	50
Figura 3.6 Contribución proporcional de los diferentes componentes de la hojarasca entre categorías de posición topográfica registrados en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.....	51

Figura 3.7 Dinámica temporal de a) producción mensual de hojarasca y b) Índice de Área Foliar (IAF) entre categorías de edad de sucesión en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Las barras representan valores promedio y las líneas verticales representan \pm EE Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba *post hoc* de Tukey). $\alpha=0.05$ 52

Figura 3.8 Dinámica temporal de a) producción mensual de hojarasca y b) Índice de Área Foliar (IAF) entre categorías de posición topográfica en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Las barras representan valores promedio y las líneas verticales representan \pm EE Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba *post hoc* de Tukey). $\alpha=0.05$ 53

Figura 3.9 Dinámica mensual de a) producción de hojarasca y b) Índice de Área Foliar (IAF) en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Barras representan valores promedio. Líneas verticales representan \pm EE. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha=0.05$ 55

Figura 3.10 Producción mensual de hojarasca por componente a) hojas, b) ramas y c) estructuras reproductivas en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Barras representan valores promedio. Líneas verticales representan \pm EE. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha=0.05$ 56

Figura 3.11 Contribución proporcional de los diferentes componentes de la hojarasca registrados en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. 57

Figura 3.12 Variables ambientales registradas en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014: a) Climograma con los valores de temperatura promedio mensual y precipitación total b) Velocidad del viento promedio mensual c) Evapotranspiración total y d) Déficit de presión de vapor promedio mensual. 58

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1 Características de las parcelas de 0.04 ha seleccionadas para determinar la influencia de la edad de sucesión y la posición topográfica en las variables de estudio...	36
Cuadro 2.2 Descripción de los componentes separados en las muestras de hojarasca..	37
Cuadro 3.1 Producción promedio anual de los componentes de la hojarasca ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en diferentes categorías de edad de sucesión en el SMIC Yucatán. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha=0.05$. Valores en paréntesis representan $\pm\text{EE}$	48
Cuadro 3.2 Análisis de regresión lineal múltiple entre producción de hojarasca (producción total y por componentes: hojas, ramas y estructuras reproductivas) e IAF con las variables ambientales. Coef: Coeficiente de regresión estandarizado, EE: Error estándar, VE: Variación explicada (%),.....	60
Cuadro 3.3 Análisis de regresión lineal múltiple entre producción de hojarasca (producción total y por componentes: hojas, ramas y estructuras reproductivas) e IAF con las variables ambientales con un mes de desfase. Coef: Coeficiente de regresión estandarizado, EE: Error estándar, VE: Variación explicada (%).	60
Cuadro 3.4 Análisis de regresión lineal múltiple entre producción de hojarasca (producción total y por componentes: hojas, ramas y estructuras reproductivas) e IAF con las variables ambientales que explicaron en mayor medida la variación encontrada. Coef: Coeficiente de regresión estandarizado, EE: Error estándar, VE: Variación explicada (%),	61
Cuadro 4.1 Producción de hojarasca reportada en la literatura para diferentes bosques tropicales secos.....	66
Cuadro 4.2 Índice de Área Foliar reportado en la literatura para diferentes bosques tropicales secos.....	67

ABREVIATURAS

BTS: Bosque Tropical Seco

C: Carbono

CMNUCC: Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático

GEI: Gases de Efecto Invernadero

IAF: Índice de Área Foliar

MDL: Mecanismo de Desarrollo Limpio

PPN: Producción Primaria Neta

PPNA: Productividad Primaria Neta Aérea

SMIC: Sitio de Monitoreo Intensivo del Carbono

RESUMEN

La cuantificación de la producción de hojarasca y el índice de Área Foliar (IAF) es un componente importante para comprender procesos fundamentales de ecosistemas forestales, tales como el flujo de carbono (C) en los bosques tropicales y su emisión a la atmósfera. Este trabajo de investigación tuvo como objetivo estimar la producción de hojarasca y el IAF, así como evaluar su variación temporal durante un año y determinar la posible influencia de la edad de sucesión y la posición topográfica en dicha variación en un bosque secundario tropical seco subcaducifolio en el Sitio de Monitoreo Intensivo del Carbono (SMIC) Kaxil Kiuic, ubicado en el sur de Yucatán, México. La producción promedio anual de hojarasca fue $6.089 \pm 0.226 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y el $\text{IAF}_{\text{máx}}$ promedio fue 5.434 ± 0.195 . Ambas variables fueron significativamente menores en la categoría de 3 a 5 años, que en las demás categorías de edad, las cuales fueron estadísticamente similares entre sí, lo que sugiere que el IAF y la producción de hojarasca incrementan rápidamente en etapas tempranas de sucesión y permanecen relativamente estables en etapas subsiguientes. La posición topográfica, caracterizada principalmente por la pendiente promedio, no tuvo un efecto significativo en las variables estudiadas. La dinámica de la producción de hojarasca y del IAF mostró una marcada estacionalidad, la cual está vinculada principalmente a una disminución en la precipitación del mes anterior y a la velocidad del viento, que actúa como factor mecánico en la pérdida del follaje.

ABSTRACT

Quantifying litterfall production and Leaf Area Index (LAI) is important to understand key ecological processes in forest ecosystems, such as carbon fluxes and emissions to the atmosphere. This study aimed to estimate litterfall production and LAI, in order to evaluate their temporal variation during a year, and to determine the influence of forest stand age and topographic position on this variation in a deciduous tropical dry forest in the Intensive Carbon Monitoring Site Kaxil Kiuic, located in southern Yucatán, Mexico. The average annual litterfall production was $6.089 \pm 0.226 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ month}^{-1}$ and the average LAI_{max} was 5.434 ± 0.195 . Both variables were significantly lower in the youngest forests (3-5 years old) than in the other stand age categories, which were statistically similar, suggesting that LAI and litter production increase rapidly early in succession and remain relatively steady in subsequent stages. Topography, characterized mainly by average slope, had no significant effect on the studied variables. Litterfall production and LAI dynamics showed a marked seasonality, which is primarily linked to a decrease in precipitation of the previous month and to wind speed, which acts as a mechanical factor in foliage loss.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

Actualmente, el cambio climático se reconoce como uno de los problemas ambientales globales más importantes (PNUMA *et al.*, 2004). El cambio climático es producido por la emisión de Gases de Efecto Invernadero (GEI), de los cuales el CO₂ es uno de los más importantes. A través del proceso de fotosíntesis, las plantas en general, y especialmente los árboles, remueven grandes cantidades de CO₂ de la atmósfera a medida que crecen, almacenando parte del carbono (C) en sus tejidos (Chazdon y Montgomery 2001; Clark *et al.*, 2001b) y liberándolo por medio de la respiración y la descomposición. Por tanto, se ha reconocido que los bosques tienen gran importancia en la moderación del intercambio neto de GEI entre la tierra y la atmósfera y, por lo tanto, juegan un papel importante en la gestión de esta problemática ambiental (Brown, 1997).

El estudio de la dinámica del C es fundamental para comprender el papel que tienen los bosques en el ciclo global de este elemento (Sierra *et al.*, 2007; Clark *et al.*, 2001a) y en la mitigación del cambio climático (IPPC, 2007; Brown, 1997). Se estima que los bosques tropicales almacenan entre 55% y 59% de las reservas de C forestal mundial (Pan *et al.*, 2011; Fonseca *et al.*, 2011; Dixon *et al.*, 1994).

Los bosques tropicales de América, África y Asia representan grandes reservorios de C. Sin embargo, están desapareciendo a un ritmo de aproximadamente 8.0 millones de hectáreas por año (Walker *et al.*, 2011). Como resultado del cambio del uso del suelo al que han sido sometidos los bosques tropicales se ha dado un incremento considerable del área ocupada por bosques secundarios (Rueda, 2010; Quesada *et al.*, 2009; Ochoa-Gaona *et al.*, 2007). Se estima que cerca del 57% de los bosques del mundo corresponden a bosques tropicales secundarios (FAO, 2010). Por lo tanto, es importante entender los patrones y procesos involucrados en la dinámica del C en bosques tropicales secundarios, así como los diferentes factores que pueden influir en la variación de esta dinámica (Becknell y Powers, 2014; Malhi, 2012; Thuille y Schulze, 2006).

En un esfuerzo por conservar los bosques tropicales y su papel como sumideros de C, se están estableciendo políticas que conlleven a la reducción de emisiones de GEI debido a

la deforestación y la degradación de estos bosques y el aumento de los reservorios de C a través de un manejo adecuado (REDD+) (Angelsen *et al.*, 2010). En México, se ha promovido la investigación para cuantificar de manera precisa la biomasa forestal y los flujos de C (Vargas *et al.*, 2013; de Jong *et al.*, 2010; Muhlia y García-Oliva, 2008; Read y Lawrence, 2003). Por ejemplo, los gobiernos de México y Noruega implementaron el proyecto denominado “Fortalecimiento de la preparación REDD+ en México y fomento de la cooperación Sur-Sur”, dentro del cual se contempla el desarrollo y la implementación de un sistema operacional de monitoreo, reporte y verificación (MRV) de las emisiones y remociones de CO₂ cuyos datos de actividad ofrezcan información de los almacenes y flujos de C en sitios de monitoreo intensivo, así como investigación metodológica multiescala en estos sitios (Reyes-Pantoja, 2013).

Uno de los parámetros que permite estimar la cantidad de C disponible en un ecosistema en un momento dado es la biomasa (Brown y Lugo, 1984). La biomasa forestal se refiere a la cantidad total de material orgánico vegetal vivo o muerto presente en un ecosistema en un momento dado; generalmente se expresa en términos de unidades de peso seco por unidad de superficie (Newbould, 1967). Esta incluye la biomasa aérea y la subterránea. La porción aérea de la biomasa incluye la biomasa del fuste, ramas y del follaje (Zhou y Hemstrom, 2009; FAO, 2001).

Aunque sólo representa entre el 4% y el 6% de la biomasa total, la biomasa foliar es una variable fundamental de la estructura arbórea, ya que guarda relación directa con la productividad primaria y tiene una influencia sobre las condiciones ambientales del sotobosque (Bond-Lamberty *et al.*, 2002; Waring, 1983). Adicionalmente, la biomasa foliar es un parámetro importante en la estimación de la cantidad de agua por unidad de materia seca, y por lo tanto se puede utilizar para predecir la aparición y la propagación de incendios forestales (Wang *et al.*, 2011; Yebra *et al.*, 2008; Riaño *et al.*, 2005).

Asociado a la biomasa foliar se encuentra el Índice de Área Foliar (IAF), el cual es una variable adimensional y se define como la sumatoria de la superficie de tejidos fotosintéticamente activos existentes por unidad de superficie de terreno (Fassnacht *et al.*, 1994; Chen y Black, 1992; Chen *et al.*, 1991). El IAF es uno de los principales determinantes de la intercepción de luz y, de este modo, del total de captación fotosintética, motivo por el cual generalmente se correlaciona con la productividad del

bosque (Maguire *et al.*, 1998; Vose y Allen, 1988), y es considerado un parámetro ecofisiológico muy importante. Por lo tanto, es necesario tener estimaciones precisas del IAF (Eckhart *et al.*, 2003).

Por otro lado, los árboles en crecimiento renuevan sus partes permanentemente a través de la caída de hojas, ramas, flores, frutos, corteza, etc. A la sumatoria de los detritos vegetales aéreos aportados al suelo durante un periodo de tiempo, expresados en peso seco se le define como producción de hojarasca (Vitousek, 1984; Newbould, 1967). La producción de hojarasca representa una de las principales vías de entrada de nutrientes y materia orgánica al suelo (Meentemeyer *et al.*, 1982). La estimación de la producción de hojarasca ha sido ampliamente utilizada como índice de la producción primaria total y del ciclo de nutrientes en los bosques (Facelli y Pickett, 2008; Couteaux *et al.*, 1995).

Tanto el IAF como la producción de hojarasca son dos variables que permiten entender procesos fundamentales de ecosistemas forestales, tales como el flujo de C y nutrientes en los bosques tropicales y su emisión a la atmósfera. Por lo tanto, el presente trabajo de investigación tuvo como objetivo cuantificar la producción de hojarasca y el IAF total en un bosque secundario tropical seco subcaducifolio en el Sitio de Monitoreo Intensivo del Carbono (SMIC) Kaxil Kiuic, ubicado en el sur de Yucatán, México, así como estimar la variación temporal de estas dos variables durante un año y determinar la posible influencia de la edad de sucesión y la posición topográfica en dicha variación.

ANTECEDENTES GENERALES

1.1 Cambio climático

El cambio climático se define como un proceso que incluye una variación en el estado del clima, expresada en la variabilidad de los factores que lo determinan, que persiste durante largos periodos de tiempo (Baede *et al.*, 2007). El cambio climático puede atribuirse tanto a procesos naturales como a cambios antropogénicos. La Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC) define el cambio climático como el cambio en el 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 (IPCC, 2007; UNFCCC, 1992).

El último siglo se ha caracterizado por un crecimiento rápido de la población humana, así como de la economía mundial; la población mundial se cuadruplicó a 7 mil millones de habitantes y el Producto Interno Bruto (PIB) ha aumentado aproximadamente 20 veces (Maddison, 2009). Este aumento ha sido acompañado por fuertes cambios en la relación de la sociedad con el medio ambiente (Steffen *et al.*, 2007; McNeill, 2000). De este modo, se ha incrementado el uso de combustibles fósiles para la generación de energía y para satisfacer las necesidades de la sociedad, lo cual libera grandes cantidades de Gases de Efecto Invernadero (GEI), aumentando su concentración en la atmósfera.

El aumento de la concentración de GEI en la atmósfera interfiere con la salida de la radiación solar reflejada, lo que modifica el balance en los flujos de radiación solar del planeta (Karl y Tremberth, 2005), provocando un aumento en el forzamiento radiativo de la Tierra, lo que a su vez aumenta la temperatura global y modifica los regímenes de lluvia y demás variables climáticas relacionadas con los flujos de energía solar (IPCC, 2007). A este efecto se suman los procesos de deforestación y cambio de uso del suelo (UNEP, 2001).

El cambio climático es uno de los temas más importantes de la comunidad internacional en materia ambiental en los últimos años (PNUMA *et al.*, 2004). Ante la preocupación a nivel mundial por la creciente concentración de CO₂ en la atmósfera, en el año 1992 los gobiernos de 195 naciones adoptaron la CMNUCC. Posteriormente, en 1997 las naciones asumieron el Protocolo de Kyoto, en el cual se planteó el objetivo de reducir las emisiones de GEI en un 5.2% los niveles de emisión de 1990 entre 2008 y 2012. Para su implementación se creó el Mecanismo de Desarrollo Limpio (MDL), el cual permite a los países industrializados cumplir con la parte de los compromisos establecidos en este Protocolo a través de proyectos en países en vía de desarrollo, que reduzcan emisiones de CO₂ a la atmósfera (IPCC, 2007).

Con la entrada en vigor del Protocolo de Kyoto y el MDL, se reconoció la importancia de los bosques como sumideros de C, así como de la estimación de la dinámica de los flujos netos de C, en la cual los bosques participan en un 90%. De este modo, se integró un

órgano responsable de revisar y tomar decisiones sobre la implementación de acuerdos emitidos por la CMNUCC, el cual inició el debate sobre la integración del concepto de deforestación en las estrategias de mitigación (RED), integrando posteriormente el concepto de degradación de los bosques (REDD), y se amplió finalmente hacia la conservación forestal, la ordenación forestal sostenible y el aumento de las reservas forestales de C, estableciéndose así el concepto denominado REDD+. El término REDD+ se refiere, entonces, a las actividades que reducen las emisiones de GEI, evitando la deforestación y degradación forestal, y que contribuyen a la conservación, manejo sostenible de los bosques y mejoramiento de las existencias de C forestal que tienen el potencial de generar beneficios sociales y ambientales significativos (UN-REDD Programme, 2009).

1.2 El papel de los bosques en la mitigación del cambio climático

Los bosques proporcionan una gran variedad de beneficios naturales, conocidos como servicios ecosistémicos, dentro de los que se incluye la purificación del aire, la protección de cuencas hidrográficas y la conservación de la biodiversidad, siendo a la vez fuentes de alimento, fibra y medicinas. Los bosques también desempeñan un papel importante en el mantenimiento de la estabilidad del clima global (Walker *et al.*, 2011). Los árboles y otras plantas remueven grandes cantidades de CO₂ de la atmósfera a medida que crecen, almacenando el C en la biomasa de sus hojas, ramas, tallos y raíces, lo que convierte a los bosques en importantes sumideros de C.

Las plantas absorben el CO₂ de la atmósfera a través de la fotosíntesis. El CO₂ capturado se incorpora en materias primas, tales como la glucosa, para formar las estructuras que la planta necesita para desarrollarse (follaje, ramas, tronco y raíces). Durante el tiempo que el C se encuentra constituyendo alguna estructura de la planta hasta que es reemitido (ya sea al suelo o a la atmósfera), se considera que se encuentra almacenado. En el momento de liberación, ya sea por la descomposición de la materia orgánica o por la quema de la biomasa, el C fluye a la atmósfera (Ordoñez y Maser, 2001). La captura de C ha suscitado mucho interés como enfoque de mitigación, considerándola un medio relativamente económico para afrontar el cambio climático (FAO, 2001).

Los ecosistemas terrestres inciden en forma notable en el balance del C global. Se estima que anualmente se intercambian aproximadamente 125,000 millones de toneladas C entre la vegetación, los suelos y la atmósfera, lo cual equivale a dos quintas partes del intercambio total de C entre la tierra y la atmósfera, 80% de lo cual lo realizan los bosques (FAO, 2001; Ordóñez y Masera, 2001). De los ecosistemas forestales del mundo, los bosques tropicales son importantes, pues representan cerca del 55% del C total acumulado en estos ecosistemas (Fonseca *et al.*, 2011; Pan *et al.*, 2011; Dixon *et al.*, 1994). Dado que estos ecosistemas capturan CO₂ atmosférico y lo acumulan en sus tejidos (Chazdon y Montgomery 2001; Clark *et al.*, 2001a), el estudio de la dinámica de la biomasa y el C es fundamental para comprender el papel que éstos desempeñan en el ciclo global de este elemento (Sierra *et al.*, 2007; Clark *et al.*, 2001a) y en la mitigación del cambio climático (Brown, 1997; IPCC, 2007). Más recientemente, estos estudios han cobrado mayor importancia aún por la necesidad de estimar las cantidades de C que podrían ser emitidas a la atmósfera en caso de deforestación (Houghton, 2005), lo cual es un insumo fundamental para la estructuración de proyectos de Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación (REDD) (Angelsen *et al.*, 2009).

1.3 Importancia de los Bosques Tropicales Secos

Los bosques tropicales cubren de 7 a 10% de la superficie terrestre del planeta y son los ecosistemas terrestres con la mayor diversidad de especies y riqueza florística. Además, son importantes fuentes de productos forestales y servicios ambientales (Smith *et al.*, 1997). Estos incluyen los bosques tropicales secos (BTS), los cuales ocupan aproximadamente un 42% de la vegetación de las zonas tropicales y subtropicales del mundo y el 47% del área forestal en América Latina (Houghton *et al.*, 2005); se desarrollan en amplias zonas de los continentes africano y asiático, algunas áreas de Sudamérica y la mayor parte de la costa del Pacífico de América Central (Figura 1.1) (Miles *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1986). En México este tipo de bosque es uno de los cuatro tipos de vegetación más extensos, alcanzando entre el 8 y el 14% del territorio mexicano (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Trejo y Dirzo, 2000) y cerca del 60% de la vegetación tropical (Becerra, 2005). La Península de Yucatán, una de las

mayores regiones del país, se encuentra dominada por este tipo de bosques (White y Hood, 2004; García-Oliva *et al.*, 2002).

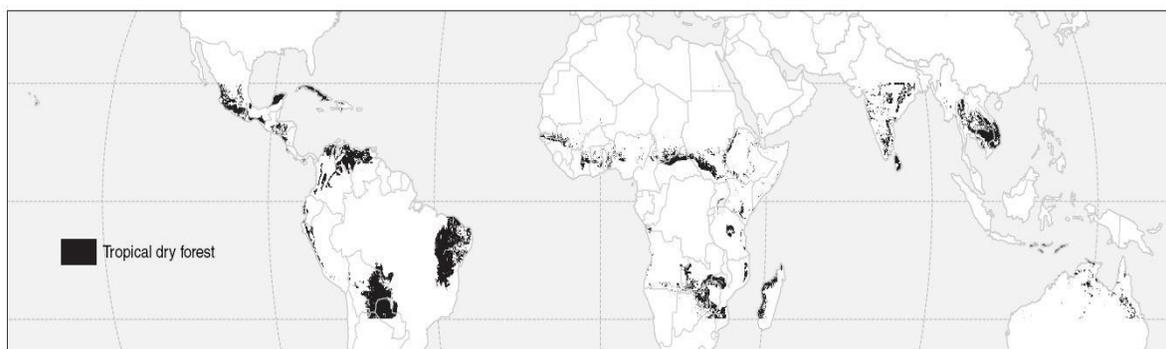


Figura 1.1 Distribución global de los bosques tropicales secos (Tomado de Miles *et al.*, 2006).

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

En los BTS abundan los árboles y arbustos de tamaño pequeño, y la presencia de árboles grandes es ocasional, motivo por el cual no poseen una estratificación muy marcada (Sabogal, 1992; Swaine *et al.*, 1990). El dosel suele estar dominado por especies deciduas de copa ancha y en él son escasas las lianas y las epífitas (Osborne, 2000). La biomasa aérea de los bosques tropicales secos es menor que la de otros tipos de bosques tropicales, sin embargo, los primeros desarrollan gran biomasa subterránea (Castellanos *et al.*, 1991; Kummerov *et al.*, 1990). Otra característica importante de este tipo de bosques es que presentan un alto número de endemismos (Kalácska *et al.*, 2004).

La disponibilidad hídrica en los BTS es marcadamente estacional y determina una de las características más notables de este tipo de bosques que es la fenología distintiva de la mayoría de las plantas, la cual está ligada a la pérdida estacional de las hojas durante la estación seca y la producción de nuevo follaje durante la estación lluviosa (Espinosa *et al.*, 2011). Asimismo, la estacionalidad controla en gran medida los patrones de crecimiento, reproducción (incluyendo floración y fructificación) y supervivencia, así como los procesos de germinación y reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones (McLaren y McDonald, 2005; Gerhardt y Hytterborn, 1992; Murphy y Lugo, 1986).

En los BTS las plantas tienen distintas estrategias que les permiten hacer un uso más eficiente del agua y soportar la sequía estacional (Chaves *et al.*, 2002; Murphy y Lugo, 1986). Estas estrategias van desde el almacenamiento de agua para resistir los periodos de estrés hídrico, hasta estrategias que maximizan la explotación de recursos en periodos donde los recursos son abundantes (Pineda-García *et al.*, 2013). Sin embargo, la estrategia más evidente es la disminución drástica de la densidad y cobertura foliar de los elementos arbóreos en la época de sequía, cuando un porcentaje considerable de los árboles pierde sus hojas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; Murphy y Lugo, 1986). Existen diferencias en el porcentaje de árboles que pierden sus hojas, las cuales permiten clasificar este tipo de bosques en diferentes categorías, desde los caducifolios hasta los subperennifolios (Rzedowski, 2006; Miranda y Hernández-X, 1963).

El BTS subcaducifolio es uno de los tipos de vegetación más importantes por la extensión que ocupa en el estado de Yucatán, que es de aproximadamente 29,309 Km² (Flores y Espejel, 1994). Se distribuye en climas cálidos subhúmedos con lluvias en verano; la precipitación promedio oscila entre 1,078 y 1,220 mm al año, con una temperatura media anual de 25.9 a 26.6 (García, 1973). Se desarrolla sobre suelos pedregosos, pero que contienen una delgada capa de materia orgánica. Está conformado por un estrato arbóreo cuya altura promedio oscila entre 10 y 15 metros, y en la época seca, del 50 al 75% de árboles dejan caer sus hojas (Flores *et al.*, 2010).

1.4 Importancia de los Bosques Tropicales Secos Secundarios

Los BTS son uno de los ecosistemas más amenazados en el mundo (Griscom y Ashton, 2011; Miles, 2006; Hoekstra *et al.*, 2005; Gentry 1992; Janzen 1988). Su ubicación y accesibilidad hacen que este sistema sea más susceptible a disturbios antropogénicos, lo que ha provocado importantes cambios en su cobertura a gran escala (McLaren *et al.*, 2005; Gerhardt y Hytterborn 1992; Murphy y Lugo 1986), reduciéndola a parches de vegetación o hábitats fragmentados (Sabogal, 1992).

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

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

El principal agente de cambio de la cobertura del suelo en la región tropical es la agricultura. En Mesoamérica, el principal sistema de manejo agrícola es el de roza-tumba y quema. Este sistema se basa en la rotación de cultivos y el posterior abandono

(barbecho), después de un proceso de desmonte. El subsecuente establecimiento del bosque secundario durante el periodo de abandono ha creado un mosaico de paisajes de milpas en uso y rodales de bosque en diferentes etapas de sucesión (Daniels *et al.*, 2008; Olmsted *et al.*, 1999). Debido a la larga historia de agrosilvicultura que los mayas han practicado en la zona desde hace más de 2000 años, la Península de Yucatán está constituida prácticamente en su totalidad por vegetación secundaria (Barrera-Bassols y Toledo, 2005; Rico-Gray y García-Franco 1992; Gómez-Pompa *et al.*, 1987).

1.5 Sucesión

La sucesión se puede definir como el patrón de cambio temporal en la estructura, composición y el ambiente de las comunidades tras la apertura o formación de sitios que pueden ser colonizados (Chazdon, 2008). La sucesión ha sido uno de los conceptos más importantes en el desarrollo de la ecología como ciencia, su estudio abarca una enorme multiplicidad de procesos y tiene un gran potencial para el desarrollo de programas de gestión, conservación y restauración de ecosistemas (Chazdon, 2008; McIntosh, 1999; Wali, 1999; Finegan, 1984). La mayoría de los estudios sobre sucesión ecológica se han centrado en las comunidades vegetales debido a que éstas componen la mayor parte de la biomasa en los ecosistemas y resultan determinantes para la estructura y el funcionamiento de los mismos (Myster, 2001). Es importante distinguir entre la sucesión ecológica en comunidades vegetales y la dinámica de la vegetación, término que hace referencia a un amplio conjunto de procesos que tienen lugar a diferentes escalas temporales y espaciales, dentro de los cuales se encuentra la sucesión (Van der Maarel, 1996).

La sucesión puede tener lugar en dos tipos de sustratos: sustratos nuevos en los cuales no había vegetación previamente, a la que se denomina sucesión primaria, y sustratos que han mantenido vegetación anteriormente, de forma que subsiste un legado biológico, a la que se denomina sucesión secundaria (Morin, 2011). A lo largo del siglo XX, los estudios de sucesión se han enfocado principalmente en la sucesión secundaria y sus resultados han condicionado en gran medida diversos planteamientos de la teoría sucesional (Walker y del Moral, 2003).

La sucesión secundaria acontece espontáneamente después de la ocurrencia de disturbios que afectan a comunidades naturales o bien después del abandono de comunidades de reemplazo, en las cuales la sucesión se desarrolla a partir del remanente orgánico legado por las comunidades preexistentes; son ejemplos la que acontece en bosques aprovechados donde se han extraído las especies forestales de interés comercial y la que sucede en las tierras con cultivos después de su abandono temporal o permanente (Vaccaro *et al.*, 2003).

Los procesos sucesionales operan a diferentes niveles o escalas para un lugar y tiempo determinados. El nivel más amplio es el paisaje e incluye el clima, la vegetación representativa y la topografía. En una escala menor, el proceso es a nivel de las condiciones del sitio y el régimen del disturbio (frecuencia, intensidad y escala). A nivel de especies, el proceso sucesional se explica a través de las estrategias de dispersión, regeneración, capacidad de establecimiento y el patrón de desarrollo de cada especie. La dirección y velocidad con que ocurren los cambios en la vegetación son producidos y controlados por: 1) las condiciones climáticas y geográficas que generan gran diversidad de paisajes; 2) el régimen del disturbio asociado a una región en particular que genera los sustratos para la sucesión y afecta periódicamente la dirección y velocidad del proceso sucesional; 3) el grado de adaptación de los organismos colonizadores a nivel de información genética, longevidad, procesos fisiológicos y estrategias de regeneración, con relación a las condiciones de sitio y el régimen del disturbio; y 4) la competencia e interacciones entre los organismos (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). Las estrategias de regeneración de las especies, tales como el rebrote, banco de plántulas, banco de semillas y lluvia de semillas, influyen sobre el éxito o la dominancia de una especie en las diferentes etapas sucesionales (Ceccon *et al.*, 2004; Kennard, 2002; Murphy y Lugo 1986).

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

suelos, así como la disminución de la erosión a medida que avanza la sucesión secundaria en distintos bosques (Hughes *et al.*, 2000; Reiners *et al.*, 1994).

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

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

1.6 Topografía

Dentro de los factores que regulan la distribución de especies, se ha considerado que las características del terreno tienen un fuerte efecto en la disponibilidad de recursos para las plantas (Peña-Claros *et al.*, 2012; Toledo *et al.*, 2011) y, por lo tanto, afectan indirectamente la estructura, composición y riqueza de las comunidades vegetales (Malhi *et al.*, 2010).

Diversos estudios han evaluado el efecto de la topografía en la estructura de la vegetación en bosques tropicales, encontrando que la densidad de individuos tiende a aumentar conforme hay un incremento en la pendiente, mientras que la altura de las plantas tiende a disminuir (Clark y Clark, 2000). En un BTS en la Península de Yucatán, Hernández-Stefanoni *et al.* (2015) y Dupuy *et al.* (2012) encontraron mayor altura de la vegetación y área basal en zonas planas, así como una mayor abundancia, cobertura vegetal, densidad de individuos y número de especies en las zonas correspondientes a cerros. Adicionalmente, Ramírez-Guardado (2015) encontró que la biomasa difiere significativamente entre categorías de pendiente, siendo menor en las zonas planas con respecto a las zonas ubicadas en cerros. Por otro lado, se ha reconocido ampliamente que el grado de recuperación estructural de la vegetación durante el proceso de sucesión, así como la velocidad con la que ocurren procesos tales como el crecimiento, la mortalidad y el recambio de especies se encuentran influenciados por las características fisicoquímicas del suelo, las cuales a su vez son influidas por la topografía (Chave, 2008; Chazdon, 2008; Jones *et al.*, 2008; Clark *et al.*, 1999).

Los efectos de la topografía en la vegetación están asociados a la generación de heterogeneidad a pequeña escala, ligada en última instancia a la disponibilidad de agua y nutrientes en el perfil del suelo (John *et al.*, 2007; Segura *et al.*, 2003; Paruelo *et al.* 2000; Reynolds *et al.*, 2000; Clark *et al.*, 1999; Paruelo *et al.*, 1998; Paruelo y Sala 1995); así, las zonas con mayor pendiente poseen una capa de suelo menos profunda, además de presentar pérdidas por escorrentía, por tanto, poseen menor disponibilidad de agua (Fernández y Trillo, 2005; Paruelo y Sala, 1995), mientras que las zonas planas reciben mayor aporte de agua por escurrimiento superficial o por movimiento subsuperficial desde niveles topográficos más altos, lo que permite explicar por qué, a escalas locales, la diversidad de especies se reduce al aumentar la pendiente (Espinosa *et al.*, 2011; Linares-Palomino *et al.*, 2010). Adicionalmente, a escala local, la topografía es el factor más importante para determinar la distribución de la radiación solar sobre la superficie, ya que la pendiente y la exposición generan gradientes locales y variabilidad temporal en la insolación, lo que puede modificar marcadamente el balance hídrico (Tovar-Pescador *et al.*, 2006; Theriault *et al.*, 1985), de este modo, los sitios ubicados en zonas planas tienen menor insolación que los sitios ubicados en zonas de cerro (Markesteyn *et al.*, 2010; Dawns *et al.*, 2002; Galicia *et al.*, 1999).

Se ha considerado que la variación espacial en la disponibilidad hídrica, determinada por la topografía, es un factor determinante en las diferencias interespecíficas en las estrategias de las plantas para un uso eficiente de los recursos, como lo es la fenología foliar. De este modo, en BTS se ha reportado que en las zonas ubicadas en planicie hay una tendencia a una mayor abundancia de especies perennifolias, mientras que en zonas de cerro hay mayor abundancia de especies deciduas (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Janzen, 1988).

1.7 Fenología

La fenología se refiere al estudio de las fases o actividades periódicas y repetitivas del ciclo de vida de las plantas y su variación temporal a lo largo del año (Preuhsler *et al.*, 2006; Mantovani *et al.*, 2003), y comprende las etapas de foliación, floración, fructificación y su caída, con la consecuente exhibición de la estructura de tronco y ramas (Lott y Atkinson, 2002). Los estudios fenológicos son importantes dado que proveen información sobre los ritmos funcionales de plantas y comunidades vegetales, tales como las épocas de floración y fructificación, la cantidad de follaje, el brote y caída de hojas y frutos, y se tratan de establecer las posibles causas de estas respuestas en relación con factores bióticos y abióticos (Talora y Morellato, 2000).

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

Chuine y Beaubien, 2001). Sin embargo, para poder determinar la magnitud de los efectos del cambio climático sobre la condición fenológica de los bosques es necesario el conocimiento de la fenología actual.

A pesar de la importancia del conocimiento fenológico, éste aún es escaso y fragmentado, especialmente en las regiones tropicales (Mantovani *et al.*, 2003). En bosques secundarios, aún son insuficientes los estudios descriptivos de la fenología de las especies en bosques de diferentes edades que ayuden a comprender el funcionamiento regenerativo de estos bosques, y con ello, la posibilidad de un manejo adecuado que permita su conservación sostenida en el tiempo (Ochoa-Gaona *et al.*, 2008).

La fenología en bosques tropicales depende principalmente de factores como la luz, la captación de agua y nutrientes y la autorregulación interna de las diferentes especies (Reich, 1995). En BTS los factores que determinan los patrones fenológicos están relacionados directamente con factores temporales y climáticos, como lo son el cambio en la disponibilidad de agua, los regímenes de precipitación que son marcadamente estacionales y la capacidad de captación del agua (Lobo *et al.*, 2003; Lott y Atkinson, 2002; Maass *et al.*, 2002).

Diversos estudios han mostrado que, en general, la mayor producción de hojas en BTS ocurre a inicios de la temporada húmeda, con una posterior caída que empieza entre finales de la estación lluviosa e inicios de la temporada seca (Badillo-Osegura, 2011; Lobo *et al.*, 2003; Lott y Atkinson, 2002; Mass *et al.*, 2002; Bullock y Solís, 1990). Sin embargo, es importante reconocer que, en términos de estrategias de fenología foliar, los BTS se caracterizan por presentar una gran diversidad (Easmus, 1999), encontrando especies perennifolias, las cuales realizan un intercambio de hojas en verano, cuando las lluvias aún son constantes, y especies caducifolias, que producen hojas a inicio de la época de lluvia, de las cuales algunas especies pierden rápidamente las hojas a inicios de la época seca y otras especies las pierden al final de la época seca (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Valdez-Hernández *et al.*, 2010). También se pueden encontrar estrategias intermedias, tales como las de especies brevi-decíduas que pierden parcialmente sus hojas al comienzo de la época seca, con un posterior brote de nuevas hojas (Powers, 2009).

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

1.8 Productividad primaria y su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas

La Productividad Primaria se refiere a la tasa a la cual las plantas en un ecosistema transforman la energía lumínica en materia orgánica, mediante el proceso de fotosíntesis, por unidad de área y de tiempo. Parte de esta energía se pierde en la respiración. El resto se invierte en la formación de nuevo tejido, a lo que se denomina Producción Primaria Neta (PPN). El nuevo tejido formado puede: acumularse en el organismo, lo cual se traduce en un incremento de la biomasa, o ser utilizado para la producción de estructuras reproductivas y construir tejido de renovación de estructuras que se pierden por muerte, como es el caso de la formación y caída de hojas o producción de hojarasca (Álvarez, 1982).

La PPN representa el flujo neto de C de la atmósfera a las plantas por unidad de área y de tiempo. También es el comienzo de la cadena trófica y determina la capacidad de carga de los ecosistemas (McNaughton *et al.*, 1989), lo que la convierte en la base de la intrincada red de energía que fluye en los ecosistemas y que provee energía al resto de los organismos que los habitan (Schlesinger, 1997).

La PPN es una variable ecológica fundamental porque es un importante indicador de la condición de los ecosistemas y del estado de un amplio rango de procesos ecológicos,

como los flujos de C y energía en el ecosistema (Schlesinger, 1997; Whittaker, 1975). El creciente interés por analizar el papel de los ecosistemas terrestres en el ciclo global del C ha vigorizado los esfuerzos científicos por cuantificar la PPN, sus fluctuaciones temporales y su distribución en las diferentes regiones del mundo (Cramer *et al.*, 1999).

La PPN se divide en Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA), que corresponde a las partes aéreas de las plantas, y en Productividad Primaria Neta Subterránea (PPNS) o productividad del sistema radical. La distribución de la productividad neta anual entre los componentes aéreo y subterráneo varía dependiendo del tipo de vegetación y la edad del sistema. Así mismo, la PPN total varía ampliamente a lo largo de la superficie terrestre siguiendo los cambios determinados por gradientes ambientales de: latitud, altitud, clima y suelo (Sala *et al.*, 1988).

La PPNA es considerada uno de los atributos ecosistémicos más importantes, ya que determina la cantidad de energía disponible para los niveles tróficos subsiguientes (McNaughton *et al.*, 1989). La PPNA se ha usado frecuentemente para representar el funcionamiento de la vegetación, es decir, el intercambio de materia y energía con el ambiente (Knapp y Smith 2001; Sala *et al.*, 1988).

Diversas razones explican la importancia y necesidad de realizar estudios sobre procesos funcionales a largo plazo. Las estimaciones precisas de productividad primaria son la base de un entendimiento sobre la capacidad de almacenamiento y secuestro del C orgánico en un ecosistema y sus correspondientes variaciones estacionales. Esta información es un componente clave de las estimaciones del balance global de C. Las mediciones de PPN son también esenciales para una evaluación de la escala temporal a la cual la perturbación natural y antropogénica afecta los almacenes de biomasa y nutrientes en el ecosistema. Por esta razón se ha utilizado como un indicador de estrés ambiental y para analizar las consecuencias de la utilización y/o extracción de biomasa por arriba de los límites máximos de productividad del ecosistema (Sala *et al.*, 1988).

1.9 Biomasa

La biomasa forestal se refiere a la cantidad total de material orgánico vegetal vivo o muerto presente en un ecosistema en un momento dado; generalmente se expresa en términos de unidades de peso seco por unidad de superficie (Newbould, 1967). Esta incluye la biomasa aérea y la subterránea. La biomasa aérea consiste de toda la biomasa vegetal viva sobre el suelo e incluye tallos, ramas, corteza, follaje y estructuras reproductivas; la biomasa subterránea consiste de todas las raíces vivas (Zhou y Hemstrom, 2009; FAO, 2001). La biomasa, entonces, representa la cantidad total de C orgánico almacenado en las porciones aérea y subterránea del ecosistema (Sala *et al.*, 1988). Cabe aclarar que el término biomasa no es lo mismo que productividad primaria. El primero se refiere a la cantidad total de materia orgánica por unidad de área en un momento dado, y se expresa en términos de g m^{-2} . El segundo es la tasa de producción de materia orgánica en el ecosistema por unidad de área y de tiempo, y se expresa comúnmente en $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$.

La biomasa forestal puede ser utilizada para cuantificar la cantidad de materia orgánica y su distribución dentro de los distintos componentes en un momento y ambiente determinado (Pardé, 1980). Dado el posible efecto atenuador del calentamiento global (sumidero de CO_2) que los bosques y sistemas afines pueden tener y las consecuencias que se derivan de la modificación de las condiciones climáticas sobre un sistema forestal, la biomasa se ha convertido en un importante elemento en los estudios sobre los cambios que ocurren en los bosques a escala mundial (Martínez de Saavedra y Sánchez, 2000). De este modo, su estimación puede proveer información sobre el C acumulado en la vegetación y, por consiguiente, se pueden hacer estimaciones sobre la cantidad de CO_2 que es liberada a la atmósfera cada vez que se desmonta o quema un bosque (FAO, 2001; Brown y Lugo, 1984).

Para la estimación de la biomasa se pueden utilizar tanto métodos directos como indirectos. Los métodos directos consisten en la extracción física de los árboles o parte de ellos (Avendaño *et al.*, 2009), proceso que proporciona medidas muy precisas de biomasa; sin embargo, consume gran cantidad de tiempo y recursos y es muy limitado cuando se requieren mediciones en repetidas ocasiones, además que por su carácter destructivo es negativo para el ecosistema. Por el contrario, los métodos indirectos no son

destruictivos y son rápidos, lo que permite que se pueda muestrear un mayor número de árboles, reduciendo así el error muestral, pero su precisión depende en gran medida del método o modelo utilizado y las condiciones bajo las cuales se establecieron dichos métodos o modelos (Hairiah *et al.*, 2010).

En general, la biomasa es calculada a través del uso de ecuaciones alométricas, en las cuales se consideran diferentes características estructurales de los individuos, tales como la altura, el diámetro del tallo y el área basal (Phillips *et al.*, 2008). Para obtener mejores estimaciones de biomasa se incluye la densidad de la madera de cada especie (Chave *et al.*, 2005; Baker *et al.*, 2004; Ketterings *et al.*, 2001). Generalmente estas relaciones varían en función del lugar, la edad de la vegetación y las especies consideradas (Aguado *et al.*, 2008; Chave *et al.*, 2006).

A pesar de que sólo representa del 4% al 6% de la biomasa total, la biomasa foliar es una variable fundamental de la estructura arbórea, ya que guarda relación directa con la productividad primaria. Adicionalmente, la biomasa foliar influencia las condiciones ambientales del sotobosque al modificar la incidencia de luz, el ciclado de nutrientes y la demanda atmosférica de agua bajo el dosel (Bond-Lamberty *et al.*, 2002; Waring, 1983). Así mismo, la biomasa foliar es un parámetro importante para cuantificar la cantidad de C disponible en los bosques, la distribución de nutrientes en el suelo o para evaluar la productividad primaria de la vegetación (Aguado *et al.*, 2008), así como para la estimación de la cantidad de agua por unidad de materia seca, la cual se puede utilizar para predecir la aparición y la propagación de incendios forestales (Wang *et al.*, 2011; Yebra *et al.*, 2008; Riaño *et al.*, 2005).

La biomasa foliar puede determinarse directamente mediante cosecha y pesado de todas las hojas, sin embargo, esta tarea resulta sumamente laboriosa, destructiva y poco práctica (Ledesma *et al.*, 2010). Desde un punto de vista práctico, la biomasa foliar puede ser estimada a partir del contenido de materia seca foliar y el Índice de Área Foliar (Aguado *et al.*, 2008).

1.10 Índice de Área Foliar

Asociado a la biomasa foliar se encuentra el área foliar, que corresponde a la integración del área de todas las hojas presentes en un individuo o sistema. Esta medida expresada por unidad de superficie de terreno se conoce como Índice de Área Foliar (IAF) (de la Maza *et al.*, 2003).

El IAF es una variable adimensional y se define como la sumatoria de la superficie de los tejidos fotosintéticamente activos (hojas, lígulas, tallos) existentes por unidad de superficie del terreno (Aguirre-Salado *et al.*, 2011; Cohen *et al.*, 2003; Fernandes *et al.*, 2003; Fournier *et al.*, 2003; Myneni *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 1999).

El IAF es un parámetro ecofisiológico muy importante dado que es el principal descriptor del dosel de la vegetación. Es uno de los principales determinantes de la intercepción de luz y, de este modo, del total de captación fotosintética, motivo por el cual generalmente se correlaciona con la productividad del bosque (Tianxiang *et al.*, 2004; Maguire *et al.*, 1998; Vose y Allen, 1988). Además de la productividad, el IAF controla muchos otros aspectos cruciales del funcionamiento del dosel del bosque tales como la intercepción de la precipitación y la evapotranspiración (Bonan, 1993). Adicionalmente, el IAF puede ser utilizado para extrapolar los procesos de la hoja al ecosistema al nivel de paisaje y región (Cohen *et al.*, 2003; Turner *et al.*, 1999). Por estas razones, es importante contar con estimaciones precisas del IAF (Eckhart *et al.* 2003).

Existen dos tipos de procedimientos para medir el IAF: métodos directos y métodos indirectos. Los métodos directos son los más precisos, sin embargo, su principal desventaja es que consumen mucho tiempo y, por lo tanto, su implementación a gran escala se hace poco viable (Jonckheere *et al.*, 2004). Los métodos directos se dividen a su vez en métodos destructivos, tales como el muestreo destructivo de todos los árboles que se encuentran en una parte determinada del sitio de estudio o el método del modelo de árbol, el cual consiste en un muestreo destructivo de una pequeña cantidad de árboles representativos fuera del sitio, en los que el área foliar y la distribución vertical del área foliar se mide hoja por hoja, y métodos no destructivos, como la colecta de hojarasca. Dado que el IAF se determina a través de mediciones repetidas del área de las hojas individuales y la acumulación de área, estos métodos son considerados los más exactos y

frecuentemente se usan para calibrar las herramientas de medición indirecta (Gower *et al.*, 1999). Sin embargo, debido a que estos métodos son intensivos, consumen demasiado tiempo, y su implementación a gran escala está limitada (Aguirre-Salado *et al.*, 2011; Velasco *et al.*, 2010; Valdez-Lazalde *et al.*, 2006), existe un creciente interés por los métodos indirectos.

En los métodos indirectos la estimación del IAF se hace a partir de mediciones de otras variables. Son generalmente más rápidos y flexibles que los métodos directos y se pueden dividir en dos categorías: con contacto, como lo son el método del punto cuadrante inclinado y las técnicas alométricas, y sin contacto. Los métodos de medida sin contacto están basados en la transmisión de la luz a través del dosel de la vegetación. Dentro de éstos, los métodos ópticos son los más utilizados (Gower *et al.*, 1999). En estos métodos, el IAF se infiere a partir de la inversión del modelo que describe la atenuación de la radiación a través del dosel, utilizando datos de la fracción de aperturas medida en un intervalo de ángulos cenitales (Thimonier *et al.*, 2010).

En los últimos años se ha desarrollado una gran variedad de instrumentos ópticos para determinar el IAF en tiempo real. Dentro de estos se encuentran las fotografías hemisféricas del dosel de la vegetación. Esta técnica puede ser utilizada para cualquier tipo de dosel y consiste en fotografías adquiridas por medio de un lente hemisférico (ojo de pez) debajo del dosel, orientado hacia el cenit (Rich, 1990). El uso de este tipo de lentes generalmente proporciona un ángulo de visión de 180°, lo que permite evaluar la fracción de apertura del dosel simultáneamente en múltiples ángulos cenitales, aumentando la exactitud de la técnica. En esencia, las fotografías hemisféricas proporcionan la proyección de una semiesfera en un plano, y proporcionan un registro permanente de la posición, el tamaño, la densidad y la distribución de aperturas en el dosel, lo que las convierte en una valiosa fuente de información (Jonckheere *et al.*, 2004).

Una de las grandes ventajas de las fotografías hemisféricas es que pueden proveer información adicional al IAF, tal como la fracción de aperturas del dosel en un rango de ángulos cenitales y otras métricas de la arquitectura del dosel. Además, las imágenes pueden ser almacenadas y archivadas para un uso posterior o para un nuevo análisis. Adicionalmente, es una técnica mucho más económica que las demás. Uno de los principales problemas que se han encontrado al usar esta técnica es la selección del

umbral óptimo de brillo para diferenciar el área foliar de las aperturas y producir así una imagen binaria. Sin embargo, para solucionar este problema han surgido diferentes tipos de programas especializados para el procesamiento de las imágenes. Otro de los problemas de esta técnica se refiere a las fuentes de error, debido a la gran cantidad de pasos a realizar, dado que pueden ocurrir errores durante cualquier etapa y se pueden ir acumulando e invalidar los resultados finales; por tanto, se requiere el uso de protocolos estrictos para no obtener resultados erróneos (Jonckheere *et al.*, 2004).

Unas de las principales deficiencias que se han reportado frecuentemente para este método es que generalmente subestima los valores de IAF (Mussche *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 1997; Martens *et al.*, 1993), además de que no distingue entre el componente foliar y otros elementos de la vegetación, tales como ramas y tallos (Jonckheere *et al.*, 2004). Para contrarrestar estas deficiencias, diversos estudios han desarrollado técnicas de calibración para corregir las estimaciones realizadas por instrumentos ópticos. Sin embargo, estas técnicas son afectadas por las características estructurales de los diferentes ecosistemas. Por lo tanto, estas herramientas deben ser utilizadas con precaución, especialmente en estimaciones relacionadas con la variabilidad temporal del IAF en BTS (Kalácska *et al.*, 2005). Sin embargo, pese a sus limitaciones, el método de fotografía hemisférica puede llegar a ser muy útil para caracterizar la variación estacional del IAF (Liu *et al.*, 2015). Adicionalmente, con los avances recientes en la fotografía digital de alta resolución, los cuales permiten obtener registros permanentes de la estructura del dosel de una forma más rápida y económica mediante imágenes que pueden ser procesadas rápidamente después de la adquisición, el método de la fotografía hemisférica ha adquirido mayor utilidad últimamente (Liu *et al.*, 2015; Poeschel *et al.*, 2012; Thimonier *et al.*, 2010).

Debido a las diferencias en los métodos de evaluación, en la literatura se reportan valores de IAF muy diversos. De este modo, Schulze (1982) encontró que el IAF para la mayoría de los biomas (aparte del desierto y tundra) oscila entre 3 y 19. Asimismo, Kozłowski *et al.* (1991) reportaron desde valores menores a 1 en ecosistemas áridos hasta valores cercanos a 20 en algunos rodales de coníferas. Sin embargo, los datos de IAF en el trópico son muy escasos (Medina y Klinge, 1983). En la base de datos mundiales de IAF sólo el 8% corresponde a regiones tropicales (Asner *et al.*, 2003), siendo los más escasos

los relacionados con estudios temporales de IAF en bosques secos (Kalácska *et al.*, 2005).

En los BTS se ha reportado que el IAF varía entre 0.5 y 8.9 (Martinuzzi *et al.*, 2012; Kalácska *et al.*, 2005; Kale *et al.*, 2005; Asner *et al.*, 2003; Maass *et al.*, 1995; Ewel, 1977). La amplia variación reportada en los valores de IAF ha sido explicada principalmente por las diferencias en la edad de sucesión y la composición de especies entre los sitios estudiados. Esta variación también se ha atribuido a factores como la altitud y la topografía (Huang *et al.*, 2013; Murphy y Lugo, 1986). Adicionalmente, Bullock y Solís, (1990) plantean que la variación encontrada puede atribuirse al microclima.

1.11 Producción de hojarasca

La biomasa sintetizada por las plantas retorna al suelo bajo forma de exudados radicales y foliares, o bajo la forma de materia orgánica, como son las hojas, ramas, frutos, flores, etc. La producción de hojarasca se define como la sumatoria de los detritos vegetales aéreos aportados al suelo durante un periodo de tiempo, expresados en peso seco. Allí se incluyen hojas, flores, frutos, ramas, entre otros (Vitousek, 1984; Newbould, 1967), y por lo regular se expresan en $\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ o en $\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Del Valle-Arango, 2003).

En los sistemas tropicales alrededor del 80% del total los bioelementos que ingresan al mantillo se derivan principalmente de la hojarasca (León-Rico, 2003). El aporte de nutrimentos de la hojarasca es muy relevante, pues constituye la principal fuente de recursos vitales para el suelo forestal (Isaac y Nair, 2006; Vitousek y Sanford, 1986).

La cantidad y naturaleza de la hojarasca tienen una importante relación con la formación, el desarrollo, la estabilidad y el mantenimiento de la fertilidad del suelo, de ahí que la cuantificación de su producción y composición sean importantes como una aproximación para comprender el ciclo de nutrientes en los bosques (Facelli y Pickett, 2008; Couteaux *et al.*, 1995). Las tasas de caída y descomposición de la hojarasca regulan los flujos de energía y la productividad primaria (Olson, 1963), por lo tanto, la producción de hojarasca frecuentemente ha sido utilizada como un índice que permite calcular la productividad primaria neta de una comunidad forestal.

Por otro lado, teniendo en cuenta que la mayoría de hojas, flores y frutos es reciclada anualmente, la cuantificación de la hojarasca es importante para el entendimiento de la fenología de los ecosistemas (Aryal *et al.*, 2015; de Jong, 2013; Vitousek, 1984). Adicionalmente, los estudios de hojarasca también pueden detectar sincronías entre ciclos biológicos y meteorológicos (Chapin y Eviner, 2005).

Las estimaciones de producción de hojarasca usualmente abarcan el uso de cestas o trampas de hojarasca distribuidas en el sotobosque. El objetivo es recolectar hojas durante un tiempo de por lo menos un año, para obtener una estimación de la producción aérea (Salas e Infante, 2006). Estas estimaciones son las únicas que no requieren cuantificar la densidad de los individuos. La forma y superficie de las cestas dependen de varios factores, sin embargo, generalmente se usan formas geométricas regulares considerando como preferibles las formas circulares dado que minimizan los efectos de borde (Renolfi *et al.*, 1986).

Este método tiene como ventajas que: no destruye el material bajo evaluación, no requiere estimación de la densidad de especies y permite el análisis estadístico de los resultados obtenidos. La principal desventaja de éste método es que requiere recolecciones frecuentes a lo largo del tiempo (Renolfi *et al.*, 1986).

Generalmente, la producción de hojarasca ha sido relacionada con los cambios fenológicos de las especies y con la periodicidad de la defoliación, fenómenos que dependen de la interacción de factores ambientales y la fisiología de las especies (Devineau, 1976; Vasicék, 1974). Trofymow *et al.* (1991) plantean que las características fisiológicas de las especies, por sí solas, no son suficientes para explicar las diferencias en la producción de hojarasca. Ésta puede estar influenciada por diferentes factores climáticos y edáficos (Caritat *et al.*, 2006; Pavón *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2004; Meentemeyer *et al.*, 1982; Bray y Gorham, 1964).

A escala global, la variación en la producción de hojarasca puede ser explicada por las variables climáticas, siendo la temperatura y la precipitación las principales variables consideradas como predictores (Lonsdale, 1988; Meentemeyer *et al.*, 1982). Sin embargo, dadas las diferencias fisiológicas y ecológicas entre las especies, la producción en algunos tipos de bosques puede estar más relacionada con la precipitación y en otros con

la temperatura (Liu *et al.*, 2004). En zonas áridas, donde el agua es el principal factor limitante, muchas especies responden al estrés hídrico reduciendo la superficie de transpiración a través de la pérdida de hojas (Strojan *et al.*, 1979). Asimismo, en cuanto a las características edáficas, Bray y Gorham (1964) afirman que las especies que viven en zonas con alta humedad edáfica presentan mayores tasas de producción que aquellas especies de sitios con sequías estacionales y baja humedad.

Diversos estudios han analizado diferentes factores que determinan los patrones de producción de hojarasca en los bosques tropicales. En BTS se ha reportado que la producción de hojarasca varía entre 2.5 y 8.65 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Kalácska *et al.*, 2005; Lawrence, 2005; Sundarapandian y Swamy, 1999; Maass *et al.*, 1995; Whigham *et al.*, 1990; Lugo *et al.*, 1978). La variación encontrada en la producción generalmente ha sido atribuida a factores como el tipo de formación vegetal, la densidad del arbolado, el área basal, la composición de especies, la herbivoría y la edad de la comunidad (Facelli y Pickett, 2008).

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Cuantificar el Índice de Área Foliar y la producción de hojarasca es necesario para entender procesos fundamentales del bosque tropical seco subcaducifolio, tales como el flujo de C y nutrientes en los bosques tropicales y su contribución a la atmósfera. Por tanto, en este trabajo se pretendió contestar las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿Cuál es la producción promedio anual de hojarasca y el IAF máximo promedio en un bosque tropical seco subcaducifolio?
2. ¿Cómo varía la producción anual de hojarasca y el IAF máximo entre zonas con diferente edad de sucesión en un bosque tropical seco subcaducifolio?
3. ¿Cómo varía la producción anual de hojarasca y el IAF máximo entre zonas con diferente posición topográfica en un bosque tropical seco subcaducifolio?
4. ¿Cuál es el patrón temporal de la producción de hojarasca y del IAF a lo largo de un año en un bosque tropical seco subcaducifolio?

5. ¿Existen diferencias en el patrón temporal de la producción de hojarasca y del IAF entre zonas con diferente edad de sucesión en un bosque tropical seco subcaducifolio?
6. ¿Existen diferencias en el patrón temporal de la producción de hojarasca y del IAF entre zonas con diferente posición topográfica en un bosque tropical seco subcaducifolio?

HIPÓTESIS

1. A medida que avanza el proceso de sucesión, la estructura fisionómica de la vegetación se hace más compleja, con una tendencia al incremento en la biomasa del sistema conforme incrementa la edad del bosque. Por lo tanto, se espera encontrar que la producción promedio anual de hojarasca y IAF máximo sean diferentes entre categorías de edad sucesional, con una tendencia a ser menores en la categoría de 3 a 5 años y mayores en la categoría de >60 años.
2. La topografía afecta la profundidad y la capacidad de retención de agua en el suelo. De este modo, los suelos que se encuentran en zonas de cerro son menos profundos y presentan mayor escorrentía, lo que resulta en una menor capacidad de retención de agua con respecto a los sitios que se encuentran en planicie. Dado que en los BTS la disponibilidad de agua es el principal limitante, se esperaría que en los sitios ubicados en zonas planas haya mayor biomasa que en los sitios ubicados en zonas de cerro y, por lo tanto, se espera encontrar que la producción promedio anual de hojarasca y el IAF máximo sean mayores en las zonas planas que en los cerros.
3. En los BTS, la disponibilidad de agua es marcadamente estacional. El déficit hídrico durante la temporada de sequía genera cambios en la vegetación, como una disminución drástica de la densidad y cobertura foliar, lo cual conlleva a una mayor producción de hojarasca durante esta época, con la consecuente disminución en el IAF. A su vez, estos cambios pueden verse influenciados por cambios en el microclima, como los que se observan durante el proceso de sucesión. Por lo tanto, se espera encontrar diferencias en el patrón estacional de la producción de hojarasca y el IAF entre categorías de edad sucesional. En

particular, se espera que la mayor pérdida de cobertura foliar, en términos de producción relativa de hojarasca, con la consecuente disminución del IAF durante la época seca corresponda a la categoría de menor edad de abandono, donde las condiciones microclimáticas son más extremas.

4. Teniendo en cuenta que los suelos ubicados en zonas de cerro tienen menor profundidad y capacidad de retención de agua, se espera encontrar diferencias en el patrón temporal de la producción de hojarasca y el IAF entre categorías de posición topográfica. En particular, se espera que las zonas ubicadas en cerros presenten la mayor producción relativa de hojarasca, con la consecuente disminución del IAF durante la época seca.

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar la dinámica temporal de la producción de hojarasca y el Índice de Área Foliar (IAF), y su relación con la edad de sucesión y la posición topográfica en un paisaje de bosque tropical seco en Yucatán.

Objetivos Específicos

1. Cuantificar y comparar la producción anual de hojarasca y el IAF máximo anual en cuatro categorías de edad sucesional y dos posiciones topográficas.
2. Determinar la dinámica temporal (estacional y mensual) de la producción de hojarasca y el IAF a lo largo de un año.
3. Evaluar el efecto de la edad de sucesión y la posición topográfica en la dinámica temporal de la producción de hojarasca y el IAF.
4. Identificar la relación existente entre los patrones temporales de la producción de hojarasca y el IAF con las variables ambientales.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

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



Figura 2.1 Ubicación del Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.

El clima está clasificado como cálido subhúmedo (Aw) con lluvias en verano y una marcada estación seca de noviembre a abril. Este tipo de clima presenta tres subtipos: Aw0, Aw1 y Aw2, siendo el subtipo Aw1 (cálido subhúmedo intermedio) el que domina en esta área. La temperatura promedio anual es de 26° C, y la precipitación promedio anual

oscila entre 1,138 y 1,440 mm (Brito, 2004), de la cual la mayor parte ocurre durante los meses comprendidos entre junio y octubre (Orellana *et al.*, 2009).

En la región se presentan dos periodos máximos de temperatura a lo largo del año. El primer periodo, denominado sequía preestival o de primavera, es considerado el más caluroso y abarca un periodo de dos a cuatro meses con un máximo de temperatura en el mes de mayo. El segundo periodo, denominado sequía intraestival o canícula, se presenta hacia el mes de septiembre, pero es aminorado por su coincidencia con el máximo de lluvias (Orellana *et al.*, 2009; Orellana *et al.*, 2003). La temporada lluviosa inicia entre los meses de mayo y junio, debido al desplazamiento de la celda anticiclónica atlántica Bermuda Azores y a la entrada de los vientos alisios. Adicionalmente, en este periodo se da la formación de gran número de ondas tropicales, tormentas tropicales o huracanes que atraviesan la región y agudizan las lluvias estivales (Orellana *et al.*, 2009; Orellana *et al.*, 2003). La temporada de nortes inicia hacia el final del mes de septiembre, con la llegada de los primeros frentes fríos a la región y finaliza en febrero cuando dichos frentes pierden frecuencia e intensidad. Por lo general, estos fenómenos están saturados de humedad y suelen depositar lluvia en la región, así como disminuir la temperatura (Orellana *et al.*, 2009; Orellana *et al.*, 2003). Cabe señalar que, debido a la interacción de diversos factores, las condiciones climáticas de la zona de estudio tienen una gran variabilidad interanual. De este modo, la duración e intensidad de cada una de las temporadas puede variar entre años (Márdero *et al.*, 2012; Orellana *et al.*, 2009; Orellana *et al.*, 2003).

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

El sitio de estudio consiste de parches de vegetación con diferente edad de sucesión tras un uso de agricultura tradicional (milpa) (Dupuy *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012). La vegetación predominante es de bosque tropical seco mediano subcaducifolio,

donde la mayoría de los árboles dejan caer sus hojas durante la temporada de sequía, pero hay muchos componentes siempre verdes y otros que sólo se defolian por un periodo corto, a veces de unas cuantas semanas. En consecuencia, esta comunidad presenta cierto verdor aún en las partes más secas del año (Miranda y Hernández, 1963). La altura del dosel de la vegetación madura varía de 13 a 18 m (Flores y Espejel 1994).

El diseño de este Sitio de Monitoreo Intensivo de carbono - SMIC consiste de 20 conglomerados de 1 ha (cada uno con 4 subparcelas de 0.04 ha) tipo Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) (Figura 2.2a) ubicados de manera sistemática estratificada dentro de un área de 9 km² alrededor de una torre de flujos. Esta área tiene una edad relativamente homogénea de alrededor de 60 años. Adicionalmente, cuenta con 12 conglomerados establecidos fuera de esta área, los cuales representan tres categorías de edad sucesional (años desde el último uso no forestal al comienzo de este estudio): 3 a 5 años, 10 a 17 años y 18 a 25 años, cuatro conglomerados por cada categoría (Figura 2.2b).

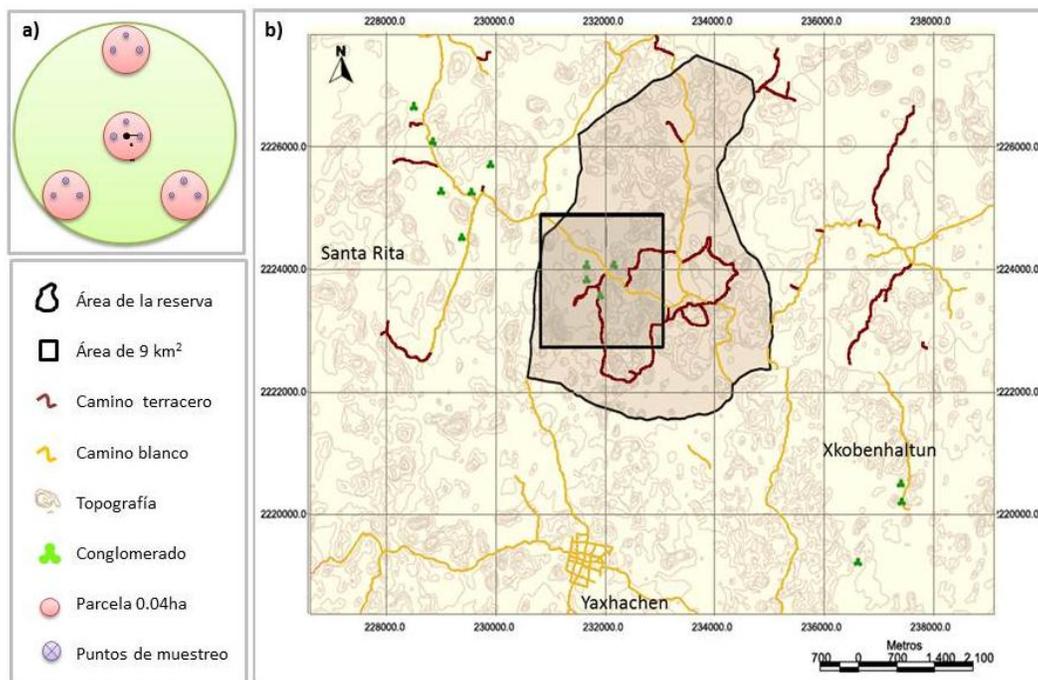


Figura 2.2 Distribución de a) las parcelas de 0.04 ha dentro de los conglomerados tipo Inventario Nacional Forestal y de Suelos, cada una con tres puntos de muestreo y b) los conglomerados en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Se señalan únicamente los conglomerados en los que se seleccionaron los sitios de muestreo para el presente estudio.

2.2 Selección de los sitios de muestreo

La elección de los sitios de muestreo se hizo conforme a los objetivos del proyecto “Fortalecimiento de la preparación REDD+ en México y fomento de la cooperación Sur-Sur”, dentro del cual se encuentra enmarcado el presente trabajo de investigación. De este modo, el estudio se llevó a cabo en 52 parcelas circulares de 0.04 ha ubicadas dentro de los conglomerados establecidos en el SMIC Yucatán. Para determinar la influencia de la edad sucesional y de la posición topográfica y su posible interacción en las variables estudiadas, se seleccionaron de uno a catorce sitios por combinación de los factores (Cuadro 2.1). La diferencia en el tamaño de muestra entre combinación de factores se debe principalmente al diseño del SMIC descrito anteriormente. Los criterios de selección de los sitios de muestreo fuera del área de 9 km² fueron: 1) que tuvieran la misma historia de uso de suelo: agricultura tradicional bajo el sistema de roza-tumba-quema. 2) que la edad de abandono fuera homogénea en toda el área de la parcela; la edad fue determinada por medio de entrevistas a los dueños o usuarios de los terrenos y 3) que tuvieran fácil acceso.

Cuadro 2.1 Características de las parcelas de 0.04 ha seleccionadas para determinar la influencia de la edad de sucesión y la posición topográfica en las variables de estudio.

Cantidad	Categoría de edad	Posición topográfica
10	3 – 5	Planicie
2	3 – 5	Cerro
11	10 – 17	Planicie
1	10 – 17	Cerro
7	18 – 25	Planicie
5	18 – 25	Cerro
2	> 60	Planicie
14	> 60	Cerro

Para determinar el efecto de la posición topográfica, los sitios fueron categorizados en Planicie (pendiente promedio entre 0 y 10%) y Cerro (pendiente promedio mayor a 10%). La estimación de las pendientes se realizó directamente en campo mediante un hipsómetro Vertex. Para tal fin, se identificó la orientación principal de la pendiente y se realizaron varios transectos de medición, iniciando desde la parte más baja de la

pendiente hasta la parte más alta, así como transectos perpendiculares a la pendiente principal. Los valores resultantes fueron promediados para cada parcela.

2.3 Estimación de la producción de hojarasca

Para determinar la producción de hojarasca, se emplearon trampas para la recolección de hojarasca. Cada trampa consistió en una sección circular de 80 cm de diámetro (0.5026 m² de área), ubicada a una altura de 80 cm sobre la superficie del terreno y elaborada con tela de malla fina para recolectar material vegetal pequeño y permitir, a su vez, la salida del agua de lluvia. En cada una de las parcelas seleccionadas, se ubicaron tres trampas en tres direcciones diferentes (Norte, Este y Oeste), cada una a 6 m de distancia del centro del sitio (Figura 2.2a).

La colecta de la totalidad del material depositado en cada trampa se realizó durante un año a intervalos mensuales a partir de octubre de 2013. Las muestras recolectadas en campo fueron puestas en bolsas de plástico debidamente rotuladas y posteriormente fueron trasladadas al Laboratorio de Ecología del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) para su procesamiento. Una vez en el laboratorio, las muestras se colocaron en bolsas de papel y fueron separadas en sus componentes (ramas, hojas y formas reproductivas como flores, frutos y semillas), en fracciones gruesas y finas (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2 Descripción de los componentes separados en las muestras de hojarasca.

Componente	Fracción	Detalle
Hojas	Gruesas	Se separaron con una malla de 0.8 cm de apertura, considerando las hojas que fueron retenidas por la malla.
	Finas	Hojas con tamaño menor a 0.8 cm, considerando aquellas que atravesaron la malla.
Ramas	Gruesas	Ramas con diámetro mayor o igual a 1 cm.
	Finas	Ramas con diámetro menor a 1 cm.
Estructuras Reproductivas		Flores, semillas, frutos, cáscaras de frutos.

Posteriormente, las fracciones separadas por componente fueron secadas a 70°C hasta llegar a peso constante (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990). Finalmente, se registró el peso seco por cada componente por medio de una balanza analítica de precisión.

Con los datos del peso seco de la hojarasca obtenidos en cada uno de los muestreos, se determinó la tasa de producción mensual de hojarasca, calculada mediante la siguiente ecuación (modificada de Honorio y Baker, 2010):

$$P = \frac{\text{Peso seco total de cada trampa (g)}}{\text{Área de la trampa (5026.56 cm}^2\text{)} \times \text{Intervalo de tiempo de colecta (días)}} \times \frac{10^8 \text{ cm}^2}{1 \text{ ha}} \times \frac{30 \text{ días}}{1 \text{ mes}} \times \frac{1 \text{ Mg}}{10^6 \text{ g}}$$

2.4 Estimación del Índice de Área Foliar

La estimación del Índice de Área Foliar se realizó por medio de dos métodos: un método directo y un método indirecto.

2.4.1 Estimación directa del IAF (IAF_{directo})

La estimación del IAF_{directo} se hizo por el método de colecta de hojarasca (Bréda, 2003). Para tal fin se utilizaron las muestras de hojas colectadas en las trampas de hojarasca mencionadas en el apartado anterior. Las hojas de la hojarasca fueron colectadas durante un año a intervalos mensuales a partir de octubre de 2013. El Área Foliar Específica promedio (AFE_{prom}) fue calculado a partir del registro de las especies presentes más representativas en cada trampa y en cada colecta, utilizando la información correspondiente al AFE proveniente de mediciones realizadas con anterioridad para otros estudios en la zona (Lucía Sanaphre Villanueva; Ana C. Nafarrate Hect, datos no publicados).

El IAF máximo anual (IAF_{máx}) para cada trampa se calculó dividiendo el valor total de masa seca acumulada durante todo el año entre el área de cada trampa y, posteriormente multiplicando el valor resultante por el AFE_{prom}.

Con base en el $IAF_{m\acute{a}x}$, para cada trampa se calculó el cambio temporal del IAF para cada mes de evaluación mediante el método propuesto por Liu *et al.* (2015). Para tal fin se calculó la disminución del IAF en cada trampa: a partir de la división de masa seca de las hojas colectadas entre el área de la trampa y posterior multiplicación por el AFE promedio de cada mes; posteriormente, estos valores fueron sustraídos al $IAF_{m\acute{a}x}$. Los valores resultantes fueron considerados como el IAF mensual. Los valores resultantes para el $IAF_{m\acute{a}x}$ y para el IAF mensual calculados para las trampas de hojarasca fueron promediados para cada parcela.

2.4.2 Estimación indirecta del IAF ($IAF_{\acute{o}ptico}$)

La estimación indirecta del IAF se realizó por el método de fotografías hemisféricas digitales con una cámara fotográfica digital Canon PowerShot G12 y un lente de ojo de pez Raynox DCR CF 187 PRO. La toma de las fotografías hemisféricas se realizó en las mismas fechas de la colecta de hojarasca y utilizando como referencia los mismos puntos en los que se ubicaron las trampas para la recolección de hojarasca. Para tal fin, se siguió el siguiente protocolo: 1) Con la ayuda de una brújula, la cámara se ubicó de modo tal que la parte superior quedara orientada hacia el norte. 2) Por medio de un trípode, se ubicó la cámara de modo tal que la unión entre la cámara y el lente quedara a una altura de 1 m del suelo. 3) Para evitar errores de inclinación, la cámara se alineó al cenit por medio de un nivelador tubular de tres burbujas. 4) En cuanto a la configuración de la cámara, se verificó que ésta tuviera desactivado tanto el flash como el zoom, y que se encontrara activada la sensibilidad ISO 200. 5) Con el propósito de evitar la toma de fotografías durante la posición cenital del sol, la toma se realizó en horarios matutinos y/o vespertinos, en los cuales el sol se encontrara en una posición baja. En cada uno de los puntos se tomaron 3 fotografías con tres exposiciones distintas (-1, 0 y +1), sin embargo, para esta tesis únicamente se analizaron las fotografías tomadas en exposición automática (0).

Un paso clave en el análisis de las fotografías hemisféricas es la diferenciación entre la vegetación y las aperturas para producir así una imagen binaria. Este proceso puede realizarse en forma manual o automática. Sin embargo, diversos autores han reportado

que la binarización manual puede ser una fuente importante de error, ya que es arbitraria y subjetiva y, en consecuencia, sugieren que método automático como la mejor opción para un uso rápido, fiable y objetivo de las fotografías hemisféricas en la estimación del IAF (Inoue *et al.*, 2011; Cescatti, 2007; Jonckheere *et al.*, 2005; Nobis y Hunzinker, 2005). Tomando esto en consideración, en el presente estudio el procesamiento y análisis de las fotografías se realizó mediante el Software especializado Hemisfer 1.5.3 © de Patrick Schelpi WSL Birmensdorf, CH (Schleppi *et al.*, 2007). Este software calcula el IAF a partir de la distribución de la fracción de aperturas en el dosel de la vegetación. Inicialmente, Hemisfer © binariza las fotografías hemisféricas utilizando el algoritmo de Nobis y Hunzinker, (2005), clasificando cada pixel de la fotografía en blanco (cielo) o negro (vegetación) mediante el establecimiento automático de un umbral de luminosidad, el cual es identificado a partir de gradientes de color entre pixeles cercanos (Thimonier *et al.*, 2010). La proporción entre el número de pixeles blancos y el número total de pixeles de la fotografía corresponde a la fracción de aperturas del dosel. Posteriormente, el software calcula el promedio del número de veces (número de contactos) que un rayo de luz podría tocar el dosel de la vegetación al viajar una distancia igual al espesor de este dosel. Finalmente, estos valores son integrados para calcular el IAF (Hemisfer, 2014).

2.4.2.1 Corrección de las estimaciones del IAF_{óptico}

Los métodos ópticos consideran en sus estimaciones tanto material leñoso (ramas y tallos) como hojas, por lo que la contribución de este material leñoso debe ser considerada en estas estimaciones (Mason *et al.*, 2012; Jonckheere *et al.*, 2004; Chen *et al.*, 1997). Adicionalmente, los métodos ópticos asumen que las hojas están distribuidas aleatoriamente en el espacio. Teniendo esto en cuenta, se calculó el IAF_{efectivo} mediante la siguiente ecuación:

$$IAF_{efectivo} = \frac{IAF_{óptico}(1 - \alpha)}{\Omega}$$

donde α corresponde a la tasa de contribución del material leñoso al IAF_{óptico} y Ω se refiere al índice de agrupamiento del follaje (Leblanc y Chen, 2001).

Frecuentemente, en bosques deciduos, la contribución del material leñoso a las estimaciones ópticas del IAF es removida mediante el cálculo del Índice de Área Leñosa (IAL) utilizando el mismo método de fracción de aperturas del dosel durante los periodos en los que hay mayor pérdida foliar y posteriormente estos valores son restados a los valores del $IAF_{\text{óptico}}$. Este método asume que la cantidad del material leñoso no cambia durante el año, aunque la contribución de este material leñoso si cambia estacionalmente. Esto debido a que durante el pico de la estación de crecimiento parte del material leñoso (generalmente ramas pequeñas) se encuentra encubierto por las hojas y se va haciendo visible con la pérdida foliar (Liu *et al.*, 2015; Eriksson *et al.*, 2005; Kucharik *et al.*, 1998). Teniendo en cuenta lo anterior y que en la zona de estudio no toda la vegetación es decidua, en el presente estudio, la contribución del material leñoso al $IAF_{\text{óptico}}$ se calculó utilizando el método sugerido por Liu *et al.* (2015). Para tal fin se emplearon las fotografías que fueron obtenidas durante el mes de abril de 2014, el cual en el presente estudio fue el mes en el que la pérdida foliar fue mayor. Estas fotografías fueron copiadas y editadas mediante el software CorelDRAW Graphics Suite X7 ®, reemplazando los pixeles correspondientes a ramas pequeñas y a hojas por pixeles del color del cielo, dejando únicamente los tallos en las fotografías. Posteriormente, estas fotografías fueron procesadas nuevamente en el software Hemisfer 1.5.3 © y los valores resultantes fueron considerados como la contribución del material leñoso y fueron utilizados para calcular α mediante la división de estos entre los valores del $IAF_{\text{óptico}}$.

Es ampliamente reconocido que la distribución de las hojas en el dosel de la vegetación generalmente se encuentra agrupada en distintas estructuras y que si el índice de agrupamiento del follaje Ω es significativo, las estimaciones de IAF mediante métodos ópticos pueden conllevar a subestimaciones (Liu *et al.*, 2015; Eriksson *et al.*, 2005; Kucharik *et al.*, 1998; Chen y Black, 1992). Sin embargo, debido al elevado número de especies en la zona de estudio, tal como lo sugerido por Kalácska *et al.* (2005), en el presente estudio se consideró este índice de agrupamiento del follaje como $\Omega=1$.

Los valores resultantes, una vez efectuada la corrección de las estimaciones ópticas, fueron promediados para cada parcela en cada colecta. Estos valores fueron considerados como el cambio temporal del IAF. Para calcular el $IAF_{\text{máx}}$, los valores correspondientes a los meses de octubre y noviembre de 2013 y septiembre de 2014

fueron promediados para cada parcela. Estos meses se consideraron como aquellos en los que el dosel de la vegetación se encuentra plenamente desarrollado.

2.5 Análisis de datos

El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo en dos fases: una fase exploratoria y una inferencial. Durante la primera fase, se realizaron gráficos y se calcularon los parámetros estadísticos descriptivos que permitieran representar y caracterizar el comportamiento de los datos. En la segunda fase se realizaron las pruebas estadísticas correspondientes para realizar inferencias a partir de los resultados obtenidos. Todos los análisis estadísticos se realizaron mediante el software SPSS 16.0 (SPSS Inc., 2007).

Para la estimación de la dinámica de la producción de hojarasca y del IAF cada parcela de 0.04 ha fue considerada como unidad de muestreo, cada una con tres pseudoréplicas (puntos de muestreo). Los datos de las pseudoréplicas fueron promediados para cada unidad de muestreo. A partir de estos datos, se evaluó estadísticamente el efecto de la edad de sucesión, la posición topográfica y la estacionalidad ($\alpha=0.05$) en las variables de estudio.

Para evaluar si existen diferencias significativas de las variables de respuesta (producción de hojarasca e IAF) en función de los factores (edad sucesional y condición topográfica), así como la posible interacción entre los factores, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores. El primer factor corresponde a la categoría de edad sucesional y tiene cuatro niveles (3-5, 10-17, 18-25 y >60 años). El segundo factor corresponde a la posición topográfica y cuenta con dos niveles (planicie y cerro). Para tal fin, para cada unidad de muestreo se calculó la producción anual de hojarasca mediante la sumatoria de la producción mensual de las doce colectas y el IAF máximo. Para validar el análisis, se verificó que los datos cumplieran los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En caso de que los datos no cumplieran con el supuesto de la homocedasticidad, se realizó un ajuste de Brown & Forsythe.

Para evaluar la influencia de la estacionalidad y su posible interacción con la edad de sucesión y la posición topográfica en las variables de estudio, se utilizaron los datos

mensuales de producción de hojarasca e IAF. Dado que los datos se tomaron en las mismas unidades de muestreo en varios periodos de tiempo y, por lo tanto, están correlacionados temporalmente, se realizó un análisis de varianza bajo el enfoque de medidas repetidas. Para tal fin, se utilizaron dos diseños distintos. En el primer diseño, se eligió como factor intra-objetos el tiempo con doce niveles, correspondientes a los meses estudiados (octubre de 2013 a septiembre de 2014) y como factores inter-objetos la categoría de edad sucesional con cuatro niveles (3-5, 10-17, 18-25 y >60 años) y la posición topográfica con dos niveles (planicie y cerro). En el segundo diseño, se eligió como factor intra-objetos el tiempo, pero esta vez considerando la temporada en la que se realizó cada muestreo (lluvia, nortes y sequía) y como factores inter-objetos los mismos considerados en el primer diseño. Para validar el análisis, se verificó que los datos cumplieran los supuestos de normalidad y esfericidad. En caso de que los datos no cumplieran con el supuesto de la esfericidad, se realizó un enfoque combinado con: un ajuste de Greenhouse & Geisser y un ajuste de Huynh & Feldt con la prueba univariada y una prueba multivariada de F. Posteriormente, para aquellos casos en los que se encontraron diferencias significativas, se realizaron pruebas post-hoc de Tukey para determinar qué grupos se diferencian entre sí (Sokal y Rohlf, 1995).

Adicionalmente, se utilizó regresión lineal múltiple para relacionar los resultados de la dinámica estacional de la producción de hojarasca y el IAF con variables climáticas de la estación meteorológica ubicada en el SMIC Yucatán. Para este análisis se seleccionaron aquellas variables que podrían tener un efecto en la producción de hojarasca y el IAF: 1) temperatura promedio (°C), 2) precipitación total (mm), 3) velocidad del viento promedio (mph), 4) evapotranspiración total (mm) y 5) Déficit de Presión de Vapor promedio (kPa). En este análisis, para cada una de las variables climáticas, se promediaron todos los valores de los días comprendidos en el periodo de cada colecta; es decir, el periodo entre una colecta y otra. Los valores de producción de hojarasca e IAF promediados por cada colecta para toda el área de estudio.

CAPÍTULO III

RESULTADOS

3.1 Comparación entre métodos de estimación del IAF

El $IAF_{m\acute{a}x}$ anual estimado en forma directa ($IAF_{directo}$) varió entre 0.970 y 7.833, con un promedio de 5.435 ± 0.195 , mientras que el estimado en forma indirecta ($IAF_{\acute{o}ptico}$) varió entre 0.458 y 2.490, con un promedio de 2.109 ± 0.057 . La contribución del material leñoso varió entre 0.161 (23.1%) y 0.765 (37.7%), con un valor promedio de 0.583 ± 0.014 (28.1%). Una vez removida dicha contribución de las estimaciones indirectas, el $IAF_{efectivo}$ varió entre 0.298 y 1.833, con un promedio de 1.525 ± 0.046 .

La Figura 3.1 representa las estimaciones del $IAF_{m\acute{a}x}$ anual mediante fotografías hemisféricas ($IAF_{efectivo}$) y colecta de hojarasca ($IAF_{directo}$). Se encontró una relación significativa ($R^2=0.815$; $p<0.0001$) entre el $IAF_{directo}$ y el $IAF_{efectivo}$. Sin embargo, se observó que el $IAF_{efectivo}$ es entre 60.4 y 78.1% menor que el $IAF_{directo}$ en todos los sitios de estudio.

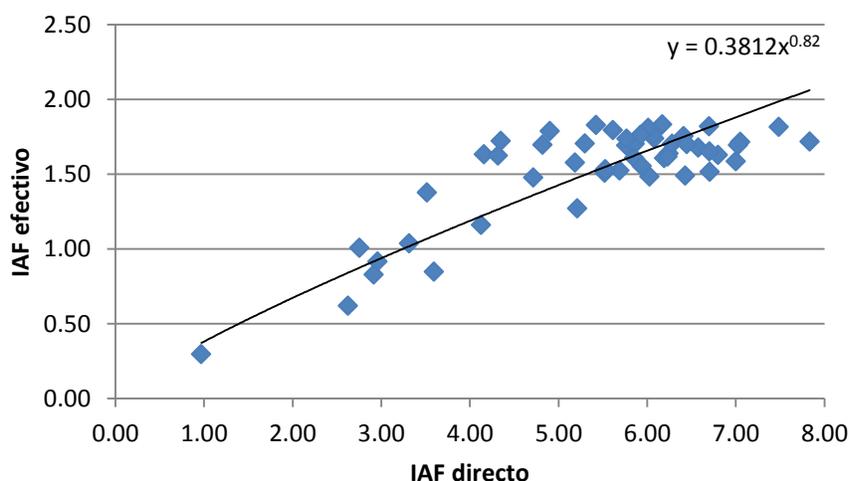


Figura 3.1 Estimación directa e indirecta del Índice de Área Foliar máximo anual en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.

La Figura 3.2 representa las estimaciones del $IAF_{m\acute{a}x}$ mensual mediante las dos metodologías utilizadas. Se evidenció que ambos métodos permiten observar el mismo patrón temporal del IAF.

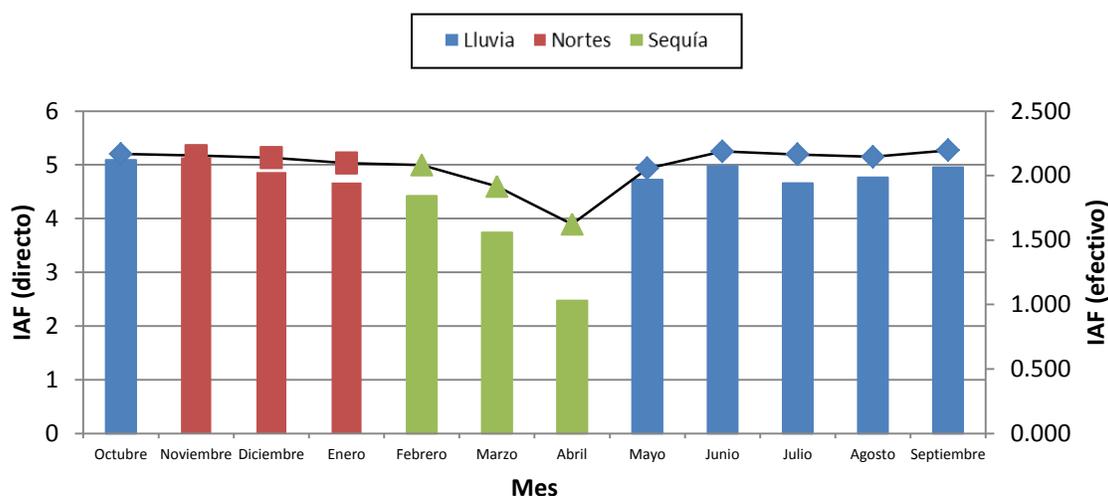


Figura 3.2 Estimación directa (barras) e indirecta (línea) del IAF mensual en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.

Debido a que la diferencia encontrada entre ambos métodos es bastante grande y teniendo en cuenta que los métodos de estimación directos son considerados más precisos y confiables que los indirectos, para los apartados subsiguientes de esta tesis sólo se tomaron en cuenta las estimaciones del IAF realizadas por el método directo.

3.2 Producción anual de hojarasca e IAF máximo anual

La producción promedio anual de hojarasca en el SMIC Yucatán fue de $6.089 \pm 0.226 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. El componente de mayor contribución a la producción total de hojarasca fue hojas, del cual la fracción gruesa aportó un promedio de $3.552 \pm 0.132 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, correspondiente al 58.34%, y la fracción fina $1.152 \pm 0.085 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, correspondiente al 18.92%, para un total de 77.26%. Las ramas constituyeron el segundo componente con un aporte promedio de $0.997 \pm 0.054 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (16.38%) y $0.078 \pm 0.027 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (1.29%) de las fracciones fina y gruesa, respectivamente, para un total de 17.67%. Las estructuras reproductivas aportaron la menor cantidad con $0.309 \pm 0.036 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en promedio, correspondiente al 5.07%. El $\text{IAF}_{\text{máx}}$ promedio para el área de estudio fue de 5.434 ± 0.195 .

3.3 Influencia de la edad sucesional en la producción de hojarasca y el IAF

Los patrones de producción de hojarasca y de IAF por categoría de edad de sucesión se presentan en la Figura 3.3. La producción promedio anual de hojarasca fue significativamente diferente entre categorías de edad de sucesión ($F_{0.05 [3,44]}=8.261$; $p=0.0002$), siendo menor en la categoría de 3 a 5 años ($4.221\pm 0.580 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en promedio) que en las demás categorías (6.533 ± 0.260 a $6.816\pm 0.308 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), las cuales fueron estadísticamente similares entre sí. Del mismo modo, el IAF presentó diferencias significativas entre categorías de edad ($F_{0.05 [3,44]}=5.262$; $p=0.0034$), siendo la categoría de menor edad (3 a 5 años) la que registró un valor menor (3.994 ± 0.593) que las demás categorías de edad (5.646 ± 0.251 a 6.152 ± 0.160).

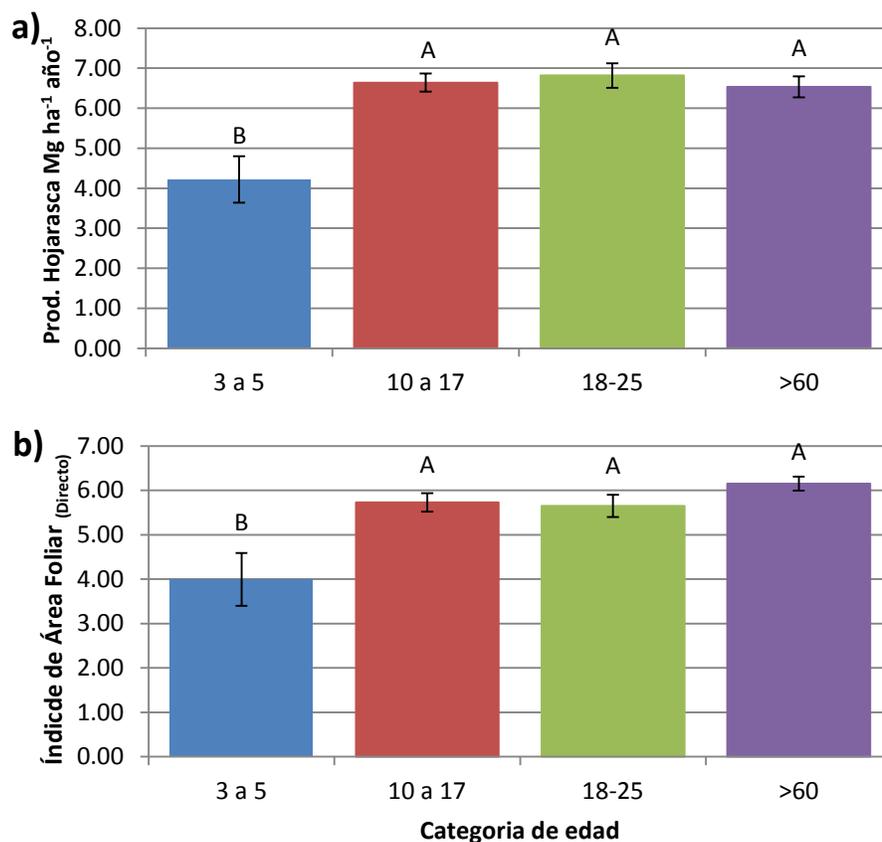


Figura 3.3 Influencia de la edad de sucesión en a) la producción anual de hojarasca y b) el Índice de Área Foliar (IAF) máximo en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Las barras representan valores promedio y las líneas verticales representan $\pm EE$. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba *post hoc* de Tukey). $\alpha=0.05$.

En cuanto a la producción promedio anual de los componentes de la hojarasca por categoría de edad de sucesión, la categoría de 3 a 5 años presentó valores significativamente menores que las demás categorías de edad para los componentes hojas ($F_{0.05 [3,44]}=5.905$; $p= 0.0018$) y ramas ($F_{0.05 [3,44]}=12.961$; $p= <0.0001$). No se encontraron diferencias en la producción del componente estructuras reproductivas ($F_{0.05 [3,44]}=0.327$; $p= 0.8057$) (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1 Producción promedio anual de los componentes de la hojarasca ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en diferentes categorías de edad de sucesión en el SMIC Yucatán. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha=0.05$. Valores en paréntesis representan $\pm\text{EE}$.

Componente	3 a 5	10 a 17	18 a 25	>60
Hojas	3.492 ^a (0.465)	5.263 ^b (0.191)	5.033 ^b (0.259)	4.949 ^b (0.155)
Ramas	0.515 ^a (0.101)	1.115 ^b (0.054)	1.419 ^b (0.083)	1.209 ^b (0.104)
Est. Rep	0.213 ^a (0.035)	0.261 ^a (0.027)	0.364 ^a (0.078)	0.375 ^a (0.093)

La contribución proporcional de los componentes de la hojarasca entre categorías de edad de sucesión se presenta en la Figura 3.4. En las cuatro categorías de edad, el componente de mayor contribución a la producción total de hojarasca fue las hojas, seguido del componente ramas. Se encontraron diferencias significativas en la contribución proporcional del componente hojas entre categorías de edad ($F_{0.05 [3,44]}=5.789$; $p= 0.0020$), siendo menor en la categoría de 18 a 25 años (73.75%), seguido de las categorías >60 y 10 a 17 años (76.30% y 79.25%, respectivamente) y mayor en la categoría de 3 a 5 años (83.25%). Asimismo, se encontraron diferencias significativas en la contribución proporcional del componente ramas ($F_{0.05 [3,44]}=15.304$; $p= <0.0001$), siendo menor en la categoría de 3 a 5 años (11.23%), seguido de las categorías 10 a 17 años y >60 (16.82% y 18.25%, respectivamente) y mayor en la categoría de 18 a 25 años (20.86%). El componente estructuras reproductivas fue el de menor contribución (entre 3.92% y 5.75%), siendo estadísticamente similar entre las cuatro categorías de edad ($F_{0.05 [3,44]}=0.304$; $p= 0.8225$).

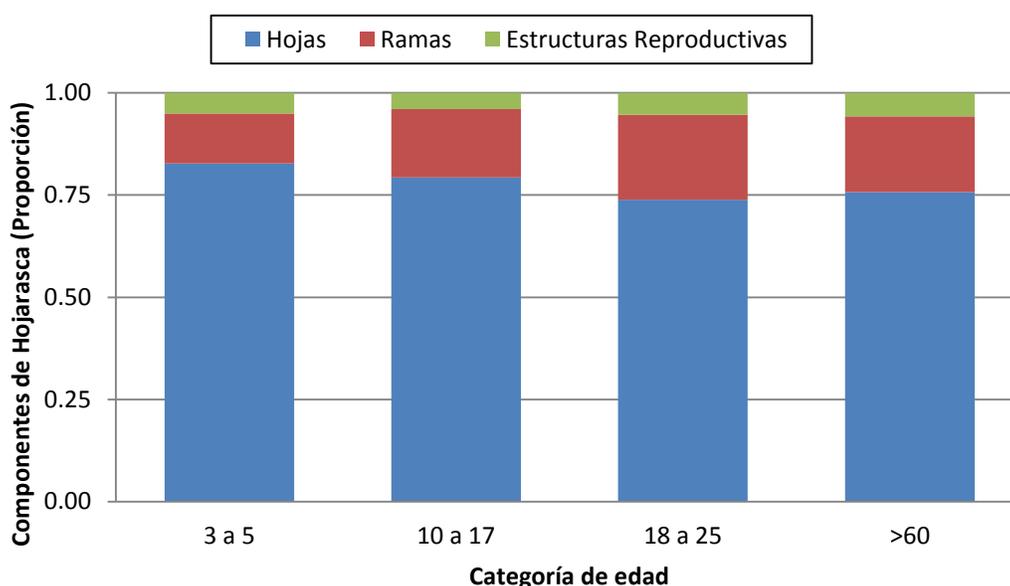


Figura 3.4 Contribución proporcional de los diferentes componentes de la hojarasca entre categorías de edad de sucesión registradas en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.

3.4 Influencia de la posición topográfica en la producción de hojarasca y el IAF y su interacción con la influencia de la edad sucesional

Tal como se evidencia en la Figura 3.5, no se encontraron diferencias significativas en la producción promedio anual de hojarasca entre las dos categorías de posición topográfica ($F_{0.05 [1,44]}=0.0001$; $p= 0.9930$) ni en el $IAF_{m\acute{a}x}$ ($F_{0.05 [1,44]}=0.1813$; $p= 0.6723$). Asimismo, no se encontraron diferencias en la producción promedio anual para ninguno de los componentes de la hojarasca por posición topográfica (Hojas: $F_{0.05 [1,44]}=0.003$; $p= 0.9599$. Ramas: $F_{0.05 [1,44]}=0.246$; $p= 0.6225$. Estructuras reproductivas: $F_{0.05 [1,44]}=0.618$; $p= 0.4359$).

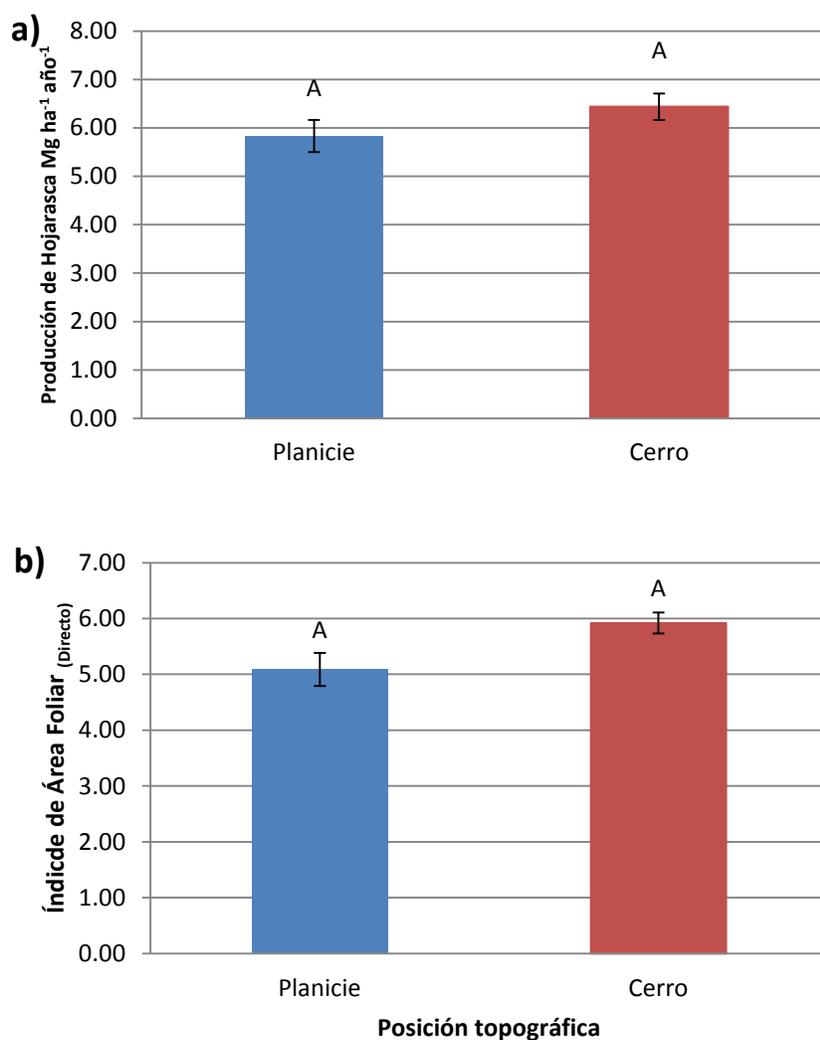


Figura 3.5 Influencia de la posición topográfica en a) la producción anual de hojarasca y b) el Índice de Área Foliar (IAF) máximo en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México con una prueba *post hoc* de Tukey. Barras representan valores promedio. Líneas verticales representan \pm EE. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha=0.05$.

La contribución proporcional de los componentes de la hojarasca entre categorías de posición topográfica se presenta en la Figura 3.6. En las dos categorías el componente de mayor contribución a la producción total de hojarasca fue las hojas (entre 76.0% y 78.2%), seguido del componente ramas (entre 17.2% y 18.2%), siendo el componente estructuras reproductivas el de menor contribución (entre 4.6% y 5.7%). No se encontraron diferencias significativas en la contribución proporcional de cada uno de los componentes

entre categorías de posición topográfica (Hojas: $F_{0.05 [1,44]}=0.003$; $p= 0.9599$. Ramas: $F_{0.05 [1,44]}=0.246$; $p= 0.6225$. Estructuras reproductivas: $F_{0.05 [1,44]}=0.618$; $p= 0.4359$).

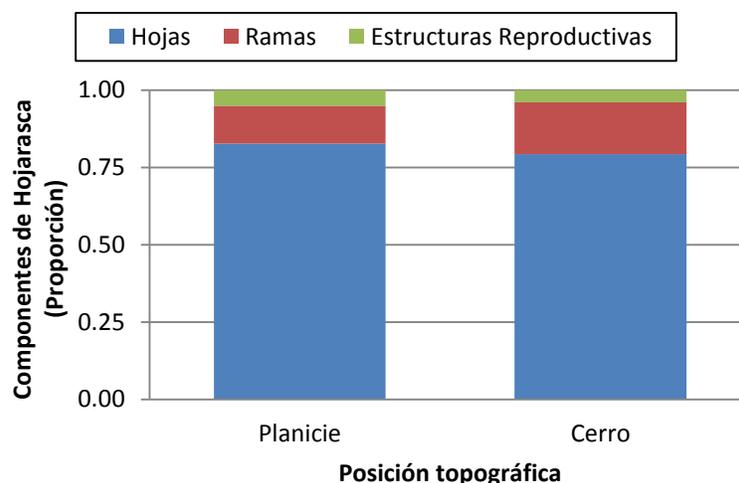


Figura 3.6 Contribución proporcional de los diferentes componentes de la hojarasca entre categorías de posición topográfica registrados en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.

Adicionalmente, la prueba estadística señaló que no hay un efecto de la interacción entre las categorías de edad de sucesión y las categorías de posición topográfica ni para la producción promedio anual de hojarasca ($F_{0.05 [3,44]}=1.118$; $p= 0.3520$) ni para el IAF_{máx} ($F_{0.05 [3,44]}=0.675$; $p= 0.5721$).

3.5 Dinámica temporal de la producción de hojarasca y el IAF e influencia de la edad sucesional y la posición topográfica

En la Figura 3.7 se presenta la dinámica temporal de a) la producción de hojarasca y b) el IAF entre categorías de edad sucesional. Se evidenció que la mayor producción de hojarasca, se presentó en la temporada de sequía, correspondiendo al 54%, 62%, 61.1% y 58% de la producción total anual para las categorías de edad 3 a 5, 10 a 17, 18 a 25 y >60 años, respectivamente, con la consecuente disminución en el IAF.

La prueba estadística señaló diferencias significativas para la producción de hojarasca entre las temporadas de estudio ($F_{0.05 [2,88]}=255.240$; $p= <0.001$), así como la interacción

entre las temporadas de estudio y las categorías de edad de sucesión ($F_{0.05 [6,88]}=11.325$; $p= <0.001$), esta última debido a que para las temporadas lluvia y nortes no hubo diferencias significativas entre categorías de edad, mientras que para la temporada de sequía la categoría de 3 a 5 años de edad de sucesión fue significativamente menor a las otras categorías de edad. Asimismo, señaló diferencias significativas para el IAF entre las temporadas de estudio ($F_{0.05 [2,88]}=286.871$; $p= <0.001$) y la interacción entre las temporadas de estudio y las categorías de edad de sucesión ($F_{0.05 [6,88]}=10.835$; $p= <0.001$).

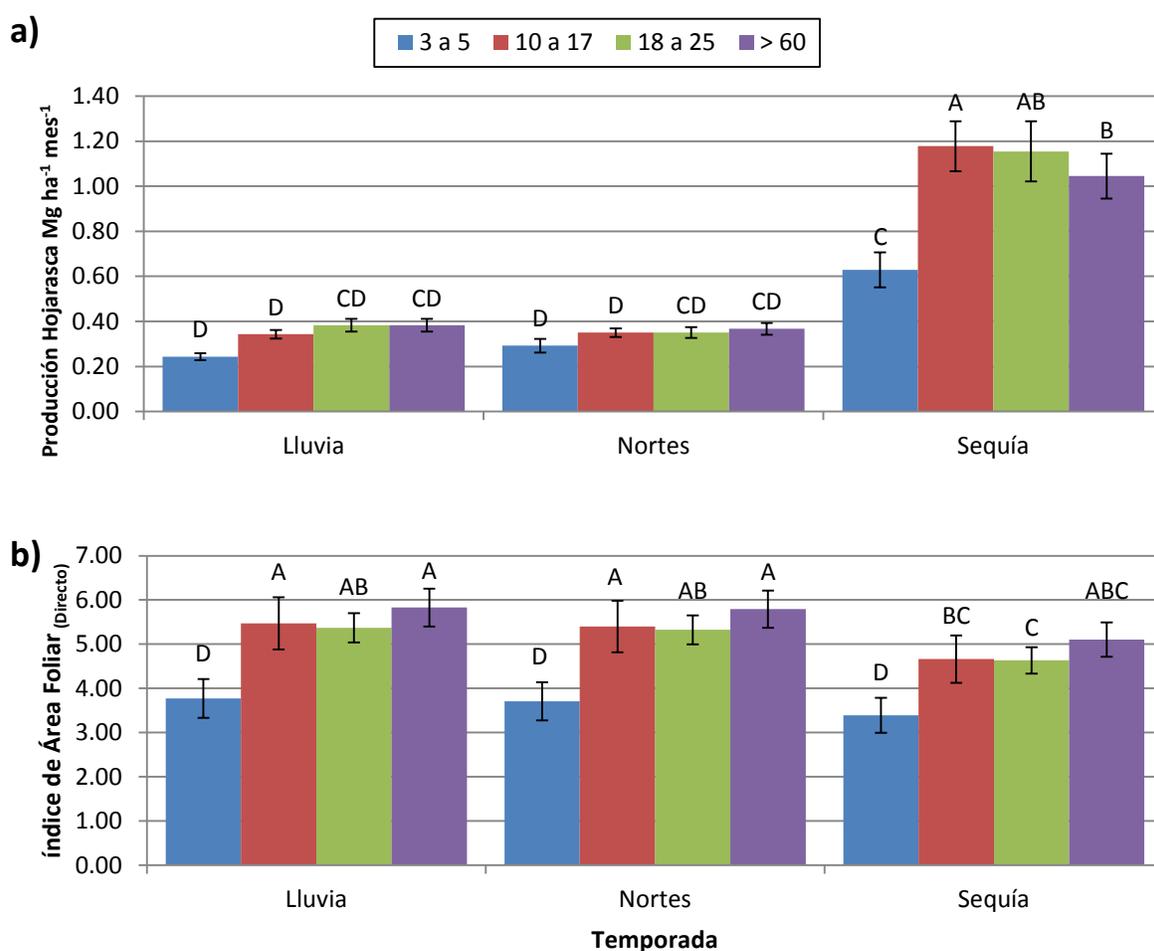


Figura 3.7 Dinámica temporal de a) producción mensual de hojarasca y b) Índice de Área Foliar (IAF) entre categorías de edad de sucesión en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Las barras representan valores promedio y las líneas verticales representan $\pm EE$ Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba *post hoc* de Tukey). $\alpha=0.05$.

En la Figura 3.8 se presenta la dinámica de la producción de hojarasca y el IAF entre categorías de posición topográfica. Se evidenció que la mayor producción de hojarasca, se presentó en la temporada de sequía, correspondiendo al 57.5% y 63.8% de la producción total anual para las categorías de pendiente planicie y cerro, respectivamente, con la consecuente disminución en el IAF.

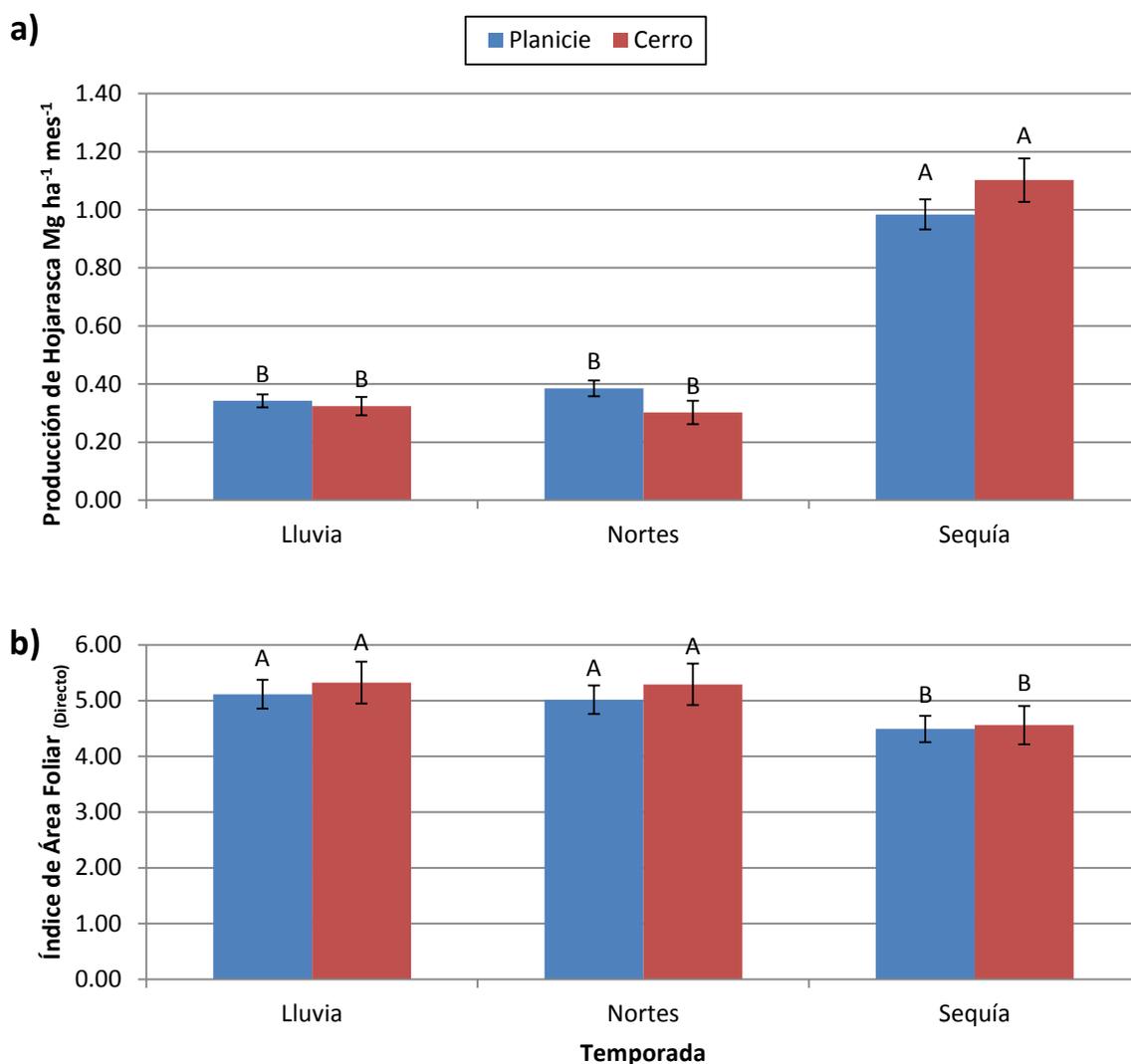


Figura 3.8 Dinámica temporal de a) producción mensual de hojarasca y b) Índice de Área Foliar (IAF) entre categorías de posición topográfica en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Las barras representan valores promedio y las líneas verticales representan \pm EE. Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba *post hoc* de Tukey). $\alpha=0.05$.

Se encontró un efecto significativo de la interacción entre las temporadas de estudio y las categorías de posición topográfica para la producción de hojarasca ($F_{0.05 [2,88]}=4.056$; $p=0.021$), dado que para las temporadas lluvia y nortes la producción de hojarasca fue mayor en planicie, mientras que para la temporada de sequía hubo mayor producción en cerro. Del mismo modo, hubo un efecto de la interacción entre las temporadas de estudio y las categorías de posición topográfica para el IAF ($F_{0.05 [2,88]}=5.439$; $p=0.006$)

3.6 Dinámica mensual de la producción de hojarasca y el IAF y su relación con las variables ambientales

La producción promedio mensual de hojarasca en el SMIC Yucatán durante el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 fue de 0.507 ± 0.019 Mg ha⁻¹ mes⁻¹, y el Índice de Área Foliar (IAF) promedio mensual fue de 4.986 ± 0.179 . En general, se observó que durante todo el periodo de estudio hubo producción de hojarasca, con la consecuente disminución en el IAF (Figura 3.9).

La producción mensual de hojarasca mostró un patrón unimodal, con un gran pico entre marzo y abril, el cual comprendió el 42.4% del total de la producción anual. La menor producción de hojarasca se presentó en el mes de septiembre de 2014, con un promedio de 0.217 ± 0.011 Mg ha⁻¹, y la mayor producción en el mes de abril de 2014 con un promedio de 1.707 ± 0.094 Mg ha⁻¹, mientras que el mayor IAF promedio mensual se presentó en el mes de septiembre de 2013, con un promedio de 5.271 ± 0.192 , y el menor valor se presentó en el mes de abril de 2014, con un promedio de 3.897 ± 0.138 .

El mes de estudio tuvo un efecto significativo en la producción promedio mensual de hojarasca ($F_{0.05 [11,484]}=112.227$; $p < 0.0001$), así como para los distintos componentes (Hojas: $F_{0.05 [11,484]}=119.406$; $p < 0.0001$; Ramas: $F_{0.05 [11,484]}=23.045$; $p < 0.0001$; Estructuras reproductivas: $F_{0.05 [11,484]}=3.738$; $p < 0.0001$). Del mismo modo, se encontró un efecto significativo en el IAF promedio mensual ($F_{0.05 [11,484]}=110.202$; $p < 0.0001$).

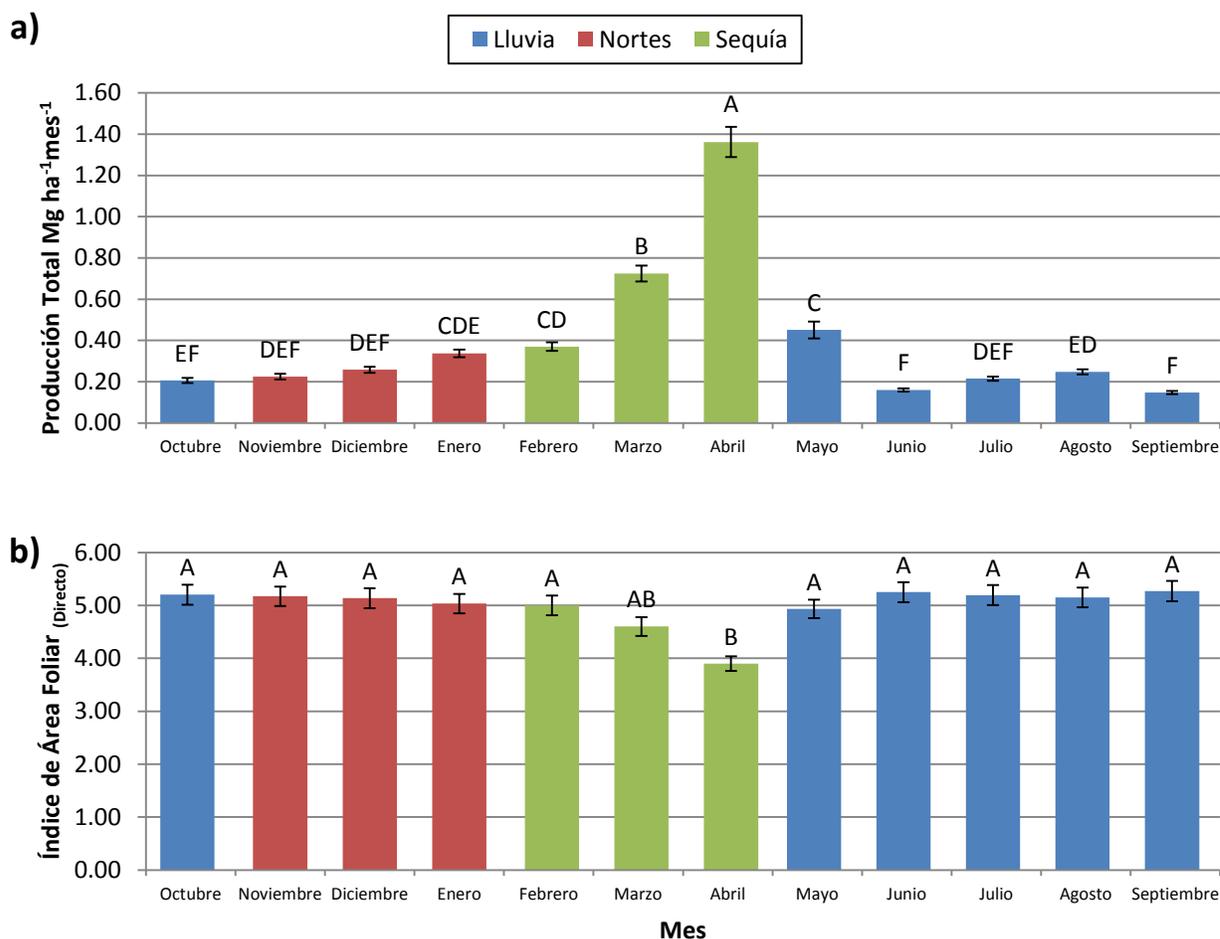


Figura 3.9 Dinámica mensual de a) producción de hojarasca y b) Índice de Área Foliar (IAF) en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Barras representan valores promedio. Líneas verticales representan \pm EE. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha=0.05$.

En general, el patrón de producción promedio mensual de los diferentes componentes de la hojarasca coincidió con el de la producción total, con mayores cantidades entre marzo y mayo de 2014. La fracción foliar, por ser cuantitativamente el componente de mayor aporte a la producción total de hojarasca, presentó un comportamiento bastante similar al de la producción total de hojarasca. Para el componente ramas, se evidenció un segundo pico de producción hacia el mes de agosto de 2014. En cuanto al componente estructuras reproductivas, el mayor pico de producción se encontró entre abril y mayo, con un segundo pico de producción en el mes de agosto de 2014 siendo este pico más marcado que para el componente ramas (Figura 3.10).

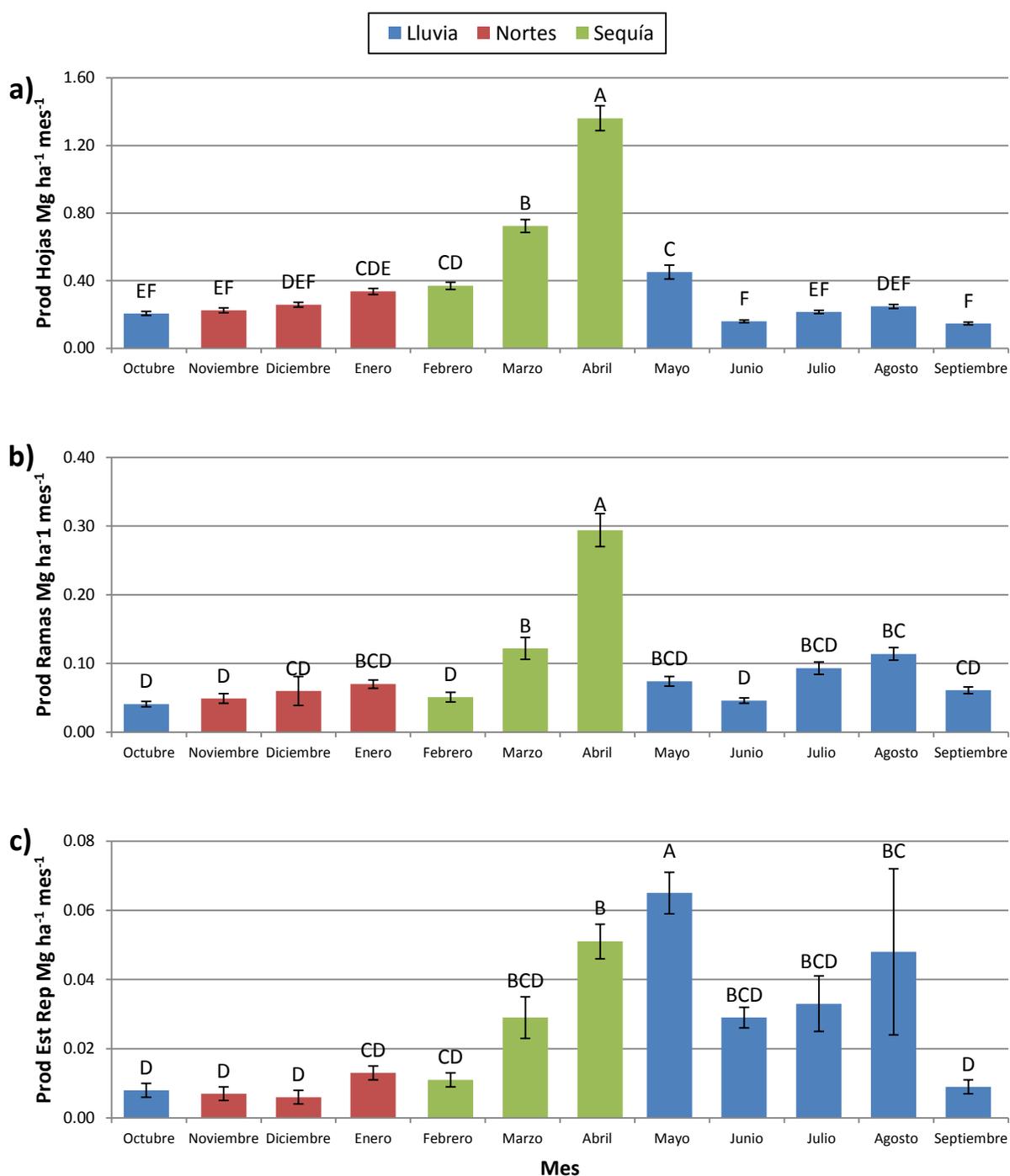


Figura 3.10 Producción mensual de hojarasca por componente a) hojas, b) ramas y c) estructuras reproductivas en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México. Barras representan valores promedio. Líneas verticales representan \pm EE. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha=0.05$.

La contribución proporcional de los componentes de la hojarasca entre los meses de estudio se representa en la Figura 3.11. Durante todo el periodo de estudio, el componente que contribuyó en mayor proporción a la producción total de hojarasca fue las hojas (entre 60.6% y 85.7%), seguido del componente ramas (entre 11.8% y 28%), siendo el componente estructuras reproductivas el de menor contribución (entre 2.5% y 12.2%). Se encontraron diferencias significativas en la contribución proporcional de cada uno de los componentes entre los meses de estudio (Hojas: $F_{0.05 [11,484]}=11.636$; $p < 0.0001$. Ramas: $F_{0.05 [11,484]}=8.822$; $p < 0.0001$. Estructuras reproductivas: $F_{0.05 [11,484]}=8.925$; $p < 0.0001$). Los meses comprendidos entre julio y septiembre de 2014 presentaron una mayor proporción en la producción del componente ramas, mientras que los meses comprendidos entre mayo y agosto de 2014 presentaron una mayor proporción en la producción del componente estructuras reproductivas.

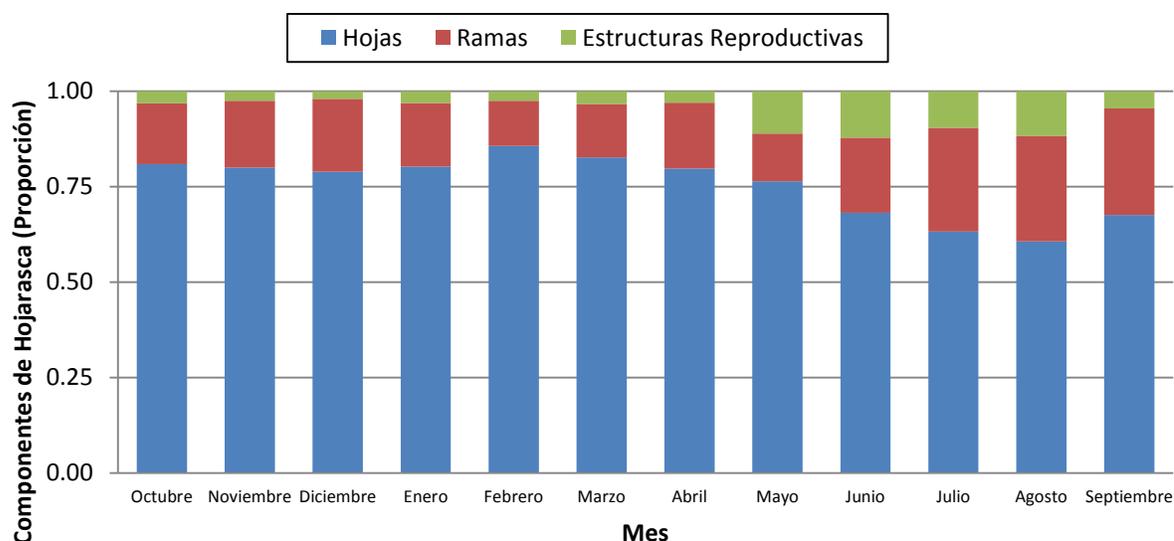


Figura 3.11 Contribución proporcional de los diferentes componentes de la hojarasca registrados en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México.

La Figura 3.12 presenta el comportamiento de las variables ambientales entre octubre de 2013 y septiembre de 2014 en el SMIC Yucatán.

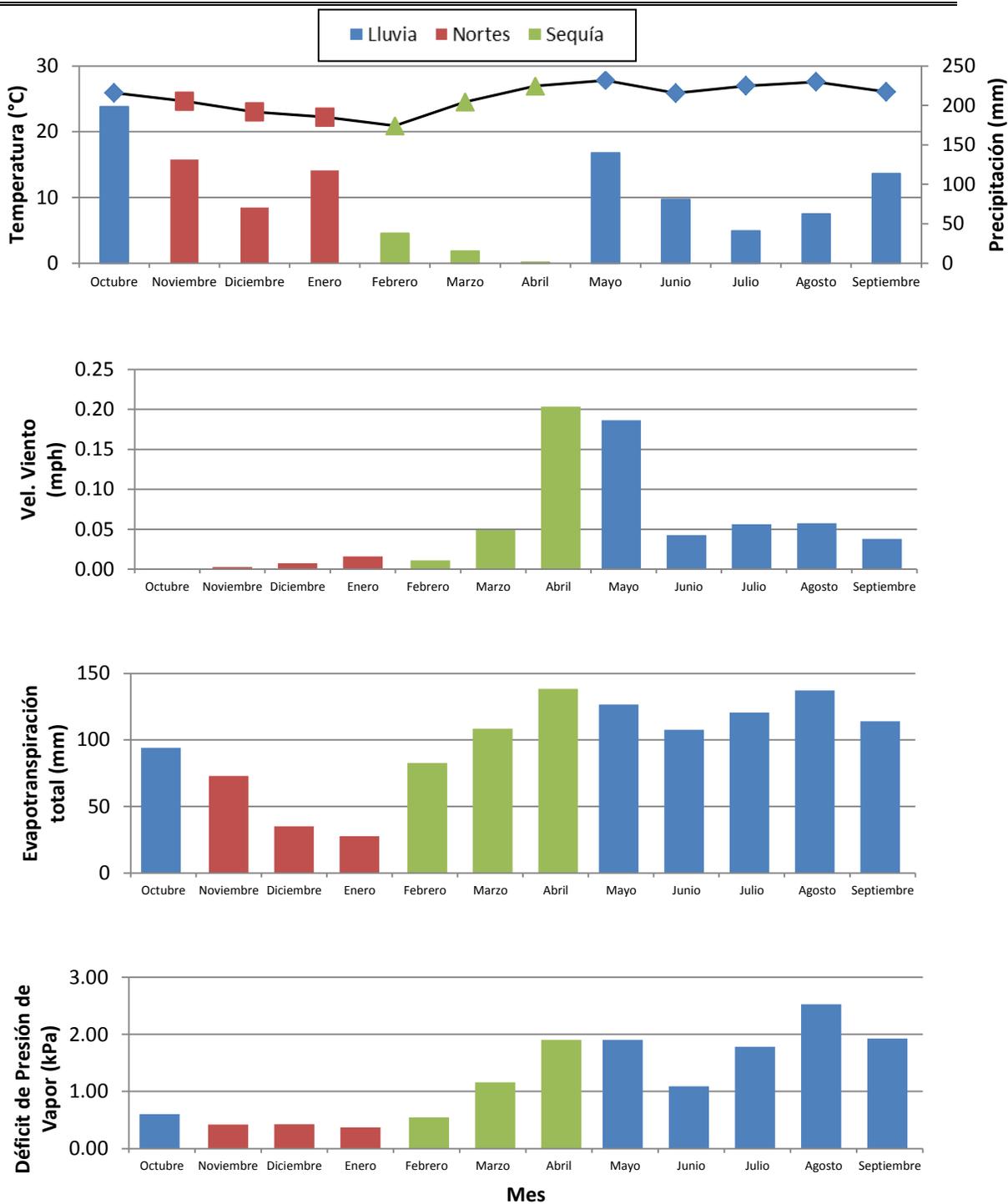


Figura 3.12 Variables ambientales registradas en el Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono Yucatán-México en el periodo comprendido entre octubre de 2013 y septiembre de 2014: a) Climograma con los valores de temperatura promedio mensual y precipitación total b) Velocidad del viento promedio mensual c) Evapotranspiración total y d) Déficit de presión de vapor promedio mensual.

Durante el periodo de estudio, la temperatura promedio más alta se presentó durante el mes de mayo (27.8°C) mientras que la temperatura promedio más baja se registró durante el mes de febrero (20.9°C). Por su parte, la precipitación total mensual más alta se presentó durante en el mes de octubre (198.4 mm) y la más baja durante el mes de abril (1.2 mm). La mayor velocidad del viento promedio se registró en el mes de abril (0.203 mph, y la menor velocidad se registró en el mes de octubre (0.0003 mph) La evapotranspiración total más alta se presentó durante los meses de abril y agosto (138.3 mm y 137.2 mm, respectivamente). La evapotranspiración total más baja se registró durante el mes de enero (27.8 mm). En cuanto al Déficit de Presión de Vapor (DPV) promedio (kPa), el mes de agosto registró el mayor valor (2.5 kPa), siendo enero el mes que registró el menor valor (0.37 kPa).

La relación entre la producción de hojarasca y el IAF con las variables ambientales se presenta en el Cuadro 3.2. Se encontró que la velocidad del viento explica entre un 49.1% y un 77.2% la variación de todas las variables estudiadas. Adicionalmente, la precipitación explica el 18.7% de la variación encontrada en la producción del componente ramas.

Al realizar el análisis de la relación con las variables ambientales con un mes de desfase (es decir, las variables ambientales del mes de octubre en relación a la producción de hojarasca y el IAF del mes de noviembre, y así sucesivamente) se encontró que la precipitación explica entre el 33.4% y el 33.7% de la variación encontrada en la producción total de hojarasca y en la producción de los componentes ramas y estructuras reproductivas. Adicionalmente, la producción del componente estructuras reproductivas fue explicada en un 18.8% por la velocidad del viento. Para la producción del componente hojas y para el IAF no se encontró relación alguna (Cuadro 3.3).

Teniendo en cuenta que la velocidad del viento del mes de colecta y la precipitación del mes anterior explicaron en mayor medida la variación encontrada en la producción de hojarasca y e IAF, se realizó un tercer análisis considerando únicamente estas dos variables ambientales. Se encontró que la velocidad del viento explica entre un 49.1% y un 77.2%, mientras que la precipitación no presentó asociación alguna (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.2 Análisis de regresión lineal múltiple entre producción de hojarasca (producción total y por componentes: hojas, ramas y estructuras reproductivas) e IAF con las variables ambientales. Coef: Coeficiente de regresión estandarizado, EE: Error estándar, VE: Variación explicada (%),

Var. Predictora	Producción Total			Producción Hojas			Producción Ramas			Producción Est. Rep.			IAF		
	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE
Temperatura															
Precipitación							0.001	0.001	18.7						
Vel. Viento	4.609	1.296	55.8	3.608	1.121	50.9	0.606	0.191	32.2	0.259	0.045	77.2	-4.001	1.289	49.1
Evapotransp.															
DPV															
Compartido									20.2						
Total			55.8			50.9			50.9			77.2			49.1

Cuadro 3.3 Análisis de regresión lineal múltiple entre producción de hojarasca (producción total y por componentes: hojas, ramas y estructuras reproductivas) e IAF con las variables ambientales con un mes de desfase. Coef: Coeficiente de regresión estandarizado, EE: Error estándar, VE: Variación explicada (%).

Var. Predictora	Producción Total			Producción Ramas			Producción Est. Rep.		
	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE
Temperatura									
Precipitación	-0.004	0.002	33.4	-0.001	0.001	33.7	0.001	0.001	33.6
Vel. Viento							0.132	0.051	18.8
Evapotranspiración									
DPV									
Compartido									22.6
Total			33.4			33.7			75.0

Cuadro 3.4 Análisis de regresión lineal múltiple entre producción de hojarasca (producción total y por componentes: hojas, ramas y estructuras reproductivas) e IAF con las variables ambientales que explicaron en mayor medida la variación encontrada. Coef: Coeficiente de regresión estandarizado, EE: Error estándar, VE: Variación explicada (%),

Var. Predictora	Producción Total			Producción Hojas			Producción Ramas			Producción Est. Rep.			IAF		
	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE	Coef.	(EE)	VE
Vel. Viento (mes colecta)	4.609	1.296	55.8	3.608	1.121	50.9	0.739	0.223	52.4	0.259	0.045	77.2	-4.001	1.289	49.1
Precipitación (mes anterior)															
Compartido															
Total			55.8			50.9			52.4			77.2			49.1

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN

4.1 Comparación entre métodos de estimación del IAF

Es ampliamente reconocido que los métodos de estimación directos son más precisos y confiables que los indirectos. Diversos estudios han reportado que los métodos ópticos (indirectos) tienden a subestimar los valores de IAF obtenidos mediante métodos directos. En el presente estudio, se encontró una subestimación de entre 60.4 y 78.1% del $IAF_{m\acute{a}x}$ utilizando fotografías hemisféricas, en comparación con la producción de hojarasca y el área foliar específica (AFE) de las especies más importantes en cada sitio. En bosques deciduos Olivas *et al.* (2013) reportaron una subestimación del IAF con respecto a la colecta de hojarasca del 30% con el método de fotografía hemisférica, mientras que con el Analizador LAI-2000 se han reportado subestimaciones de entre el 14% y el 26% (Rhoads *et al.*, 2004; Cutini *et al.*, 1998). Específicamente en bosques tropicales secos, Kalácska *et al.* (2005) obtuvieron subestimaciones de entre el 16.5 y el 60%. Por otro lado, Liu *et al.* (2015) encontraron que la diferencia entre los valores obtenidos mediante métodos directos e indirectos puede variar fuertemente con la estacionalidad (entre -226% a 55%). No se cuenta con datos adicionales que permitan inferir las razones de la subestimación del IAF en este estudio, la cual fue mayor a la reportada en la mayoría de estudios previos. Por lo tanto, se requiere investigación adicional para elucidar las causas de las diferencias encontradas entre el IAF estimado en forma directa e indirecta.

Dentro de las principales fuentes de error que han sido reportadas para las estimaciones realizadas con métodos ópticos se encuentran la contribución del material leñoso. Sin embargo, tal como reportan Olivas *et al.* (2013), una vez que la contribución del material leñoso es removida de las estimaciones realizadas con métodos ópticos, la subestimación con respecto al IAF estimado a partir de métodos directos es aún mayor. En el presente estudio, una vez removida la contribución del material leñoso, la subestimación del $IAF_{directo}$ incrementó en aproximadamente un 11.38%.

Estudios como los realizados por Liu *et al.* (2015) Olivas *et al.* (2013) y van Gardingen *et al.* (1999) muestran que las correcciones realizadas tomando en cuenta el índice de

agrupamiento del follaje reducen en gran medida la subestimación del IAF. Para explorar la magnitud de este efecto, se seleccionaron aleatoriamente 48 fotografías que representaran diferentes condiciones (categoría de edad, categoría de pendiente y temporada del año) y se realizó un análisis exploratorio por medio del factor de corrección que brinda el software Hemisfer®, encontrando que el índice de agrupamiento del follaje osciló entre 0.58 y 0.97, reduciendo la subestimación en un 3.96% en promedio. Adicionalmente, Liu *et al.* (2016) y Liu *et al.* (2015) demostraron que la mayor fuente de error en las estimaciones realizadas mediante fotografía hemisférica proviene de la exposición utilizada en la toma de las fotografías. En el presente estudio, las fotografías fueron tomadas en exposición automática, por lo tanto, es posible que esta sea una de las razones de la subestimación encontrada. Al respecto, Chen *et al.* (2006) reportaron que el IAF obtenido a partir de fotografía hemisférica en exposición automática subestima aproximadamente en un 40% el IAF obtenido con un Analizador LAI-2000. Del mismo modo, Zhang *et al.* (2005) encontraron que las fotografías tomadas con exposición automática subestiman entre el 11 y 71% del IAF en comparación con fotografías tomadas con subexposición. Para explorar la magnitud de este efecto, nuevamente se seleccionaron aleatoriamente 48 fotografías (que representaran diferentes condiciones de categoría de edad, categoría de pendiente y temporada del año) tomadas con una exposición de -1 (subexpuestas) y se analizaron nuevamente en el software Hemisfer®, encontrando que la subestimación se redujo en un 8.14% en promedio. Combinando el factor de corrección para el agrupamiento del follaje y la subexposición de las fotografías, la subestimación se redujo en un 13.1% en promedio, lo cual sugiere estos dos factores contribuyen a explicar en parte la subestimación del IAF utilizando fotografías hemisféricas con respecto al método directo. Sin embargo, estos resultados también sugieren que la mayor parte de esta subestimación se debe a otros factores.

Cabe destacar que tanto el método directo como el indirecto mostraron el mismo patrón temporal del IAF, por lo cual se considera que el método indirecto es útil para la estimación del IAF y sus cambios estacionales de una forma rápida y práctica. Sin embargo, se requiere investigación adicional para optimizar las estimaciones de este método.

Por otro lado, aunque los métodos de estimación directa del IAF han sido considerados como los más precisos y confiables, hay que reconocer que estos métodos también tienen fuentes de error (Scurlock *et al.*, 2001). Acorde con Jurik *et al.* (1985) la mayor fuente de incertidumbre en la estimación del IAF a partir de colecta de hojarasca es la estimación del AFE. En el presente estudio, el AFE utilizado fue calculado a partir de hojas verdes. Algunos estudios han reportado una disminución significativa del AFE en hojas senescentes, la cual es consecuencia del proceso de translocación de nutrientes que se produce antes de la caída (Bouriaud *et al.*, 2003; Jurik *et al.*, 1985). De este modo, utilizar los valores de AFE de hojas verdes puede conllevar a una sobreestimación del IAF. Adicionalmente, estudios tales como los realizados por Ishihara e Hiura (2011) y Bouriaud *et al.* (2003) han reportado diferencias espaciales y temporales del AFE, las cuales también pueden conllevar a errores en la estimación de los valores de IAF por este método. Estos autores sugieren que, para obtener mayor precisión en la estimación del IAF, el AFE de cada especie debe ser determinado para cada lugar en que se encuentren ubicadas las trampas de recolección de hojarasca. Adicionalmente, Ishihara e Hiura (2011) y Kalácska *et al.* (2005) encontraron que otra de las fuentes de error es el uso de pocos datos de AFE, planteando que es necesario calcular el AFE para la mayor cantidad de especies posible, con valores de al menos 10 especies. En el presente estudio, sólo se contó con un valor de AFE por especie para toda el área de estudio. Además, no se contó con los valores de AFE para todas las especies encontradas en cada sitio, sino para una a cinco especies –consideradas como las más representativas de la hojarasca recolectada en cada trampa y en cada censo de manera visual. Otra posible fuente de error en el método utilizado es la amplia variación en el tiempo de recambio de hojas (Scurlock *et al.*, 2001). En el tipo de bosque estudiado se ha reportado que existen especies que realizan el recambio de hojas en un periodo de tiempo menor a un año (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Valdez-Hernández *et al.*, 2010); para estas especies, el método de colecta de hojarasca conlleva a la sobreestimación de los valores del IAF (Jonckheere *et al.*, 2004). Por tanto, se hace necesario tener información detallada de la fenología foliar anual de las especies.

Lo anterior sugiere que posiblemente haya una sobreestimación en los valores del IAF calculados a partir del método directo. En este caso, la diferencia encontrada entre las dos metodologías empleadas posiblemente sea menor a la reportada en esta tesis y es

probable que el valor real del IAF sea intermedio entre los valores estimados con el método directo y el indirecto. De este modo, es difícil determinar cuál de los dos métodos utilizados brinda la mejor estimación. Por lo tanto, se requiere investigación adicional para optimizar ambos métodos de estimación y poder obtener mayor precisión en los valores del IAF y, de este modo, interpretar mejor las diferencias observadas entre las estimaciones de los diferentes métodos.

4.2 Producción anual de hojarasca e IAF máximo anual

La producción anual de hojarasca en el SMIC Yucatán se encontró entre 4.221 y 6.816 Mg ha⁻¹ año⁻¹, de la cual el 77.26% corresponde al componente hojas, 17.67% a ramas y 5.07% a estructuras reproductivas. Estos valores se encuentran dentro del rango reportado por Clark *et al.* (2001b) para diferentes bosques tropicales: 1.8 a 12.0 Mg ha⁻¹ año⁻¹, siendo similar a lo reportado por otros estudios realizados en bosques tropicales secos (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1 Producción de hojarasca reportada en la literatura para diferentes bosques tropicales secos.

Ubicación	Rango de Producción (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Fuente
México	4.22 – 6.82	Este estudio
Costa Rica	3.00 – 4.75	Kalácska <i>et al.</i> (2005)
India	5.76 – 8.65	Sundarapandian y Swamy (1999)
México	3.50 – 4.50	Maass <i>et al.</i> (1995)
México	3.95 – 6.58	Martínez-Yrizar y Sarukhan (1990)
México	3.80 – 6.80	Lawrence (2005)
México	5.00 – 7.70	Whigham <i>et al.</i> (1990)
México	5.20 – 7.10	Aryal <i>et al.</i> (2015)
Puerto Rico	2.50	Lugo <i>et al.</i> (1978)

Adicionalmente, se evidencia una tendencia similar en cuanto a la producción promedio de los componentes de la hojarasca reportada en diferentes estudios en bosques tropicales, los cuales han mostrado que las hojas representan la fracción que más aporta a la hojarasca, seguido del componente ramas, siendo el componente estructuras reproductivas el de menor aporte (Barlow *et al.*, 2007; Pavón *et al.*, 2005; Inagaki *et al.*,

2004; Liu *et al.*, 2004). Al respecto, Bray y Gorhan (1964) afirman que en bosques tropicales en general, las hojas contribuyen entre el 60 y 70% a la producción total de material vegetal. En estudios realizados en otros bosques tropicales secos, tales como los de Aryal *et al.* (2015) y Martínez-Yrizar y Sarukhan (1990), se reporta que la hojarasca estuvo compuesta principalmente por hojas (entre 69% y 91%), lo cual permite afirmar que las hojas constituyen la mayor fuente de recambio de energía y ciclaje de nutrientes en estos ecosistemas y, por lo tanto, cumplen un papel importante en la dinámica y estabilidad del mismo (Gonçalves *et al.*, 2014; França *et al.*, 2009; Wantzen *et al.*, 2008).

El $IAF_{m\acute{a}x}$ en el SMIC Yucatán se encontró entre 3.994 y 6.152, el cual también es consistente con los valores reportados para diferentes bosques tropicales secos (Cuadro 4.2)

Cuadro 4.2 Índice de Área Foliar reportado en la literatura para diferentes bosques tropicales secos.

Ubicación	Rango de IAF	Fuente
México	3.9 – 6.2	Este estudio
Costa Rica	0.5 – 3.0	Ewel (1977)
Costa Rica	4.0 – 7.1	Kalácska <i>et al.</i> (2005)
India	2.3 – 4.3	Kale <i>et al.</i> (2005)
México	3.3 – 5.4	Maass <i>et al.</i> (1995)
Puerto Rico	2.1 – 4.3	Martinuzzi <i>et al.</i> (2012)
Varios	0.6 – 8.9	Asner (2003)

4.3 Influencia de la edad sucesional en la producción de hojarasca y el IAF

La producción promedio anual de hojarasca total, y de los componentes hojas y ramas, así como el $IAF_{m\acute{a}x}$ fueron significativamente menores en la categoría de 3 a 5 años que en las demás categorías de edad (Figura 3.3, Cuadro 3.1). Este resultado muestra que la edad de sucesión afecta la producción de hojarasca y el IAF, como se ha reportado en diferentes estudios en bosques tropicales secos (Aryal *et al.*, 2015; Huang *et al.*, 2013; Kalácska *et al.*, 2005; Maass *et al.*, 1995; Martínez-Yrizar y Sarukhan 1990).

El patrón encontrado concuerda parcialmente con lo predicho en la primera hipótesis y podría atribuirse en parte a que, conforme avanza el proceso de sucesión, existe un aumento en la acumulación de biomasa viva y, consecuentemente, un incremento en la caída de la biomasa foliar (Berg y McClaugherty, 2008). De este modo, en etapas tempranas, la estructura de la vegetación es menos compleja que en etapas posteriores y, por lo tanto, la apertura del dosel es mayor. Al respecto, Pinto *et al.* (2008) encontraron que la producción de hojarasca se relaciona en forma significativa con la biomasa, planteando que la estructura del bosque, representada principalmente por el tamaño de la vegetación, determina la producción de hojarasca. Por otro lado, Huang *et al.* (2013) plantean que los menores valores de IAF en el estadio temprano se deben a la mayor apertura del dosel que caracteriza este estadio.

Sin embargo, acorde a lo planteado en la primera hipótesis, se esperaba encontrar que los valores de las variables estudiadas también variaran entre categorías de edad intermedia y avanzada. Contrario a esto, en el presente estudio las categorías de 10 a 17, 18 a 25 y >60 años mostraron valores similares de $IAF_{m\acute{a}x}$ y producción anual de hojarasca total y de los diferentes componentes. Adicionalmente, y al igual que lo reportado por Aryal *et al.* (2015), no se encontraron diferencias en la producción anual ni en la contribución proporcional del componente estructuras reproductivas entre categorías de edad. En un estudio previo en la misma zona de estudio, Ramírez-Guardado (2015) encontró que la biomasa varió significativamente entre categorías de edad, siendo menor en la categoría de 3 a 5 años que en la de 10 a 17 años y menor en ésta que en las categorías 18 a 25 y >60 años –las cuales fueron similares entre sí. Esto sugiere que la biomasa incrementa rápidamente, alcanzando valores similares a los de la categoría de >60 años a los 18 años de abandono, lo cual es consistente con lo reportado por Maza-Villalobos *et al.* (2011), Stoner y Sánchez-Azofeifa (2009), Chazdon (2008) y Lebrija-Trejos *et al.* (2008). De este modo, se puede inferir que el IAF y, a su vez, la capacidad de producción de hojarasca incrementan rápidamente hasta su máximo nivel en etapas tempranas de sucesión, tal como fue reportado por Aryal *et al.* (2015) y Brown y Lugo (1990) y, por lo tanto, el incremento de biomasa conforme avanza el proceso de sucesión por sí sólo no explica la variación el IAF y la producción de hojarasca y sus componentes.

Las diferencias observadas en el $IAF_{m\acute{a}x}$ y la producción anual de hojarasca entre categorías de edad sucesional podrían atribuirse en parte a diferencias en la composición de especies (Aryal *et al.*, 2014; Chazdon, 2014), tal como se ha sugerido en diversos estudios en los que se ha evaluado la influencia de la edad de sucesión en el IAF y la producción de hojarasca (Aryal *et al.*, 2015; Huang *et al.*, 2013, Sundarapandian y Swamy, 1999). En la misma zona de estudio, Dupuy *et al.* (2012) encontraron diferencias significativas en la composición de especies leñosas entre categorías de edad sucesional. Un análisis exploratorio de la composición de especies en las parcelas en estudio permitió evidenciar diferencias en la composición de especies entre las categorías de edad, siendo las categorías de 3 a 5 y >60 años diferentes de las demás categorías de edad y las categorías de 10 a 17 y 18 a 25 años similares entre sí. Este resultado permite entender parcialmente la variación encontrada en las variables de estudio. Sin embargo, el patrón no concuerda del todo con el patrón encontrado para las variables en estudio, por lo tanto, para un mejor entendimiento del efecto de la edad de sucesión, se requiere análisis detallados de la influencia de la composición de especies en estas variables.

4.4 Influencia de la posición topográfica en la producción de hojarasca y el IAF y su interacción con la influencia de la edad sucesional

Contrario a lo planteado en la segunda hipótesis de esta tesis, el IAF y la producción de hojarasca no presentaron diferencias significativas entre las dos posiciones topográficas estudiadas (cerros y zonas planas). Este resultado es inesperado, ya que se ha reportado que la posición topográfica afecta la estructura de la vegetación, con una tendencia a un aumento de la densidad de individuos y una disminución de la altura de las plantas conforme aumenta la pendiente (Clark y Clark, 2000). Para la misma zona de estudio, Hernández-Stefanoni *et al.* (2015) y Dupuy *et al.* (2012) encontraron que la altura de la vegetación y el área basal fueron menores, mientras que la abundancia, cobertura vegetal, la densidad de individuos y el número de especies fueron mayores en cerros que en zonas de planicie.

La topografía incluye diferentes aspectos, entre ellos, la altitud, la pendiente y la exposición. Son pocos los estudios que evalúan el efecto de estos aspectos en la

producción de hojarasca y el IAF. En bosques tropicales secos, se ha encontrado que la altitud está inversamente correlacionada con el IAF (Huang *et al.*, 2013; Maass *et al.*, 1995; Murphy y Lugo, 1986), planteando que este patrón puede deberse a que conforme incrementa la altitud hay una disminución en el tamaño de las hojas de las plantas (Murphy y Lugo 1986), o a que los suelos de las zonas planas tienen mayor humedad disponible (Maass *et al.*, 1995).

En cuanto a la pendiente, Huang *et al.* (2013) en un bosque tropical seco en México no encontraron un efecto significativo de la pendiente en el IAF y sugieren que, más que la pendiente, la exposición es el factor que más influye en la radiación solar, la temperatura, la evaporación y la disponibilidad de agua en el suelo. Sin embargo, en este estudio el efecto de la exposición en la producción de hojarasca y el IAF no pudo ser evaluado debido a que el tamaño de la muestra era muy pequeño. Estudios futuros deberían considerar esta variable para lograr un mejor entendimiento del efecto de la posición topográfica en la producción de hojarasca y el IAF en bosques tropicales secos.

Por otro lado, Martínez-Yrizar y Sarukhán (1990) encontraron que la producción promedio anual de hojarasca fue significativamente menor en sitios con pendientes pronunciadas (entre 35% y 85%) que en sitios con pendientes menores a 10%, atribuyendo dicho comportamiento al efecto de la pendiente y las características del suelo, especialmente el contenido de humedad del suelo, en la distribución de biomasa en los bosques. En el presente estudio la pendiente promedio mayor fue de 34.7%, por lo tanto, es posible que las pendientes del área del estudio no sean suficientemente pronunciadas como para encontrar un efecto significativo en la producción de hojarasca y el IAF.

4.5 Dinámica temporal de la producción de hojarasca y el IAF e influencia de la edad sucesional y la posición topográfica

Acorde con la hipótesis 3, la dinámica de la producción de hojarasca y del IAF mostró una marcada estacionalidad, presentando el mayor pico de producción de hojarasca hacia el final de la temporada de sequía, y el mayor pico de IAF durante la temporada de lluvia. Patrones similares han sido reportados en estudios previos en bosques tropicales secos

(Aryal *et al.*, 2015; Huang *et al.*, 2013; Kalácska *et al.*, 2005; Lawrence, 2005, Lott y Atkinson, 2002; Maass *et al.*, 2002; Moraes *et al.*, 1999; Maass *et al.*, 1995; Murphy y Lugo, 1986).

En general, la dinámica de las variables estudiadas coincide con los resultados de diferentes estudios realizados en BTS. Por ejemplo, Bullock y Solis (1990) encontraron que para la mayoría de las especies en un bosque tropical seco en México, el pico de producción foliar ocurre a inicios de la temporada húmeda, habiendo unas pocas especies que lo hacen durante la época seca. Asimismo, Badillo-Osegura (2011) reporta que, para la mayoría de las especies, la caída de hojas inicia a finales de la estación lluviosa, como mecanismo para afrontar el estrés hídrico durante los meses de mayor sequía (Sanches *et al.*, 2003; Williams-Linera y Tolome, 1996; Wieder y Wright, 1995). Esto conlleva a que haya mayor producción de hojarasca durante esta temporada (Sánchez y Álvarez-Sánchez, 1995), con una consecuente disminución en el IAF. Sin embargo, existen algunas especies que aprovechan las lluvias fuera de temporada o que tienen un patrón sincrónico para producir hojas durante la sequía (Bullock, 2002), las cuales, en su mayoría, almacenan el agua captada durante la temporada de lluvia y la aprovechan para producir hojas durante la sequía.

Por otro lado, contrario a lo predicho en la hipótesis 3, el cambio en el patrón temporal de la producción de hojarasca y el IAF fue menor en la categoría de edad de 3 a 5 años y más drástico en las categorías de 10 a 17 y 18 a 25 años. Este mismo patrón fue reportado por Aryal *et al.* (2015) para un bosque tropical seco subperennifolio y fue atribuido a diferencias en la composición de especies, con distintas características fenológicas. De este modo, afirman que las especies características de etapas intermedias y avanzadas de sucesión tienden a ser más deciduas o indefinidas (deciduas o perennifolias dependiendo de las condiciones locales), mientras que en etapas tempranas de sucesión hay mayor cantidad de especies perennifolias. Sin embargo, se desconocen las características fenológicas de gran parte de las especies presentes en el área de estudio; por lo tanto, para un mejor entendimiento del efecto de la edad de sucesión, se requiere información más detallada de la fenología foliar.

En el presente estudio se encontró que hubo una interacción entre el efecto de la temporada y la edad de sucesión, lo que indica que el efecto de la edad sucesional varía

dependiendo de la temporada del año. De este modo, para la producción mensual de hojarasca se pudo evidenciar que no hubo diferencias significativas entre las categorías de edad para las temporadas de lluvia y nortes, mientras que, para la temporada de sequía, la categoría de 3 a 5 años presentó valores menores que los de las demás categorías de edad. Tal como lo plantean Espinosa *et al.* (2011), esto puede deberse a que en bosques tropicales secos la fenología distintiva de la mayoría de plantas solamente es evidente durante la época de sequía en la cual las plantas pierden las hojas, mientras que durante el resto del año la pérdida foliar es mínima. En contraste, para el IAF sí se encontraron diferencias significativas durante las tres temporadas, siendo nuevamente la categoría de 3 a 5 años la que se diferenció de las demás categorías de edad, presentando los menores valores. Tal como se expuso anteriormente, la menor producción de hojarasca e IAF de la categoría de 3 a 5 años puede explicarse en parte porque en etapas tempranas de sucesión la estructura de la vegetación es menos compleja (hay menor biomasa) y la apertura del dosel es mayor.

También se encontró que hubo una interacción entre el efecto de la temporada y la posición topográfica, la cual fue más evidente para la producción de hojarasca, en la cual se observó que, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas, la producción fue mayor en los sitios ubicados en planicie durante las temporadas de lluvia y nortes, mientras que para la temporada de sequía la producción fue mayor en los cerros. Adicionalmente, y acorde con la hipótesis 4, el cambio fue menos drástico en los sitios ubicados en planicie, que en los de cerro. Un patrón similar fue reportado por Martínez-Yrizar y Sarukhán (1990). Esto puede deberse a que los sitios ubicados en cerro tienen una menor capacidad de retención de agua y por lo tanto están sujetos a mayor estrés hídrico que los sitios ubicados en planicie. Al respecto, Méndez-Alonzo *et al.* (2013) plantean que en BTS la fenología foliar de las especies está determinada por la disponibilidad de agua en el suelo en función de la topografía; de este modo encontraron que las especies perennifolias están restringidas a zonas planas, mientras que en zonas de cerro hay una mayor proporción de especies deciduas. Por lo tanto, este patrón también puede ser atribuido a diferencias en la composición de especies. Sin embargo, se requiere información más detallada de la fenología foliar de las especies.

4.6 Dinámica mensual de la producción de hojarasca y el IAF y su relación con las variables ambientales

Tanto la producción de hojarasca como el IAF mostraron un patrón marcadamente estacional, en el cual la mayor producción de hojarasca se presentó en el mes de abril de 2014 con la menor producción en el mes de noviembre, mientras que el IAF presentó el patrón opuesto. Tal como se mencionó anteriormente, este resultado coincide con lo reportado para diversos estudios en bosques tropicales secos y está determinado principalmente por la caída de las hojas durante la temporada de sequía; esta es una estrategia de las plantas para afrontar el estrés hídrico que caracteriza esta temporada reduciendo la pérdida de agua por transpiración (Martins y Rodrigues, 1999) –dado que la fracción foliar es el componente de mayor aporte a la producción total de hojarasca (Cuadro 3.1).

Para el componente ramas, se evidenció un patrón similar al componente foliar, con un segundo pico de producción pequeño hacia el mes de agosto de 2014, durante el cual se observó un incremento en la contribución proporcional de este componente a la producción total de hojarasca (Figura 3.10b). Los patrones generales de producción de este componente son poco conocidos.

En cuanto al componente estructuras reproductivas, el mayor pico de producción se encontró entre abril y mayo, con un segundo pico de producción en el mes de agosto de 2014. Este patrón coincide con lo reportado por Maass *et al.* (2002), quienes afirman que en bosques tropicales secos la producción de estructuras reproductivas muestra dos periodos máximos, el primero (temprano) entre el final de la temporada de sequía e inicio de la temporada de lluvia, y el segundo durante la temporada de lluvia.

Es ampliamente reconocido que en bosques tropicales secos los patrones fenológicos están determinados por los factores temporales y climáticos, tales como la disponibilidad diferencial del agua, la cual es debida principalmente a los regímenes de precipitación que son marcadamente estacionales en este tipo de bosques (Lobo *et al.*, 2003; Lott y Atkinson, 2002; Maass *et al.*, 2002). En el presente estudio, se encontró que la velocidad del viento explicó entre el 50.9% y el 77.2% de la variación en la producción de hojarasca total y sus componentes (hojas, ramas y estructuras reproductivas), con una relación

positiva en los cuatro casos, mientras que para el IAF explicó el 49.1% de la variación y la relación fue negativa. Diferentes estudios han encontrado una relación positiva entre la producción de hojarasca y la velocidad del viento, atribuyendo dicho proceso a que la masa de aire actúa como factor mecánico en el desprendimiento de los órganos vegetales, aumentando así la producción de hojarasca y disminuyendo a la vez el IAF.

Diversos estudios han evaluado el efecto de los factores ambientales en las variables de estudio, principalmente en la producción de hojarasca. Generalmente, estas variables han sido asociadas con la temperatura y la precipitación. Sin embargo, acorde con Liu *et al.* (2004), dependiendo de la fisiología de las especies presentes en el bosque, en algunos bosques la relación será más evidente con la temperatura, mientras que en otros bosques la relación será más evidente con la precipitación. En un bosque tropical seco subperennifolio, Aryal *et al.* (2015) reportaron una correlación negativa significativa entre la producción de hojarasca y la precipitación, indicando que la producción de hojarasca fue mayor en los meses más secos. Sin embargo, encontraron que no hubo una correlación significativa con la temperatura, atribuyendo dicho resultado a que en este tipo de bosque la temperatura promedio no varía abruptamente durante el año. Otra posibilidad es que la respuesta fenológica de la vegetación a los cambios ambientales puede estar retardada por un periodo de tiempo (Maza-Villalobos *et al.*, 2011).

Teniendo en cuenta lo anterior, se analizó la relación existente entre las variables en estudio y las variables ambientales con un mes de retraso. Sin embargo, los resultados encontrados no permiten evidenciar de que la respuesta al cambio en la temperatura presente un retraso temporal, pero si un retraso en respuesta al cambio en la precipitación, la cual explica entre 33.4% y 33.7% la variación encontrada en la producción total de hojarasca y en la producción de los componentes ramas y estructuras reproductivas, presentando una relación negativa. De este modo, se puede inferir que la mayor producción de hojarasca durante los meses más secos, con la consecuente disminución en el IAF está vinculada principalmente a una disminución en la precipitación del mes anterior y a la velocidad del viento del mes de colecta, que actúa como factor mecánico.

Sin embargo, al realizar el análisis considerando estas dos variables ambientales, únicamente se encontró asociación de las variables estudiadas con la velocidad del viento

del mes de colecta, la cual explicó entre 49.1% y 77.2% la variación, lo cual indica que en realidad la velocidad del viento es el factor que tiene un mayor efecto en la producción de hojarasca y el IAF.

Por otro lado, tal como se mencionó anteriormente, los patrones estacionales de la producción de hojarasca y el IAF generalmente han sido asociados al déficit hídrico que caracteriza la temporada de sequía en bosques tropicales secos, el cual está determinado principalmente por el régimen de precipitación. Sin embargo, es importante señalar que la disponibilidad hídrica no sólo está determinada por la precipitación, sino también por cómo se da la distribución de agua en el suelo, la cual depende en gran medida de las características edáficas y la topografía (Paruelo *et al.*, 2000, Reynolds *et al.*, 2000; Paruelo *et al.*, 1998; Paruelo y Sala 1995), así como de las condiciones microclimáticas. Teniendo en cuenta que en la zona sólo se cuenta con una estación climática, y que, por lo tanto, no se contó con datos suficientes para realizar el análisis a una escala más pequeña, es importante señalar que las relaciones encontradas entre los patrones de producción de hojarasca e IAF con las variables ambientales posiblemente no reflejan apropiadamente cómo es la respuesta fenológica de la vegetación al microambiente.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

5.1 CONCLUSIONES

Tanto el método directo como el método indirecto de estimación permiten evidenciar el patrón temporal del IAF. Sin embargo, el método indirecto subestima en más del 60% el IAF estimado a partir del método directo. Por lo tanto, el método indirecto puede ser utilizado para caracterizar el patrón temporal (estacional) del IAF, pero para tener una mejor estimación de la magnitud de esta variable es preferible emplear métodos directos.

La producción promedio anual de hojarasca fue de 6.089 Mg ha⁻¹ año⁻¹, siendo la fracción foliar la que contribuyó en mayor proporción (77.26%), seguido del componente ramas (17.67%), mientras el componente estructuras reproductivas fue el de menor aporte (5.07%). De este modo, se podría afirmar que las hojas constituyen una fuente importante de energía y nutrientes en el ecosistema estudiado. El IAF_{máx} promedio para el área de estudio fue de 5.434.

Tanto la producción de hojarasca como el IAF fueron significativamente menores en la categoría de 3 a 5 años, posiblemente debido a su temprano estado de desarrollo y menor acumulación de biomasa. Sin embargo, en las categorías de 10 a 17, 18 a 25 y >60 años, no hubo diferencias significativas en las variables estudiadas, lo que sugiere que el IAF y la producción de hojarasca incrementan rápidamente en etapas tempranas de sucesión y permanecen relativamente estables en etapas subsiguientes.

Los resultados encontrados en este estudio indican que la posición topográfica, caracterizada principalmente por la pendiente promedio, no tiene un efecto significativo en la producción anual de hojarasca ni en el IAF_{máx}. Se ha reportado que la pendiente por sí sola no explica la variación de las variables estudiadas, especialmente en pendientes menos pronunciadas como las del bosque estudiado, y que la mayor influencia la ejerce la exposición. Por lo tanto, estudios futuros deberían considerar esta variable para lograr un mejor entendimiento del efecto de la posición topográfica en la producción de hojarasca y el IAF en bosques tropicales secos.

La dinámica de la producción de hojarasca y del IAF mostró una marcada estacionalidad, presentando el mayor pico de producción de hojarasca hacia el final de la temporada de sequía, lo cual está determinado principalmente por la caída de las hojas como estrategia de las plantas para afrontar el estrés hídrico que caracteriza esta temporada, y el mayor pico de IAF durante la temporada de lluvia. De este modo, los resultados en este estudio denotan la importancia de estudios multitemporales para un mejor entendimiento de los procesos fundamentales del bosque tropical seco, tales como el flujo de C y nutrientes y su contribución a la atmósfera. Por otro lado, los resultados obtenidos permiten esbozar a grandes rasgos la fenología del bosque estudiado; de este modo, pueden ser útiles para desarrollar programas de conservación y manejo en el SMIC Yucatán.

Se encontró que hubo una interacción entre el efecto de la temporada y la edad de sucesión, lo que indica que el efecto de la edad sucesional en la producción de hojarasca y el IAF varía dependiendo de la temporada. Así mismo, se encontró una interacción entre el efecto de la temporada y la posición topográfica. Ambas interacciones fueron más evidentes para la producción de hojarasca y pueden deberse a que muchas especies de plantas en este tipo de bosques pierden sus hojas durante la temporada de sequía para reducir el estrés hídrico minimizando su transpiración.

Los resultados encontrados en este estudio permiten inferir que la mayor producción de hojarasca durante los meses más secos, con la consecuente disminución en el IAF está vinculada principalmente a la velocidad del viento, que actúa como factor mecánico en la pérdida del follaje y, en menor medida a una disminución en la precipitación del mes anterior. Se requiere de estudios más detallados que relacionen las variables microclimáticas con la producción de hojarasca y el IAF en este tipo de bosques.

5.2 PERSPECTIVAS

Aunque son considerados más precisos y confiables que los métodos indirectos, los métodos directos de estimación del IAF también están sujetos a diferentes fuentes de error que pueden conllevar a sobreestimar los valores de IAF. Por lo tanto, se requiere optimizar el método directo y poder obtener mayor precisión en los valores del IAF.

Paralelamente, dada la gran diferencia encontrada entre los dos métodos de estimación del IAF y que los métodos indirectos subestiman el IAF en más del 60%, se requiere investigar a fondo las causas de esta subestimación para poder optimizar el método indirecto a fin de obtener estimaciones precisas de manera más expedita y fácilmente repetible para estudios a largo plazo.

En este estudio se dio a conocer la dinámica de la producción de hojarasca y el IAF, la cual es fundamental para el entendimiento de la dinámica del C en los bosques tropicales secos. Sin embargo, para un mejor entendimiento de la dinámica de este elemento, es importante complementarlo con otros estudios, tales como experimentos de descomposición de hojarasca, cuantificaciones de la pérdida por herbivoría, así como análisis detallados de la influencia de la composición de especies no solamente en la cantidad, sino también en la calidad de la hojarasca producida y su variación estacional.

Para lograr un mejor entendimiento del efecto de la posición topográfica en la producción de hojarasca y el IAF en bosques tropicales secos, estudios futuros deberían considerar el efecto de la exposición, posiblemente utilizando el modelo de elevación digital de LIDAR. Asimismo, en estudios futuros sería importante incluir variables microclimáticas y/o propiedades del suelo, las cuales puedan ayudar a mejorar los patrones de la dinámica de producción de hojarasca e IAF, ya que dichos factores se consideran ampliamente variables en el tiempo y en el espacio, además de ser muy importantes para la supervivencia, el funcionamiento y desarrollo de la vegetación en general.

Los patrones de producción de hojarasca e IAF pueden variar entre años, especialmente en bosques tropicales secos, por lo que se considera importante extender este estudio a varios años de evaluación, de modo tal que se pueda evidenciar la variabilidad interanual en estas dos variables, así como su relación con variables tanto climatológicas del sitio de estudio, como micro-climáticas de cada parcela.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguado, I., A. Romero, M. Yebra, E. Prado y M. García (2008): Estimación de parámetros forestales a partir de índices normalizados en imágenes ATM, TM y MODIS, en: *Tecnologías de la Información Geográfica para el Desarrollo Territorial*, Hernández, L. y Parreño, J. M. (eds). Servicio de Publicaciones y Difusión Científica de la ULPGC. Las Palmas de Gran Canaria. pp. 447–461.
- Aguirre-Salado, C.A., J.R. Valdez-Lazalde, G. Ángeles-Pérez, H. de los Santos-Posadas, y A.I. Aguirre-Salado (2011). Mapeo del Índice de Área Foliar y Cobertura Arbórea mediante fotografía hemisférica y datos SPOT 5 HRG: Regresión y K-NN. *Agrociencia*, 45, 105–119.
- Álvarez, S.F.J (1982). Caída de hojarasca en una selva húmeda tropical de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 62.
- Anderson-Teixeira, K.J., A.D. Miller, J.E. Mohan, T.W. Hudiburg, B.D. Duval y E.H. DeLucia (2013). Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. *Global Change Biology*, 19, 2001–2021.
- Angelsen, A., M. Brockhaus, M. Kanninen, E. Sills, W.D. Sunderlin y S. Wertz-Kanounnikoff (2010). La implementación de REDD+: estrategia nacional y opciones de política. CIFOR, Indonesia. pp. 362.
- Angelsen, A., S. Brown, C. Loisel, L. Peskett, C. Streck y D. Zarin (2009). Reducing emissions from deforestation and forest degradation (REDD): an options assessment report. Meridian Institute, Washington, USA. pp. 108.
- Aryal, D.B., B.H.J. de Jong, y S. Ochoa-Gaona (2014). Carbon stocks and changes in tropical secondary forests of southern Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 195, 220–230.
- Aryal, D.B., B.H.J. de Jong, S. Ochoa-Gaona, J. Mendoza-Vega, y L. Esparza-Olguín (2015). Successional and seasonal variation in litterfall and associated nutrient

- transfer in semi-evergreen tropical forests of SE Mexico. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 103 (1), 45–60.
- Asner, G.P., J.M.O. Scurlock, y J.A. Hicke (2003). Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 191–205.
- Avendaño, D.M., M. Acosta, F. Carrillo y D. Etchevers (2009). Estimación de biomasa y carbono en un bosque de *Abies religiosa*. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 32 (3), 233–238.
- Badillo-Osegura, A. (2011). Fenología de arbustos en distintos estadios de sucesión vegetal en un bosque tropical seco. Tesis profesional. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. México. pp. 74.
- Baede, A., P. Van der Linden y A. Verbruggen (eds) (2007). Anexo II, Cambio climático 2007 informe de síntesis. [Online]
Disponibile en: http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_sp.pdf
Acceso 29 noviembre 2013].
- Baker, T.R., O.L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, N. Higuchi, T.J. Killeen, S.G. Laurance, W.F. Laurance, S.L. Lewis, A. Monteagudo, D.A. Neill, P.N. Vargas, N.C.A. Pitman, J.N.M. Silva y R.V. Martínez (2004). Increasing biomass in amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 359, 353–365.
- Barlow, J., T.A. Gardner, L.V. Ferreira y C.A. Peres (2007). Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forest in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 247, 91–97.
- Barrera-Bassols, N. y V.M. Toledo (2005). Ethnoecology of the Yucatecmaya: Symbolism, Knowledge and Management of Natural Resources. *Journal of Latin American Geography* 4 (1), 9–41.
- Bautista-Zúñiga, F., E. Batllori-Sampedro, M.A. Ortiz-Pérez, G. Palacio-Aponte y M. Castillo-González (2003). Geofomas, agua y suelo en la Península de Yucatán, en:

- Naturaleza y sociedad en el área maya: Pasado, presente y futuro, Colunga, P. y A. Larqué (eds). Academia Mexicana de Ciencias y Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. Mérida, Yucatán, México. pp. 21–35.
- Becerra, J. (2005). Timing the origin and expansion of Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 10919–10923.
- Becknell, J.M. y J.S. Powers (2014). Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 44, 604–613.
- Berg, B. y C. McClaugherty (2008). Plant litter, decomposition, humus formation, carbon sequestration, 2 Ed. Springer, Heidelberg. pp 338.
- Best, B.J. y M. Kessler (1995). Biodiversity and Conservation in Tumbesian Ecuador and Peru. *BirdLife I. BirdLife International*, Wellbrook Court, Girton Road, Cambridge, U.K. pp. 218.
- Bonan, G.B. (1993). Importance of leaf-area index and forest type when estimating photosynthesis in boreal forests. *Remote Sensing of Environment*, 43, 303–314.
- Bond-Lamberty, B., C. Wang y S.T. Gower (2002). Aboveground and belowground biomass and sapwood area allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 1441–1450.
- Bouriaud, O., K. Soudani, y N. Bréda (2003). Leaf area index from litter collection, impact of specific leaf area variability within a beech stand. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 29, 371–380.
- Bray, J.R. y E. Gorham (1964). Litter production in forest of the world, en: *Advances in Ecological Research*, Cragg, J.B. (ed). Vol 2. Academic Press. London, New York. pp. 101–157.

- Bréda, N.J.J. (2003). Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, 54, 2403–2417.
- Brito, L.F. (2004) (Inédito). Manifestación de Impacto ambiental del predio Micas Kiuic Venture A.C.
- Brown, S. (1997). Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. *FAO Forestry Paper*, 134. Roma, Italia. pp. 215.
- Brown, S. y A. Lugo (1984). Biomass of tropical forests: a new estimates based on forests volumes. *Science: New series*, 223 (4642), 1290–1293.
- Brown, S. y A. Lugo (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 1–32.
- Bullock, S. (2002). La fenología de plantas en Chamelá, en: *Historia Natural de Chamelá*, Noguera, F.A., J.H. Vega, A.N. García y M. Quesada (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 491–498.
- Bullock, S.H y J.A. Solís (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22, 22–35.
- Caritat, A., E. García-Berthou, R. Lapeña, y L. Vilar (2006). Litter production in a *Quercus suber* forest of Montseny (NE Spain) and its relationship to meteorological conditions. *Annals of Forest Science*, 63, 791–800.
- Castellanos, J., M. Maas, y J. Kummerov (1991). Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil*, 131, 225–253.
- Castro-Marín, G., R. Nygård, B. Gonzáles y P.C. Odén (2005). Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology and Management*, 208, 63–75.

- Ceccon, E., S. Sánchez, y J. Campo (2004). Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forest of differing successional status in Yucatan, México: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology*, 170, 277–285.
- Cescatti, A. (2007). Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: methodology and comparison with standard thresholding techniques. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143, 1–12.
- Chapin, F.S. y V.T. Eviner (2005). Primary production. *Biogeochemistry*, 8, 215–247.
- Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M.A. Cairns, J.Q. Chambers, D. Eamus, H. Folster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.P. Lescure, B.W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riera, y T. Yamakura (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145, 87–99.
- Chave, J., H. Muller-Landau, T. Baker, T. Easdale, H. ter Steege, y C.O. Webb. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16, 2356–2367.
- Chave, J., J. Olivier, F. Bongers, P. Châtelet, P.M. Forget, P. van der Meer, N. Norden, B. Riéra y P. Charles-Dominique (2008). Above-ground biomass and productivity in a rain forest of Eastern South America. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 355–366.
- Chaves, M.M., J.S. Pereira, J. Maroco, M.L. Rodrigues, C.P.P. Ricardo, M.L. Osório, I. Carvalho, T. Faria y C. Pinheiro (2002). How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89, 907–916.
- Chazdon, R.L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession, en: *Tropical Forest Community Ecology*, Carson, W.P. y Schnitzer, S.A. (eds). Wiley-Blackwell. Oxford. pp. 384–408.
- Chazdon, R.L. (2014). *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 449.

- Chazdon, R.L. y R.A. Montgomery (2001). Carbon acquisition by tropical forest plants, en: *Ecología de bosque lluvioso Neotropical*, Guariguata, M. y G. Kattan (eds). IICA, Costa Rica. pp. 225–250.
- Chen, J.M. y T.A. Black (1992). Defining Leaf-Area Index for Non-Flat Leaves. *Plant Cell and Environment*, 15, 421–429.
- Chen, J.M., T.A. Black y R.S. Adams (1991). Evaluation of hemispherical photography for determining plant area index and geometry of a forest stand. *Agricultural and Forest Meteorology*, 56, 129–143.
- Chen, J.M., A. Govind, O. Sonnentag, Y. Zhang, A. Barr y B. Amiro (2006). Leaf area index measurements at Fluxnet-Canada forest sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140, 257–268.
- Chen, J.M., P.M. Rich, S.T. Gower, J.M. Norman y S. Plummer (1997). Leaf area index of boreal forests: theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research*, 102, 29429–29443.
- Chuine, I. y E. Beaubien (2001). Phenology is a major determinant of temperate tree range. *Ecology Letters*, 4, 500–510.
- Clark, D.A., S. Brown, D.W. Kicklighter, J.Q. Chambers, J.R. Thomlinson, y J. Ni (2001a). Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11, 356–370.
- Clark D.A., S. Brown, D.W. Kicklighter, J.D. Chambers, J.R. Thomlinson, J. Ni y E. Holland (2001b). Net primary production in tropical forest: An evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, 11 (2), 371–384.
- Clark, D. y D. Clark (2000). Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137, 185–198.
- Clark, D.B., M.W. Palmer y D.A. Clark (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80, 2662–2675.

- Cohen, W.B., T.K. Maier-Sperger, S.T. Gower y D.P. Turner (2003). An improved strategy for regression of biophysical variables and Landsat ETM+ data. *Remote Sensing of Environment*, 84, 561–571.
- Couteaux, M.M., P. Bottner y B. Berg (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 63–66.
- Cramer, W., D.W. Kicklighter, A. Bondeau, B. Moore III, G. Churkina, M. Nemry, A. Ruimy y A.L. Schloss (1999). Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Global Change Biology*, 5, 1–15.
- Cutini, A., G. Matteucci y G. Mugnozza (1998). Estimation of leaf area index with the Li-Cor LAI 2000 in deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 105, 55–65.
- Daniels, A.E., K. Painter, y J. Southworth (2008). Milpa imprint on the tropical dry forest landscape in Yucatan, Mexico: Remote sensing and field measurement of edge vegetation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 123, 293–304.
- Dawns, M.I., C.E. Mullins, D.F.P.R. Burslem, S.R. Paton y J.W. Dalling (2002). Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant Soil*, 238, 79–90.
- De Jong, B.H.J. (2013). Spatial distribution of biomass and links to reported disturbances in tropical lowlands forests of southern Mexico. *Carbon Management*, 4, 601–615.
- De Jong, B.H.J., C. Anaya, O. Masera, M. Olgún, F. Paz, J. Etchevers, R.D. Martínez, G. Guerrero y C. Balbontín (2010). Greenhouse gas emissions between 1993 and 2002 from land-use change and forestry in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 260, 1689–1701.
- De la Maza, C.L., J. Hernández, M. Rodríguez, F. Escobedo y D.J. Nowak (2003). Proyecto FONDEFF D00I 1078 Informe Técnico Biomasa. Desarrollo de un sistema de la vegetación urbana con fines de descontaminación atmosférica y de apoyo a la toma de decisiones a nivel municipal. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales, Departamento de Manejo de Recursos Forestales. Chile. pp 20.

- Del Valle-Arango, J.I. (2003). Descomposición de la hojarasca fina en bosques pantanosos del Pacífico Colombiano. *Interciencia*, 28 (3), 148–153.
- Devineau, J.L. (1976). Principales caractéristiques physiologiques et floristiques des formations forestières de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). *Annales de l'Université d'Abidjan*, 9, 274–303.
- Dixon, R.K., S. Brown, R.A. Houghton, A.M. Solomon, M.C. Trexler y J. Wisniewski (1994). Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Science*, 263, 185–190.
- Dupuy, J.M., J.L. Hernández-Stefanoni, R.A. Hernandez-Juárez, E. Tetetla-Rangel, J.O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F.J. Tun-Dzul y F. May-Pat (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatán, Mexico. *Biotropica*, 44 (2), 151–162.
- Easmus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen Woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 11–16.
- Eckhart, K., L. Breuer, y H.G. Frede (2003). Parameter uncertainty and the significance of simulated land use change effects. *Journal of Hydrology*, 273, 164–176.
- Eriksson, H., L. Eklundh, K. Hall, y A. Lindroth (2005). Estimating LAI in deciduous forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology* 129, 27–37.
- Espinosa, C. I., O. Cabrera, A. Escudero y A. Luzuriaga (2011). *What* Factors Affect Diversity and Species Composition of Endangered Tumbesian Dry Forests in Southern Ecuador. *Biotropica*, 43,15–22.
- Ewel, J.J. (1977). Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Géographie et d'Ecologie Tropicales*, 1 (2), 103–117.
- Facelli, J.M. y S.T.A. Pickett (2008). Plant litter: its dynamics and effects on plant community. *Botanical Review*, 57, 1–32.

- FAO. (2001). Forest resources assessment 2000, main report. FAO forestry paper 140. FAO, Rome.
Disponibile en: <http://www.fao.org/docrep/004/y1997e/y1997e00.htm>
[Acceso 21 agosto 2013].
- FAO. (2010). Global Forest Resources Assessment 2010. FAO Forestry, Rome. pp. 376.
- Fassnacht, K.S., S.T. Gower, J.M. Norman y R.E. McMurtrie (1994). A comparison of optical and direct methods for estimating foliage surface area index in forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 71, 183–207.
- Fernandes, R.F., F. Butson, S.G. Leblanc y R. Latifovic (2003). Landsat-5 TM and Landsat 7 ETM+ based accuracy assessment of leaf area index products for Canada derived from SPOT-4 VEGETATION data. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 29, 241–258.
- Fernández, R.J. y N. Trillo (2005). La textura del suelo como fuente de heterogeneidad: sus efectos sobre la oferta de agua para las plantas, en: *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas: un homenaje a Rolando J.C. León*, Oesterheld, M., M.R. Aguiar, C.M. Ghersa y J.M. Paruelo (eds). Agronomía UBA, Buenos Aires, Argentina. pp. 171–191.
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312 (8), 109–114.
- Flores, J.S., R. Durán y J.J. Ortiz (2010). Ecosistemas y comunidades: comunidades vegetales terrestres, en: *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. Mérida, Yucatán, México. pp. 125–129.
- Flores, J.S. e I.C. Espejel (1994). Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México.
- Fonseca, W., J.M.R. Benayas y F.E. Alice (2011). Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 262, 1400–1408.

- Fournier, R.A., D. Mailly, J.M. Walter y K. Soudani (2003). Indirect measurement of forest canopy structure from in situ optical sensors. En *Methods for Remote Sensing of Forests: Concepts and Case Studies*. Wulder, M. y S. Franklin (eds). Kluwer Academic Press, Dordrecht. pp. 77–114.
- França, J.S., R.S. Gregório, J. D'arc. Paula, J.F. Gonçalves Jr., F.A. Ferreira y M. Callisto (2009). Composition and dynamics of allochthonous organic matter inputs and benthic standing stocks in a Brazilian stream. *Marine and Freshwater Research*, 60, 990–998.
- Frankie, G.W., H.G. Baker y P.A. Opler (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62, 881–919.
- Galicia, L., J. López-Blanco, A.E. Zarco-Arista, V. Philipps y F. García-Oliva (1999). The relationships between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena*, 136, 153–164.
- García, E. (1973). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. 2 Ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 246.
- García-Oliva, F., A. Camou, y J.M. Maass (2002). El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano, en: *Historia Natural de Chamelá*, Noguera, F.A., J.H. Vega, A.N. García y M. Quesada (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 3–10.
- Gentry, A.H. (1992). Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservation significance. *Oikos*, 63, 19–28.
- Gerhardt, K. y H. Hytterbon (1992). Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forest, an introduction. *Journal of Vegetation Science*, 3, 361–364.
- Glenn-Lewin, D.C. y E. van der Maarel (1992). Patterns and processes of vegetation dynamics, en: *Plant Succession - Theory and Prediction*, Glenn-Lewin, D.C., R. K. Peet y T.T. Veblen (eds). pp. 11–59.

- Gómez-Pompa, A., J.S. Flores, y V. Sosa (1987). The 'pet kot': a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia*, 12, 10–95.
- Gonçalves Jr., J.F., R. de Souza Rezende, R.S. Gregório y G.C. Valentin (2014). Relationship between dynamics of litterfall and riparian plant species in a tropical stream. *Limnologica*, 44, 40–48.
- Gotsch, S.G., J.S. Powers y M.T. Lerdau (2010). Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons. *Plant Ecology*, 211, 133–146.
- Gower, S.T., C.J. Kucharik, y J.M. Norman (1999). Direct and indirect estimation of leaf area index, fAPAR, and Net Primary Production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 70, 29–51.
- Grace, J., E. Mitchard y E. Gloor (2014). Perturbations in the carbon budget of the tropics. *Global Change Biology*, 20, 3238–3255.
- Griscom, P.H. y M.S. Ashton (2011). Restoration of tropical dry forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, 148, 185–206.
- Guariguata, M. y R. Ostertag (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185–206.
- Hairiah, K., S. Dewi, F. Agus, S. Velarde, A. Ekadinata, S. Rahayu y M. van Noordwijk (2010). *Measuring Carbon Stocks Across Land Use Systems: A Manual*. World Agroforestry Centre (ICRAF), SEA Regional Office, Bogor, Indonesia. pp.155.
- Hemisfer. (2014). Hemisfer 1.5.3. Online help.
- Hernández-Stefanoni, J.L., J.M. Dupuy, F. Tun Dzul y F. May (2012). Influencia de la estructura del paisaje y la edad de sucesión sobre la diversidad de especies y la biomasa aérea a diferentes escalas, en: *Planeación de uso del suelo a nivel de paisaje en el Sur de Yucatán*, Hernández-Stefanoni, J.L. y J.M. Dupuy (coords).

- Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. Mérida, Yucatán, México. pp. 51–64.
- Hernández-Stefanoni, J.L., K.D. Johnson, B.D. Cook, J.M. Dupuy, R. Birdsey, A. Peduzzi, y F. Tun-Dzul (2015). Estimating species richness and biomass of tropical dry forests using LIDAR during leaf-on and leaf-off canopy conditions. *Applied Vegetation Science*, 18, 724–732.
- Hoekstra, J.M., T.M. Boucher, T.H. Ricketts y C. Roberts (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8, 23–29.
- Honorio, E.N. y T.R. Baker (2010). Manual para el monitoreo del ciclo del carbono en bosques amazónicos. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana. Universidad de Leeds. Lima, Perú. pp. 54.
- Houghton, R.A. (2005). Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology*, 11, 945–958.
- Huang, Y., G.A. Sánchez–Azofoifa, B. Rivard y M. Quesada (2013). Linkages between ecosystem structure, composition and leaf area index along a tropical dry forest chronosequence in Mexico, en: *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*, Sanchez-Azofoifa, A., J.S. Powers, G.W. Fernandes y M. Quesada (eds). CRC Press. pp. 556.
- Huante, P., V.L. Barradas y E. Rincón (2002). Ecofisiología vegetal, en: *Historia Natural de Chamelá*, Noguera, F.A., J.H. Vega, A.N. García M. y Quesada (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 473–489.
- Hughes, R.F., J.B. Kauffman y V.J. Jaramillo (2000). Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a Humid Tropical Region of Mexico. *Ecological Applications*, 10, 515–527.
- Inagaki, Y., S. Miura y A. Kohzu (2004). Effects of forest type and stand age on litterfall quality and soil N dynamics in Shikoku district, southern Japan. *Forest Ecology and Management*, 202, 107–117.

- Inoue, A., K. Yamamoto y N. Mizoue (2011). Comparison of automatic and interactive thresholding of hemispherical photography. *Journal of Forest Science*, 57, 78–87.
- IPCC, (2007). Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación). IPCC, Ginebra, Suiza. pp. 104.
- Isaac, S.R. y M.A. Nair (2006). Litter dynamics of six multipurpose trees in a homegarden in Southern Kerala, India. *Journal of Agroforestry System*, 67,203–213.
- Ishihara, M.I. y T. Hiura (2011). Modelling leaf área index from litter collection and tree data in a deciduous broadleaf forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 1016–1022.
- Janzen, D. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 105–116.
- John, R., J.W. Dalling, K.E. Harms, J.B. Yavitt, R.F. Stallsrd, M. Mirabello, S.P. Hubbel, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo y R.B. Foster (2007). Soil nutrients influence spatial distribution of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 864–869.
- Jonckheere, I., S. Fleck, K. Nackaerts, B. Muys, P. Coppin, M. Weiss y F. Baret (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121 (1–2), 19–35.
- Jonckheere, I, K. Nackaerts, B. Muys y P. Coppin (2005). Assessment of automatic gap fraction estimation of forests from digital hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 132, 96–114.
- Jones, M.M., H. Tuomisto, D. Borcard, P. Legendre, D.B. Clark y P.C. Olivas (2008). Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593–604.

- Jurik, T.W., G.M. Briggs y D.M. Gates (1985). A comparison of four methods for determining leaf area index in successional hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 15, 1154–1158.
- Kalácska, M., J.C. Calvo-Alvarado y G.A. Sánchez-Azofeira (2005). Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of sucesion. *Tree physiology*, 25, 733–744.
- Kalácska, M., G. Sánchez, J. Calvo, M. Quesada, B. Rivard y D. Janzen (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 200, 227–247.
- Kale, M., S. Singh y P.S. Roy (2005). Estimation of Leaf Area Index in dry deciduous forests from IRS-WiFS in central India, *International Journal of Remote Sensing*, 26, 21, 4855–4867.
- Karl, T.R. y K.E. Trenberth (2005). What is Climate Change?, en: *Climate Change and Biodiversity*, Lovejoy, T.E. y L. Hannah (eds). Yale University Press, Michigan, USA. pp. 15–28.
- Kennard, D.K. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 53–66.
- Ketterings, Q.M., R. Coe, M. V. Noordwijk, Y. Ambagau y C.A. Palm (2001). Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 146, 199–209.
- Knapp, A. y M. Smith (2001). Variation among biomass in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291, 481–484.
- Kozłowski, T.T., P.J. Kramer y S.G. Pallardy (1991). *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, New York. pp. 657.

- Kucharik, C.J., J.M. Norman y S.T. Gower (1998). Measurements of branch area and adjusting leaf area index indirect measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 91, 69–88.
- Kummerov, J., J. Castellanos, M. Maas y A. Larigauderie (1990). Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio*, 90, 73–80.
- Lawrence, D. (2005). Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of Southern Mexico. *Biotropica*, 37(4), 561–570.
- Leblanc, S.G., y J.M. Chen (2001). A practical scheme for correcting multiple scattering effects on optical LAI measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 110, 125–139.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E.A. Pérez-García y J.A. Meave (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40 (4), 422–431.
- Lebrija-Trejos, E., J.A. Meave, L. Poorter, E.A. Pérez-García y F. Bongers (2010a). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 267–275.
- Lebrija-Trejos, E., E.A. Pérez-García, J.A. Meave, F. Bongers y L. Poorter (2010b). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91 (2), 386–398.
- Ledesma, M., C.A. Carranza y M. Balzarini (2010). Estimación de la biomasa foliar de *Prosopis flexuosa* mediante relaciones alométricas. *Agriscientia*, XXVII (2), 87–96.
- Lee, H., D. Zhou, Y. Jung, J. Wisniewski y J. Sathaye (1996). Greenhouse gas emissions inventory and mitigation strategies for asian and pacific countries: Summary of workshop presentations and working group discussions. *Ambio*, 25, 220–228.

- León-Rico, R. (2003). Efectos de la descomposición, la frugivoría y la remoción de frutos y semillas de especies arbóreas sobre los patrones de descomposición in situ en el suelo de la selva húmeda, en: *Ecología del Suelo en la Selva Tropical Húmeda de México*, Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (eds). Instituto de Biología. Facultad de Ciencias. Instituto de Ecología, AC, Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 89–107.
- Linares-Palomino, R., L.P. Kvist, Z. Aguirre-Mendoza, C. Gonzales-Inca (2010). Diversity and endemism of woody plant species in the Equatorial Pacific seasonally dry forests. *Biodiversity and Conservation*, 19, 169–185.
- Liu, C., C.J. Westman, B. Berg, W. Kutsch, G.Z. Wang, R. Man y H. Ilvesniemi (2004). Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forest in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 105–114.
- Liu, Z., G. Jin y M. Zhou (2016) Evaluation and correction of optically derived leaf area index in different temperate forests. *Biogeosciences and Forestry*, 9, 55–62.
- Liu, Z., X. Wang, J.M. Chen, C. Wang y G. Jin (2015). On improving the accuracy of digital hemispherical photography measurements of seasonal leaf area index variation in deciduous broadleaf forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 45, 721–731.
- Lobo, J.A., M. Quesada, K.E. Stoner, E.J. Fuchs, Y. Herrerías-Diego, J. Rojas y G. Saborío (2003). Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*, 90, 1054–1063.
- Lonsdale, W.M. (1988). Predicting the amount of litterfall in forest of the world. *Annals of Botany*, 61, 319–324.
- Lott, E.J. y T.H. Atkinson (2002). Biodiversidad y fitogeografía de Chamelá-Cuixmala, Jalisco, en: *Historia Natural de Chamelá*, Noguera, F.A., J.H. Vega, A.N. García, y M. Quesada (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 99–136.
- Lugo, A.E., J.A. González-Liboy, B. Cintrón y K. Dugger (1978). Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*, 10, 278–291.

- Maass, J.M., P. Balvanera, A. Castillo, G.C. Daily, H.A. Mooney, P. Ehrlich, M. Quesada, A. Miranda, V.J. Jaramillo, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrizar, H. Cotler, J. López-Blanco, A. Pérez-Jiménez, A. Búrquez, C. Tinoco, G. Ceballos, L. Barraza, R. Ayala, y J. Sarukhán (2005). Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society*, 10 (1), 17.
- Maass, J.M. y A. Burgos (2011). Water Dynamics at the Ecosystem Level in Seasonally Dry Tropical Forests, en: *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, Dirzo, R., H.Mooney, G. Ceballos y H. Young, (eds). Island Press. Washington, USA. pp. 141–156.
- Maass, J.M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán (2002). Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamelá, Jalisco, en: *Historia Natural de Chamelá*, Noguera, F.A., J.H. Vega, A.N. García, y M. Quesada (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 525–542.
- Maass, J.M., J.M. Vose, W.T. Swank y A. Martínez-Yrizar (1995). Seasonal changes in leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management*, 74, 171–180.
- Maddison, A. (2009). *Historical Statistics for the World Economy: 1–2001 AD*. Disponible en: <http://www.ggdnc.net/maddison/> [Acceso 27 octubre 2013].
- Maguire, D.A., J.C. Brissette y L. Gu (1998). Crown structure and growth efficiency of red spruce in uneven-aged, mixed-species stands in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 1233–1240.
- Malhi, Y. (2012). The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 100, 65–75.

- Malhi, Y., M. Silman, N. Salinas, M. Bush, P. Meir y S. Atchi (2010). Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, 16, 3171–3175.
- Mantovani, M., A.R. Ruschel, M. Sedrez dos Reis, A. Puchalski y R.O. Nodari (2003). Fenología reproductiva de especies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Revista Árvore*, 27, 451–458.
- Márdero, S., E. Nickl, B. Schmook, L. Schneider, J. Rogan, Z. Christman y D. Lawrence (2012). Sequías en el sur de la Península de Yucatán: Análisis de la variabilidad anual y estacional de la precipitación. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México*, 78, 19–33.
- Markesteyn, L., J. Iraipi, F. Bongers y L. Poorter (2010). Seasonal variation in soil and water potentials in a Bolivian tropical moist and dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 497–508.
- Martens, S.N., S.L. Ustin y R.A. Rousseau (1993). Estimation of tree canopy leaf area index by gap fraction analysis. *Forest Ecology and Management*, 61, 91–108.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán (1990). Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 137–154.
- Martínez de Saavedra, J. y G. Sánchez (2000). El proceso de cuantificación nacional de los sumideros de carbono en los sistemas forestales españoles. SPCAN-DGCN, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, España. pp. 8.
- Martins, S.V. y R.R. Rodrigues (1999). Produção de serapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. *Revista Brasileira Botânica*, 22 (3), 405–412.
- Martinuzzi, S., W.A. Gould, L.A. Vierling, A.T. Hudak, R.F. Nelson y J.S. Evans (2012). Quantifying Tropical Dry Forest Type and Succession: Substantial Improvement with LiDAR. *Biotropica*, 0 (0), 1–12.

- Mason, E.G., M. Diepstraten, G.L. Pinjuv y J.P. Lasserre (2012). Comparison of direct and indirect leaf area index measurements of *Pinus radiata* D. Don. *Agricultural and Forest Meteorology*, 166–167, 113–119.
- Maza-Villalobos, S., P. Balvanera y M. Martínez-Ramos (2011). Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: Contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica*, 43 (6), 666–675.
- McIntosh, R.P. (1999). The succession of succession, a lexical chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 80, 256–65.
- McLaren, K.P. y M.A. McDonald (2005). Seasonal patterns of Flowering and Fruiting in a Dry Tropical Forest in Jamaica. *Biotropica*, 37(4), 584–590.
- McLaren, K.P., M. McDonald, J. Hal y J. Healey (2005). Predicting species response to disturbance from size class distributions of adults and saplings in a Jamaica tropical dry forest. *Plant Ecology*, 181, 64–84.
- McNaughton, S; M. Oosterheld, D. Frank y K. Williams (1989). Ecosystem - level patterns of primary productivity and herbivore in terrestrial habitats. *Nature*, 341, 142–144.
- McNeill, J.R. (2000). *Something New Under the Sun: An Environmental History of the Twentieth Century*. Norton, New York, USA. pp. 421.
- Medina, E. y H. Klinge (1983). Productivity of tropical forests and tropical woodlands, en: *Physiological Plant Ecology IV. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12D*, Lange, O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds). Springer, New York, pp. 281–303.
- Meentemeyer, V., E.O. Box y R.T. Thompson (1982). World patterns and amounts of terrestrial litter production. *BioScience*, 32, 125–128.
- Méndez-Alonzo, R., F. Pineda-García, H. Paz, J.A. Rosell y M.E. Olson (2013). Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees*, 27, 745–754.

- Miles, L., A.C. Newton, R. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, J.E. Gordon (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 491–505.
- Miranda, F. y E. Hernández-X (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29–179.
- Moraes, R., W.B.C. Dellitti y Y. Struffaldi (1999). Litterfall and litter nutrient content In two Brazilian Tropical Forests. *Brazilian Journal of Botany*, 22, 9–16.
- Morin, P.J. (2011). *Community Ecology*. 2 Ed. Willey Blackwell, Oxford. pp. 424.
- Muhlia, A. y F. García-Oliva (eds) (2008). Plan científico del Programa Mexicano del Carbono. pp. 19.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67–88.
- Mussche, S., R. Samson, L. Nachtergale, A. de Schrijver, R. Lemeur y N. Lust (2001). A comparison of optical and direct methods for monitoring the seasonal dynamics of leaf area index in deciduous forests. *Silva Fennica*, 35, 373–384.
- Myneni, R.B., S. Hoffman, Y. Knyazikhin, J.L. Privette, J. Glassy, Y. Tian, Y. Wang, X. Song, Y. Zhang, G.R. Smith, A. Lotsch, M. Friedl, J.T. Morisette, P. Votava, R.R. Nemani y S.W. Running (2002). Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed PAR from year one of MODIS data. *Remote Sensing of Environment*, 83, 214 – 231.
- Myster, R.W. (2001). Mechanisms of plant response to gradients and after disturbances. *The Botanical Review*, 64 (4), 441–52.
- Newbould, P. (1967). Methods for estimating the primary production of forest. IBP. Hanbook N° 2. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 59.

- Nobis, M. y U. Hunziker (2005): Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology*, 128, 243–250.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B.H.J. De Jong y F.D.Gurri-García (2007). Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, 67–82.
- Ochoa-Gaona, S., I. Pérez Hernández y B.H.J. de Jong (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 56 (2), 657–673.
- Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262–270.
- Olivas, P.C., S.F. Oberbauer, D.B. Clark, D.A. Clark, M.G. Ryan, J.J. O'Brien y H. Ordoñez (2013). Comparison of direct and indirect methods for assessing leaf area index across a tropical rain forest landscape. *Agricultural and Forest Meteorology*, 177, 110–116.
- Olmsted, I., J. González-Iturbe, J. Granados, R. Duran y F. Tun-Dzul (1999). Vegetación de la Península de Yucatán, en: *Atlas de Procesos Territoriales del Estado de Yucatán*, García, A. y J. Córdova (eds). Facultad de Arquitectura. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 184–194.
- Olson, J.S. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44 (2), 322–331.
- Ordoñez, J.A. y O. Maser (2001). Captura de carbono ante el cambio climático. *Madera y Bosques*, 7 (1), 3–12.
- Orellana, R., G. Islebe y C. Espadas (2003). Presente, pasado y futuro de los climas de la Península de Yucatán, en: *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*, Colunga-García Marín P. y A. Larqué-Saavedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. México. pp. 37–52.

- Orellana, R., C. Espadas, C. Conde y C. Gay (2009). Atlas Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. Mérida, Yucatán, México. pp. 111.
- Osborne, P.L. (2000). Tropical Ecosystems and Ecological Concepts. Cambridge University Press, Nueva York. pp. 442.
- Pan, Y., R.A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P.E. Kauppi, W.A. Kurz, O.A. Phillips, A. Shvidenko, S.L. Lewis, J.G. Canadell, P. Ciais, R.B. Jackson, S.W. Pacala, A.D. McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch y D. Hayes (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Pardé, J. (1980). Forest Biomass. Forests products abstracts. Review Article. Commonwealth Forestry Bureau, 41 (8), 343–361.
- Paruelo, J. y O. Sala (1995). Water losses in the Patagonian steppe: a modelling approach. *Ecology*, 76, 510–520.
- Paruelo, J.M., A. Beltrán, E.G. Jobbagy, O.E. Sala y R.A. Golluscio (1998). The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, 8, 85–101.
- Paruelo, J., O. Sala y A. Beltrán (2000). Long-term dynamics of water and carbon in semi arid ecosystems: a gradient analysis in the Patagonian steppe. *Plant Ecology*, 150, 133–143.
- Pavón, N.P., O. Briones y J. Flores-Rivas (2005). Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*, 60, 1–13.
- Peña-Claros, M., L. Poorter, A. Alarcón, G. Blate, U. Choque, T.S. Fredericksen, M.J. Justiniano, C. Leño, J.C. Licona, W. Pariona, F.E. Putz, L. Quevedo y M. Toledo (2012). Soil effects on forest structure and diversity in a moist and a dry tropical forest. *Biotropica*, 44, 276–283.
- Phillips, O., S. Lewis, T. Baker, K. Chao y N. Hihuchi (2008). The changing Amazon forest. *The Royal Society*, 363, 1819–1827.

- Pineda-García, F., H. Paz y F.C. Meinzer (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: The interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment*, 36, 405–418.
- Pinto, S.I.C., S.V. Martins, N.F. de Barros y H.C. Teixeira Dias (2008). Produção de serapilheira em dois estádios sucessionais de floresta estacional semidecidual na reserva mata do paraíso, em Viçosa, MG. *R. Árvore*, Viçosa-MG, 32 (3), 545–556.
- PNUMA, ORDALC y SEMARNAT (2004). El Cambio Climático en América Latina y el Caribe. Universidad San Paulo Brasil, Unidad de Cambio Climático, Ministerio de Salud y Medio Ambiente de Argentina, GRID Arendal. Versión Preliminar. pp. 98.
- Portillo-Quintero, C.A. y G.A. Sánchez-Azofeifa (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143, 144–155.
- Powers, J.S., J.M. Becknell, J. Irving y D. Pérez-Aviles (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258, 959–970.
- Preuhsler, T., A. Bastrup-Birk y E. Beuker (2006). Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests Part IX Phenological Observations. United Nations Economic Commission for Europe Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution. International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests.
Disponibile en: <http://www.metla.fi/eu/icp/phenology/manual>
[Acceso 29 octubre 2013].
- Pueschel, P., H. Buddenbaum y J. Hill (2012). An efficient approach to standardizing the processing of hemispherical images for the estimation of forest structural attributes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 160, 1–13.
- Quesada, M., G.A. Sánchez-Azofeifa, M. Álvarez-Añorve, K.E. Stoner, L. Ávila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M.M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G.W. Fernandes,

- J.Gamon, M. Lopezraiza-Mikel, D. Lawrence, L.P. Cerdeira-Morellato, J.S. Powers, F.S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014–1024.
- Ramírez-Guardado, M.A. (2015). Estimación del carbono retenido en la biomasa aérea en una selva tropical de Yucatán, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. pp. 111.
- Read, L. y D. Lawrence (2003). Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forest of the Yucatán. *Ecological Applications*, 13, 85–97.
- Reich, P.B. (1995). Phenology of tropical forests: Patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany*, 73, 164–174.
- Reiners, W.A., A.F. Bowman, W.F.J. Parsons y M. Keller (1994). Tropical rain forest conversion to pasture: change in vegetation and soil properties. *Ecological Applications*, 4, 363–377.
- Renolfi, R., F. Dallatea, H. Pérez y C. Kunst (1986). Métodos de estimación de biomasa aérea (hojas) de especies leñosas arbóreas y arbustivas. INTA, FAO, UNESCO, MAB. pp. 16.
- Reynolds, J., P. Kemp y J. Tenhunen (2000). Effects of long-term rainfall variability on evapotranspiration and soil water distribution in the Chihuahuan Desert: a modeling analysis. *Plant Ecology*, 150, 145–159.
- Reyes-Pantoja, F. (2013). Proyecto Fortalecimiento REDD+ y Cooperación Sur-Sur. Disponible en: [www. http://mrv.cnf.gob.mx](http://mrv.cnf.gob.mx) [Acceso 29 noviembre 2013].
- Rhoads, A.G., S.P. Hamburg, T.J. Fahey, T.G. Siccama y R. Kobe (2004). Comparing direct and indirect methods for assessing canopy structure in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 584–591.

- Rhoades, C.C., G.E. Eckert y D.C. Coleman (2000). Soil carbon differences among forest, agriculture and secondary vegetation in Lower Montane Ecuador. *Ecological Applications*, 10, 497–505.
- Riaño, D., P. Vaughan, E. Chuvieco, P.J. Zarco-Tejada y S. Ustin (2005). Estimation of fuel moisture content by inversion of radiative transfer models to simulate equivalent water thickness and dry matter content: analysis at leaf and canopy level. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 43, 819–826.
- Rich, P.M. (1990). Characterizing Plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews*, 5, 13–29.
- Rico-Gray, V. y J.G. García-Franco (1992). Vegetation and soil of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 3, 617–684.
- Rueda, X. (2010). Understanding deforestation in the southern Yucatan: insights from a sub-regional, multi-temporal analysis. *Regional Environmental Change*, 10, 175–189.
- Rzedowski, J. (2006). *La Vegetación de México*. 1 Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 504.
- Sabogal, C. (1992). Regeneration of tropical dry forest in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science*, 3, 407–416.
- Sala, E., L. Parton, A. Joyce y K. Lauenroth (1988). Primary production of the central grassland region of the United States: spatial pattern and major controls. *Ecology*, 69, 40–45.
- Salas, J.S. y A. Infante (2006). Producción primaria neta aérea en algunos ecosistemas y estimaciones de biomasa en plantaciones forestales. *Rev. For. Lat.* 40, 47–70.
- Sanches, M., D. Prieto, C. Peral, C. Tamburi, R. Caseri y R. Berazain (2003). Producción de hojarasca en un bosque semidecíduo estacional en Sao Pedro, Potirendaba, Sao Paulo, Brasil. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 24 (1–2), 173–176.

- Sánchez, G. y J. Álvarez-Sánchez (1995). Litterfall in primary and secondary tropical forests of Mexico. *Tropical Ecology*, 36, 191–201.
- Schleppi, P., M. Conedera, I. Sedivy y A. Thimonier (2007). Correcting non-linearity and slope effects in the estimation of the leaf area index of forests from hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*, 144, 236–242.
- Schlesinger, W.H. (1997). *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. 2 Ed. Academic Press, San Diego, USA. pp. 558.
- Schulze, E.D. (1982). Plant life forms and their carbon, water, and nutrient relations. En: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, Vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin, pp. 615–676.
- Scurlock, J.M.O., G.P. Asner, y S.T. Gower (2001). Worldwide historical estimates of leaf area index, 1932-2000. ORNL Technical Memorandum ORNL/TM-2001/268. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge, Tennessee. pp. 34.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez (2003). Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 169, 259–271.
- Sierra C.A., M. Harmon, F. Moreno y J.I. Del Valle (2007). Spatial and temporal variability of net ecosystem production in a tropical forest: testing the hypothesis of a significant carbon sink. *Global Change Biology*, 13, 838–853.
- Smith, J., C. Sabogal, W. Jong, y D. Kaimowitz (1997). Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Center for International Forestry Research. Occasional paper No. 13. Bogor, Indonesia. pp. 36.
- Sokal, R.R y F.J. Rohlf (1995). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3 Ed. W.H. Freeman, New York, USA. pp. 887.
- SPSS Inc. (2007). *SPSS Statistics software*. Version 16.0.

- Steffen, W., P.J. Crutzen y J.R. McNeill (2007). The Anthropocene: are humans now overwhelming the great forces of nature? *Ambio* 36 (8), 614–621.
- Stoner, K.E. y G.A. Sánchez-Azofeifa (2009). Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management*, 258, 903–906.
- Strojan, C.L., F.B. Turner y R. Castetter (1979). Litterfall from shrubs in the northern Mojave desert. *Ecology*, 60, 891–900.
- Sundarapandian, S.M. y P.S. Swamy (1999). Litter production and leaf litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management*, 123, 231–244.
- Swaine, M.D., D. Lieberman y J.B. Hall (1990). Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetation*, 88, 31–51.
- Talora, D.C. y P.C. Morellato (2000). Fenología de especies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23, 13–26
- Theriault, M., A. Hufty, y F. Sheriff (1985). El efecto de las variaciones latitudinales estacionales de la radiación solar recibida sobre superficies inclinadas en la definición de las pendientes de solana y umbría. *Paralelo*, 37 (8–9), 621–638.
- Thimonier, A., I. Sedivy y P. Schleppi (2010). Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzaerland: a comparison of methods. *European Journal of Forest Research*, 129, 543–562.
- Thuille, A. y E.D. Schulze (2006). Carbon dynamics in successional and afforested spruce stands in Thuringia and the Alps. *Global Change Biology*, 12, 325–342.
- Tianxiang, L., Y. Pan, H. Ouyang, P. Shi, J. Luo, Z. Yu y Q. Lu (2004). Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 345–358.

- Toledo, M., L. Poorter, M. Peña-Claros, A. Alarcon, J. Balcazar, C. Leño, J.C. Licona y F. Bongers (2011). Climate and soil drive forest structure in Bolivian lowland forests, *Journal of Tropical Ecology*, 27, 333–345.
- Tovar-Pescador, J., D. Pozo-Vázquez, J.A. Ruiz-Arias, J. Batlles, G. López y J.L. Bosch (2006). On the use of the digital elevation model to estimate the solar radiation in areas of complex topography. *Meteorological Applications*, 13, 279–287.
- Trejo, I. y R. Dirzo (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94, 133–142.
- Trofymow, J.A., H.F. Barclay y K.M. McCullough (1991). Annual rates and elemental concentrations of litter fall in thinned and fertilized Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 1601–1615.
- Turner, D.P., W.B. Cohen, R.E. Kennedy, H.S. Fassnacht y J.M. Briggs (1999). Relationships between leaf area index and TM spectral vegetation indices across three temperate zone sites. *Remote Sensing of Environment*, 70, 52–68.
- UNEP - United Nations Environment. (2001). *Climate Change. Information Sheets* Switzerland, UNEP, UNFCCC. Information Kit: pp. 62.
- UNFCCC - United Nations Framework Convention on Climate Change. (1992). *Convención marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático*.
Disponible en: <http://unfccc.int/resource/docs/convkp/convsp.pdf>
[Acceso 29 noviembre 2013].
- UN-REDD PROGRAMME. (2009). *Newsletter*.
Disponible en: www.un-redd.org
[Acceso 29 noviembre 2013].
- Vaccaro, S., M.F. Arturi, J.F. Goya, J.L. Frangi y G. Piccolo (2003). Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones, Argentina. *Interciencia*, 28 (9), 521–527.

- Valdez-Hernández, M., J.L. Andrade, P.C. Jackson y M. Rebolledo-Vieyra (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: Effects of environmental and physiological factors. *Plant Soil*, 329 (1–2), 155–71.
- Valdez-Lazalde, J.R., M.J. González-Guillen y H.M. De los Santos-Posadas (2006). Estimación de cobertura arbórea mediante imágenes satelitales multiespectrales de alta resolución. *Agrociencia*, 40, 383–394.
- Van der Maarel, E. (1996). Vegetation dynamics and dynamic vegetation science. *Acta Botanica Neerlandica*, 45 (4), 421–442.
- Van Gardingen, P.R., G.E. Jackson, S. Hernandez-Daumas, G. Russell y L. Sharp (1999). Leaf area index estimates obtained for clumped canopies using hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 94, 243–257.
- Vargas, R., F. Paz y B.H.J. de Jong (2013). Quantification of forest degradation and belowground carbon dynamics: ongoing challenges for monitoring, reporting and verification activities for REDD+. *Carbon Management*, 4 (6), 579–582.
- Vasicék, F. (1974). Litter fall from the tree layer in a floodplain forest. En: *Ecosystem study on floodplain forest in Southern Moravia. Czechoslovak IBP report No 4. Univ. Agric. Brno. pp. 49–60.*
- Velasco, S., O. Champo, M.L. España y F. Baret (2010). Estimación del Índice De Área Foliar en la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33, 169–174.
- Vitousek, P. (1984). Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology*, 65, 285–298.
- Vitousek, P. M. y R.L. Sanford (1986). Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review Ecology and Systematics*, 17, 137–167.
- Vose, J.M. y H.L. Allen (1988). Leaf area, stemwood growth, and nutritional relationships in loblolly pine. *Forest Science*, 34, 547–563.

- Wali, M.K. (1999). Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and soil*, 213, 195–220.
- Walker, L.R. y R. del Moral (2003). *Primary succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 456.
- Walker, W., A. Baccini, M. Nepstad, N. Horning, D. Knight, E. Braun, y A. Bausch (2011). *Guía de Campo para la Estimación de Biomasa y Carbono Forestal*. Versión 1.0. Woods Hole Research Center, Falmouth, Massachusetts, USA. pp. 53.
- Wantzen, K.M., C.M. Yule, K. Tockner, W.J. Junk (2008). Riparian wetlands of tropical streams, en: *Tropical Ecology Stream*, Dudgeon, D. (ed). Academic Press, London. pp.199–217.
- Wang, L., E.R. Hunt, J.J. Qu, X. Hao y C.S.T. Daughtry (2011). Towards estimation of canopy foliar biomass with spectral reflectance measurements. *Remote Sensing of Environment*, 115, 836–840.
- Waring, R.H. (1983). Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. *Advances in Ecological Research*, 13, 327–354.
- Whigham, D.F., P. Zugastý-Towle, E. Cabrera-Cano, J. O’neill y E. Ley (1990). The effect of anual variation in precipitation on growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatan of Mexico. *Tropical Ecologym*, 31 (2), 23–34.
- White, D.A. y C.S. Hood (2004). Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forest of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science*, 15, 151–160.
- Whittaker, R. (1975). *Communities and ecosystems*. Macmillan Publishing Co, USA. pp. 386.
- Wieder, R.K. y S. Wright (1995). Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 76 (6), 1971–1979.

Williams-Linera, G. y J. Tolome (1996). Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica*, 28 (4b), 649–656.

Yebra, M., E. Chuvieco, y D. Riaño (2008). Estimation of live fuel moisture content from MODIS images for fire risk assessment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148, 523–536.

Zhang, Y., J.M. Chen y J.R. Miller (2005). Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 133, 166–181.

Zhou, X. y M.A. Hemstrom (2009). Estimating aboveground tree biomass on forest land in the Pacific Northwest: a comparison of approaches. Res. Pap. PNW-RP-584. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. pp. 18.