



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**ESTIMACIÓN DIRECTA E INDIRECTA DEL
ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR (IAF) Y SU
MODELACIÓN CON LIDAR EN UN BOSQUE
TROPICAL SECO DE YUCATÁN**

Tesis que presenta

ANA CRISTINA NAFARRATE HECHT

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2017

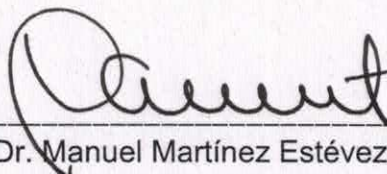
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **ANA CRISTINA NAFARRATE HECHT** titulado **“ESTIMACIÓN DIRECTA E INDIRECTA DEL ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR (IAF) Y SU MODELACIÓN CON LIDAR EN UN BOSQUE TROPICAL SECO DE YUCATÁN”** fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de los Dres. Juan Manuel Dupuy Raday y José Luis Hernández Stefanoni, 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 11 de mayo de 2017.

Mérida, Yucatán, México, a 11 de mayo de 2017.

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 regirán 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: Ana C. Nafarrate

Nombre: ANA CRISTINA NAFARRATE HECHT

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca con el numero de apoyo 378777 que me fue otorgada en el marco del Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC).

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), en especial a todos los investigadores y personal de la Unidad de Recursos Naturales, quienes me abrieron las puertas y fueron parte esencial de mi formación académica y desarrollo personal a lo largo de este proceso.

A los Dres. Juan Manuel Dupuy Rada y José Luis Hernández Stefanoni, co-directores de este trabajo, por su guía, su confianza y por siempre tener las puertas abiertas.

A las Dras. Casandra Reyes y Alicia Peduzzi, miembros de mi comité tutorial, quienes semestre con semestre aportaron su conocimiento y sus comentarios siempre constructivos.

Al Dr. Gregorio Ángeles, miembro del comité revisor, por el tiempo dedicado a la lectura y mejoría de esta tesis.

Al M.C. Juan Pablo Caamal Sosa por todo su apoyo antes y durante las salidas a campo.

A la Reserva Biocultural Kaxil-Kiuic por facilitarme el trabajo de campo y permitirme trabajar en sus instalaciones.

A todos mis compañeros de posgrado, que aligeraron incluso los días mas complicados de este proceso. Y a todos aquellos que, de una u otra manera, me ayudaron a lograr culminar esta etapa satisfactoriamente.

DEDICATORIAS

Este es un logro personal importante, una meta que tenía clara incluso desde antes de iniciar la licenciatura. Pero una cosa es mas clara aún: no lo habría logrado sola. Así que le dedico estos años de estudio, lectura, noches largas, y ataques de insectos desconocidos en campo a:

Fernando, por sembrar en mí el gusto por la naturaleza y la capacidad de asombro;

Cristina, por impulsarme siempre a seguir mi camino y, enseñarme con el ejemplo a no dejarme vencer por la duda o el miedo;

Greta, por preocuparse por los alacranes, serpientes, avispas y cuanta alimaña hay en campo;

Luis, por estar siempre ahí para hacerme reír un rato;

Alejandro, por ser mi centro y mi cómplice desde que esta aventura era sólo una idea lejana. Así como por aguantar las ausencias y malos humores cuando la presión se volvía ineludible;

Abril, Paola, y Mariana, por ser mi familia en esta ciudad y compartir historias;

Ruperta, por siempre ser feliz.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE TABLAS	iv
ABREVIATURAS.....	v
RESÚMEN	a
ABSTRACT	b
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I.	3
ANTECEDENTES.....	3
1.1 ¿Qué es el Índice de Área Foliar (IAF)?.....	3
1.2 ¿Cuál es la importancia de conocer el IAF?.....	3
1.3 ¿Por qué IAF y no biomasa?	4
1.4 ¿Qué factores afectan al IAF?	5
1.4.1 Estacionalidad	5
1.4.2 Topografía y su efecto sobre el suelo y la vegetación	7
1.5 ¿Cómo se calcula el IAF?	8
1.5.1 Fotografías Hemisféricas.....	10
1.5.2 Sensores remotos.....	13
1.5.3 LiDAR aéreo	14
OBJETIVO GENERAL	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
HIPÓTESIS.....	17
CAPÍTULO II. METODOLOGÍA	19
2.1. Área de estudio	19
2.2. Diseño experimental	20
2.3 Técnica de muestreo destructivo para obtención de Área Foliar Específica (AFE).....	22
2.4 Obtención de Índice de Área Foliar a partir de hojarasca.....	26
2.5 Obtención de Índice de Área Foliar a partir de Fotografías Hemisféricas	27
2.6 Obtención de datos LiDAR y cálculo de variables del dosel.....	27

2.7 Creación de modelo de IAF a partir de datos LiDAR	30
CAPÍTULO III. RESULTADOS	33
3.1 Especies de mayor importancia.	33
3.2 Área Foliar Específica (AFE) a nivel de especie.....	33
3.3 Concentración de carbono foliar a nivel de especie	35
3.4 Índice de Área Foliar obtenido a partir de colecta de hojarasca	36
3.5 Índice de Área Foliar obtenido a partir de Fotografías Hemisféricas.....	38
3.6 Modelo de Índice de Área Foliar a partir de datos LiDAR	40
CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN	47
4.1 Especies de mayor importancia.	47
4.2 Área Foliar Específica (AFE) a nivel de especie.....	47
4.3 Concentración de carbono foliar a nivel de especie	50
4.4 Índice de área foliar obtenido a partir de colecta de hojarasca	50
4.5 Índice de Área Foliar obtenido a partir de Fotografías Hemisféricas.....	52
4.6 Modelo de índice de área foliar apartir de datos LiDAR	55
CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	59
Conclusiones	59
Perspectivas	60
ANEXOS	63
A) PROTOCOLO DE TRATAMIENTO PRE-PROCESAMIENTO Y BINARIZACIÓN DE LAS FOTOGRAFÍAS HEMISFÉRICAS.	63
LITERATURA CITADA.....	66

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.0 Ubicación del área de estudio en la Península de Yucatán y del área de estudio Reserva Biocultural Kaxil Kiuic. (Mapa modificado a partir de mapa original de Juan Pablo Caamal Sosa).....	19
Figura 2.1 Reserva Biocultural Kaxil Kiuic, área de estudio con extensión de 9 km ² . Diseño experimental de las 32 parcelas de medición dentro del área de 3 x 3 km.....	21
Figura 2.2 Esquema utilizado para seleccionar de manera aleatoria las 8 áreas de la copa de cada individuo donde tomar las muestras de hojas.....	24
Figura 2.3 Ejemplo de captura de pantalla de la utilización de software ImageJ para transformar la imagen a color en imagen binaria.....	25
Figura 2.4 Esquema de colocación de las trampas de hojarasca alrededor del centro de la parcela	26
Figura 2.5 Resumen de las especificaciones técnicas de los vuelos de adquisición de datos LiDAR.	28
Figura 3.1 Comportamiento del Área Foliar Específica (AFE) por especie (en cm ² /gr de peso seco) y por temporada (lluvias o sequía).....	35
Figura 3.2 Comparativo entre IAF obtenido mediante AFE promedio aritmético (directo), AFE ponderada (directo) e IAF obtenido mediante FH (indirecto) para cada parcela de medición.....	37
Figura 3.3 Boxplot comparativo de valores de IAF de las 32 parcelas para temporada de máximo tejido foliar (lluvias) y mínimo tejido foliar (estiaje).....	39
Figura 3.4 Boxplot comparativo del IAF de ambas temporadas: lluvias (izquierda), y estiaje (derecha), para sitios planos y sitios con pendiente. Es posible apreciar de forma visual que no existen diferencias significativas entre ambas condiciones topográficas (p>0.05).....	40
Figura 3.5 Superior: Gráfico de componentes para la temporada de lluvias (agosto 2012). Inferior: Gráfico de 3 componentes para la temporada de sequía (abril 2013).....	44

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.0 Lista de de métricas obtenidas con el comando <i>gridmetrics</i> de FUSION® 3.42 de Robert McGaughey (2013).....	29
Tabla 3.0 Tabla con los valores de Índice de Valor de Importancia para las 11 especies seleccionadas en la selva de Kaxil Kiuic, en orden descendente	33
Tabla 3.1 Área Foliar Específica (AFE) por especie en cm ² /gr y por temporada de lluvias o sequía, así como la diferencia existente entre ambos valores de AFE expresada en porcentaje.....	34
Tabla 3.2 Porcentaje de concentración de Carbono en tejido foliar para las 11 especies con mayor IVI, en orden descendente.....	36
Tabla 3.3 Valores de IAF por sitio utilizando ambos valores promedio de AFE (aritmético y ponderado).....	36
Tabla 3.4 Comparativo entre IAF obtenido mediante AFE ponderada e IAF obtenido mediante FH.....	37
Tabla 3.5 IAF obtenido a partir de fotografías hemisféricas binarizadas para los 32 sitios. Comparativo entre temporadas (lluvias/estiaje) y entre condiciones topográficas (plano/cerro).....	38
Tabla 3.6 Resumen de componentes de Análisis de Componentes Principales a partir de las métricas de LIDAR.....	41
Tabla 3.7 Resumen estadístico de la regresión lineal múltiple para las temporadas de máximo follaje (agosto 2012) y de mínimo follaje (abril 2013).....	45

ABREVIATURAS

AFE	Área Foliar Específica
AFP	Área Foliar Proyectada
BTS	Bosque Tropical Seco
CHM	Canopy Height Model/Modelo de Altura del Dosel
CICY	Centro de Investigación Científica de Yucatán
CONABIO	Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad
CONAFOR	Comisión Nacional Forestal y de Suelos
DEM	Digital Elevation Model/Modelo de Elevación Digital
DN	Diámetro Normal
DSM	Digital Surface Model/Modelo Digital de Superficie
DTM	Digital Terrain Model/Modelo Digital de Terreno
fAPAR	Fraction of Absorbed Photosynthetically Active Radiation/Fracción de Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida
FH	Fotografías hemisféricas
IAF	Índice de Área Foliar
IMU	Inertial Measuring Unit/Unidad de Medición Inercial
INFyS	Inventario Nacional Forestal y de Suelos
IVI	Índice de Valor de Importancia
LAS	Laser Aerial Scanner/Escaneo Aéreo con Láser
LiDAR	Light Detection and Ranging

LPI	Light Penetration Index/Índice de Penetración del Láser
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index/Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada
PCA	Análisis de Componentes Principales
PPN	Producción Primaria Neta
REDD+	Reducción de Emisiones de gases de efecto invernadero causadas por la Deforestación y Degradación de los bosques, la conservación y el incremento de las capturas de CO ₂
SMIC	Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono
SMS	Selva Mediana Subcaducifolia

RESÚMEN

El Índice de Área Foliar (IAF) nos proporciona información acerca de la cantidad de superficie fotosintética presente con relación a la superficie total del ecosistema o área de estudio y se relaciona con procesos vitales como la fotosíntesis, la respiración, y la productividad. Este trabajo de investigación tuvo como objetivo cuantificar el IAF y generar modelos que permitan obtener una estimación espacial continua y precisa del mismo, tanto para la estación de lluvias (mayor cantidad de tejido foliar) como para la de estiaje (menor cantidad de tejido foliar) en la Selva Mediana Subcaducifolia del Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) Kaxil Kiuic, Yucatán, México. Se obtuvieron valores de IAF por medio de fotografías hemisféricas con una precisión aceptable (sub-estimación de entre 20 y 36.5 %) y valores medios significativamente diferentes ($p < 0.05$) entre la temporada de lluvias (3.37) y la de estiaje (2.49). El efecto de la topografía (caracterizada por la pendiente promedio) sobre el IAF no fue significativo para ninguna temporada ($p > 0.05$). El IAF obtenido mediante el Área Foliar Específica (AFE) ponderada con el Índice de Valor de Importancia de las especies (IVI) y censos de hojarasca redujo la diferencia entre los valores obtenidos de manera directa y los valores obtenidos por fotografías en un 10 a 19%.

Las variables generadas con los datos LiDAR presentaron alta multicolinealidad, por lo que se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para reducir los datos de la temporada de lluvias a 2 componentes que explicaron el 99% de la variación, y los de la temporada de sequía a 3 componentes que explicaron el 85% de la variación. Los modelos de regresión lineal tuvieron valores bajos de R^2 (0.33 para lluvias y 0.35 para sequía) y, no mostraron diferencias entre las dos temporadas en la capacidad de predicción del IAF ($p > 0.05$).

ABSTRACT

The Leaf Area Index (LAI) provides information on the amount of photosynthetic surface in relation to the total surface of the ecosystem or research site and is related to vital processes, such as photosynthesis, respiration, and productivity. The objective of this study was to quantify the LAI and to generate models that would allow a precise and continuous spatial estimation of this index for two seasons (wet season with complete leaf flush and dry season after leaf fall) in the subdeciduous Tropical Dry Forest (TDF) of the Intensive Carbon Monitoring Site Kaxil Kiuic Site in Yucatan, Mexico. The values of LAI obtained indirectly utilizing hemispherical photographs had an acceptable accuracy (20 to 36.5% underestimation) and significant differences ($p < 0.05$) in mean values between the leaf flush season (3.37) and the leaf fall season (2.49). The effect of topography (gauged by average slope) on LAI was not statistically significant for either season ($p > 0.05$). The LAI obtained directly by multiplying monthly litterfall production by the Specific Leaf Area (SLA) of tree species weighed by their Importance Value Index (IVI) reduced the under-estimation of LAI obtained by indirect measurements (photographs) by 10 to 19%.

The LiDAR based variables showed a high multicollinearity, which was dealt with by applying a Principal Component Analysis (PCA). This reduced the leaf flush (rainy) season data to two components which, combined, explained 99% of the variation and the leaf fall (dry) season data to three components that, combined, explained 85% of the variation. The multiple regression models had low R^2 values (0.33 for leaf flush season and 0.35 for leaf fall season), and showed no difference between the seasons in their capacity to estimate LAI ($p > 0.05$).

INTRODUCCIÓN

Los humanos desde nuestra aparición hemos afectado al planeta y continuamos haciéndolo de diversas maneras y a un ritmo cada vez mas acelerado: cambiando el uso de suelo de grandes extensiones, contaminando los cuerpos de agua, modificando los ciclos biogeoquímicos de los elementos, etc. La variabilidad en las repuestas de nuestro medio está dada por la complejidad de los procesos y las variables que puedan verse afectadas. Así, aún cuando ejemplos de muchos de estos cambios ya han sido caracterizados, existe incertidumbre sobre los efectos que tienen estos cambios en los diferentes ecosistemas y en la biodiversidad (Kaláscka *et al.*, 2005; Gower *et al.*, 1999), al grado de requerir de una mayor exploración que nos permita entender y, tal vez, predecir dichos efectos.

Un problema apremiante al que nos enfrentamos hoy en día es el cambio climático, causado en gran parte por el aumento del CO² en la atmósfera, uno de los principales gases causantes del efecto invernadero. Ante esta problemática surge la necesidad de caracterizar y cuantificar los ecosistemas de acuerdo a su capacidad para captar Carbono y así identificar y conservar a aquellos que puedan funcionar a manera de sumideros. Los científicos han utilizado el Índice de Área Foliar (IAF), la producción primaria neta (PPN), la biomasa y, más recientemente, la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida (fAPAR) como parámetros para examinar el impacto de dichos cambios globales sobre el metabolismo de los ecosistemas terrestres (Gower *et al.*, 1999).

El Índice de Área Foliar (IAF) nos proporciona información acerca de la cantidad de superficie fotosintética presente con relación a la superficie total del ecosistema o área de estudio. El IAF tiene una relación indirecta con procesos vitales como la fotosíntesis, la respiración, y la productividad, ya que son las estructuras foliares las que interceptan y por tanto regulan la cantidad de luz que va penetrando a niveles mas bajos del dosel, misma que a su vez controla los procesos ecofisiológicos fotodependientes de la vegetación (Aguirre-Salado *et al.*, 2011). A su vez, la cantidad de superficie foliar se ve influenciada por factores bióticos y abióticos, como la composición florística, la edad de sucesión vegetal, la topografía de la zona, las propiedades del suelo y las estaciones del año, entre otros.

Existen distintas técnicas para la medición y/o estimación del IAF. Por un lado, tenemos las técnicas directas, que generalmente implican la cosecha de las hojas o de hojarasca y aplicación de ecuaciones alométricas a los diámetros de los individuos (Gower *et al.*, 1999); y, por otro lado, las técnicas indirectas que consisten en la utilización de equipos comerciales (como LiCor LAI-2000, TRAC, etc), fotografías hemisféricas o imágenes obtenidas mediante sensores remotos (SPOT5, Landsat, LiDAR, etc). Ambas tienen sus ventajas y desventajas, que serán discutidas en detalle en el Capítulo I. Por otro lado, el uso de sensores remotos para obtener estimaciones continuas de variables como el IAF en un paisaje a partir de sólo algunas mediciones puntuales en campo a manera de calibradores ha ido ganando partidarios día con día (Peduzzi *et al.*, 2012). Estos instrumentos permiten minimizar la carga que implica el trabajo de campo, a la vez que maximizan el área de cobertura y la cantidad de información que de ella se puede obtener (Olivas *et al.*, 2013; Aguirre-Salado *et al.*, 2011; Gower *et al.*, 1999).

En este trabajo de investigación se aprovechó la información detallada de parcelas de estudio del Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) Kaxil Kiuic y la existencia de insumos obtenidos mediante sensores remotos para investigar la relación existente entre el IAF y los datos LiDAR en la Selva Mediana Subcaducifolia del SMIC. Primero se obtuvo el IAF por un medio directo (área foliar específica y censos de hojarasca), que permitió conocer el error en la estimación del método indirecto (fotografías hemisféricas), para después crear modelos de regresión que permitieron estimar la distribución espacial del IAF en el área de estudio basado en la relación existente entre dicho índice y las métricas obtenidas con LiDAR para dos temporadas (lluvia/estiaje).

CAPÍTULO I.

ANTECEDENTES

1.1 ¿Qué es el Índice de Área Foliar (IAF)?

El Índice de Área Foliar (IAF) es un concepto que fue definido por primera vez en 1947 por J. Watson como el total del área de una cara del tejido fotosintético por la unidad de superficie del terreno (Watson, 1947). Una manera más práctica y fácil de entender este concepto consiste en verlo como la representación de la cantidad de superficie foliar (m^2) que se encuentra en una determinada superficie de terreno (m^2) (Aguirre-Salado *et al.*, 2011). Cabe señalar que dicha definición se mantiene vigente, es utilizada por diversos autores (Aguirre-Salado *et al.*, 2011; Jonckheere *et al.*, 2004; Chen y Black, 1992) y es la que estaremos manejando en este estudio.

La definición presentada es válida para especies de hoja ancha (como las que encontramos en nuestra área de estudio), pero representa un problema en las coníferas y especies con hojas que no son planas, donde es necesario calcular el IAF de las acículas mediante aproximaciones distintas como el Área Foliar Proyectada (AFP) (Bolstad y Goer, 1990).

1.2 ¿Cuál es la importancia de conocer el IAF?

El tejido foliar juega un papel clave en procesos de intercambio de energía y gases (ej. CO_2 y vapor de agua) entre el ecosistema terrestre y la atmósfera. Conocer la cantidad y distribución espacial de dicho tejido es fundamental para poder estimar la interceptación de radiación solar, de agua de lluvia y, por lo tanto, la fotosíntesis, transpiración y respiración de las hojas (Olivas *et al.*, 2013). Como resultado de dichas interacciones, el área foliar variará conforme a procesos hidrológicos, biogeoquímicos y biofísicos (Peduzzi *et al.*, 2012). De la misma manera, el reclutamiento de nuevas plantas en un sitio y su crecimiento y distribución espacial y temporal van a verse afectados directamente por la cantidad de tejido foliar en el dosel que intercepte la luz solar e intercepte y transpire el agua (Moser *et al.*, 2007).

El área foliar, junto con la biomasa, tiene una estrecha relación con la productividad, lo que a su vez se relaciona con el almacenamiento de carbono y el crecimiento de las plantas. Así, este índice es una variable clave en modelos ecológicos regionales y globales (Yang *et al.*, 2006; Bonan, 1993).

1.3 ¿Por qué IAF y no biomasa?

El IAF es una de las características más importantes de la estructura del dosel, ya que afecta las condiciones micrometeorológicas (luz, agua, temperatura, humedad, etc.) y regula los intercambios de energía y de materia (agua y carbono) entre la vegetación y la atmósfera (Bréda, 2003; Chason *et al.*, 1991). Cualquier cambio en el IAF (por heladas, tormentas, defoliación, sequía, etc.) es acompañado por modificaciones en la productividad del rodal (Bréda, 2003).

Por su parte, la biomasa aérea es definida por FAO (GIEC, 2003) como todo el tejido vegetal que se encuentra por encima del suelo incluyendo el tronco, el tocón, las ramas, la corteza, las semillas y las hojas. Si bien la biomasa aérea se encuentra más estrechamente relacionada con la producción primaria neta (PPN) y los almacenes de carbono que el IAF, su medición directa es mucho más laboriosa, dado que implica la cosecha del individuo completo y su transporte al laboratorio. Esto requiere de mucho tiempo y recursos, lo cual dificulta obtener medidas repetidas en el espacio y el tiempo. Sin embargo, es posible estimar la biomasa aérea de manera precisa con la utilización de ecuaciones alométricas. La contraparte de dichas ecuaciones está en que su obtención es definitivamente costosa (tanto en tiempo como en recursos monetarios) y destructiva. Por lo que en la mayoría de los casos los investigadores se ven obligados a utilizar ecuaciones creadas en sitios distintos al cual están trabajando, que además suele tener una composición florística distinta, lo que puede derivar en un error importante en la precisión de los valores de biomasa obtenidos.

El IAF es una variable que se relaciona con la productividad primaria y cuya medición requiere de menor inversión de tiempo y presupuesto. Diversos estudios han demostrado que el IAF se encuentra fuertemente ligado a la producción de biomasa, además de ser uno

de los mayores controles sobre la producción primaria (Gao *et al.*, 2013; Vyas *et al.*, 2010; Pokorný *et al.*, 2008; Cowling y Field, 2003). Así, el IAF nos suministra información para poder estimar, de manera indirecta, la Producción Primaria Neta (PPN), el aumento de biomasa aérea de los individuos y sus implicaciones en los ciclos del carbono y otros nutrientes (Jarlan *et al.*, 2008). Por otra parte, el IAF es más sensible al estrés y responde con mayor rapidez a los cambios en el ambiente, por lo que puede ser utilizado como indicador más temprano que la biomasa aérea, que suele ser más estable a través de las variaciones interanuales dado que la mayoría se concentra en el tronco (Casandra Reyes en comunicación personal).

1.4 ¿Qué factores afectan al IAF?

El IAF varía tanto en tiempo como en espacio. Las variaciones estacionales en el IAF pueden deberse a una variedad de factores, entre los que se incluyen cambios generados por el desarrollo del rodal, el crecimiento de las especies, su genética y su arquitectura, las condiciones climáticas, las propiedades del suelo, los contaminantes aéreos y gases, y la herbivoría, entre otros (Pokorný *et al.*, 2008; Jonckheere *et al.*, 2004).

El sitio de estudio donde se realizó este trabajo presenta vegetación tropical, de Selva Mediana Subcaducifolia. Las lluvias ocurren durante el verano, dando lugar a dos estaciones bien delimitadas: la de lluvia y la de estiaje (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2005). Debido a esto es que se presenta una variación temporal importante en la cantidad de tejido foliar asociada a la estrategia de perder las hojas como respuesta a la sequía. Otra característica importante en el sitio es la topografía, ya que se encuentra localizado en una sierra con pendientes moderadas (de hasta 25°) (Flores y Espejel, 2004).

1.4.1 Estacionalidad

Las selvas tropicales secas presentan una marcada fenología estacional como respuesta a la duración y severidad de la sequía. La fenología se define como el estudio de los fenómenos biológicos que se presentan periódicamente acoplados a ritmos estacionales y que tienen relación con el clima y con el curso anual del tiempo atmosférico en un

determinado lugar (AEMET, 2016). La pérdida de las hojas es una estrategia común para reducir la pérdida de agua. Muchas especies logran sobrevivir a largos periodos de estiaje gracias a la pérdida de hojas (Gao *et al.*, 2013). En la mayoría de las especies vegetales de los bosques tropicales secos, el crecimiento, la reproducción, la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, se encuentran limitados a la corta temporada de lluvias (Sanchez-Azofeifa *et al.*, 2005), aunque existen excepciones. A pesar de que muchas de las especies leñosas en los bosques tropicales secos son de hojas caducifolias, el número de especies o incluso de individuos con este tipo de respuesta fenológica varía según la etapa sucesional (o de regeneración) y la topografía (Kalácska *et al.*, 2005). Podemos distinguir cuatro tipos de estrategias: 1) Perennes, que conservan la totalidad de sus hojas; 2) semi-decíduas, que pierden sólo una parte de sus hojas; 3) brevi-decíduas, que pierden sus hojas por un periodo corto de tiempo (2 a 3 semanas); y 4) caducifolias, que pierden la totalidad de sus hojas por un periodo de tiempo mas largo (mas de 3 semanas). De esta manera, la cuantificación de los cambios temporales en el IAF en las selvas tropicales secas resulta de importancia para lograr entender sus procesos ecosistémicos (Maass *et al.*, 1995). La clasificación de la fenología foliar de las especies consideradas en este estudio se incluyen en la Tabla 3.1.

Kalácska *et al.* (2005) encontraron variación estacional en el IAF en una selva tropical seca, resaltando la diferencia en los tiempos de desprendimiento de las hojas según la forma de crecimiento (árboles, arbustos o lianas) y la edad sucesional. Esta asincronía en el IAF tiene implicaciones importantes a nivel regional si el IAF está siendo obtenido a partir de datos de sensores remotos basados en una sola escena o de imágenes obtenidas durante las temporadas de transición. De ahí la necesidad de realizar análisis a partir de imágenes multi-temporales como en el presente trabajo.

La presencia o ausencia de tejido foliar afecta también la eficiencia de las metodologías indirectas para la medición de las variables estructurales (tejido foliar en este caso particular) y su utilización para la creación de un modelo predictivo del IAF. White *et al.* (2013) resaltan que el obtener datos LAS durante la época de sequía, cuando encontramos una menor cantidad de tejido foliar, impacta negativamente la exactitud con la que podemos estimar variables dasométricas del dosel y positivamente la precisión del modelo de elevación digital (DEM) generado. Ocurre lo inverso para los datos LAS obtenidos durante

la época de mayor cantidad de tejido foliar, en las que el DEM se ve impactado negativamente por los pocos pulsos que logran penetrar hasta el suelo y las variables dasométricas de la vegetación son calculadas con mayor precisión.

1.4.2 Topografía y su efecto sobre el suelo y la vegetación

La composición de especies y su estructura están fuertemente asociadas con las propiedades de los suelos (Almazán-Núñez *et al.*, 2012), las cuales a su vez se asocian con elementos de la topografía como la elevación y la pendiente (John *et al.*, 2007). Se ha encontrado que las variables edáficas pueden explicar cerca de 50% de la variación en la composición de especies leñosas en una selva seca caducifolia de Yucatán (Dupuy *et al.*, 2012).

La topografía afecta la redistribución del agua superficial y subterránea y, por ende, la humedad presente en la zona de raíces. Así mismo, ejerce un efecto pronunciado sobre la distribución espacial y la magnitud de la productividad y captura de carbono debido a la dependencia existente entre la conductividad estomática y el agua en el suelo (Chen *et al.*, 2013). La remoción de las partículas del suelo por la lluvia disminuye la profundidad del suelo de las laderas, mientras que el suelo en la base de las laderas se vuelve más profundo con los materiales erosionados por salpicadura y arrastre (Morgan, 1996). Consistentemente, resultados expuestos por Dupuy *et al.* (2012) en la Reserva Biocultural Kaxil-Kiuic en Yucatán indicaron que las laderas tienen una capa delgada de suelo rico en nutrientes y contenido rocoso, mientras que las áreas planas tienen suelos más profundos con un alto contenido de arcillas. La posición topográfica influye de manera importante en la estructura y la diversidad de la vegetación presente a través de cambios en la profundidad y pedregosidad del suelo y la disponibilidad de agua en el mismo (Dupuy *et al.*, 2012; White y Hood, 2004). La menor biomasa presente en los cerros, comparados con las planicies, está asociada con una menor profundidad y mayor pedregosidad y una menor disponibilidad de agua del suelo (Dupuy *et al.*, 2012).

Los cambios en la cobertura del dosel se encuentran con frecuencia ligados al contenido de humedad del suelo (Dermody *et al.*, 2007), una disminución en la humedad del suelo

puede tener un efecto positivo (mayor) o negativo (menor) sobre la cantidad de tejido foliar y, por ende, sobre el IAF. Poulter *et al.* (1990) encontraron que el IAF es insensible a los cambios en profundidad del suelo. Un estudio realizado en un ecosistema de bosque templado de especies latifoliadas (Meier *et al.*, 2008) encontró que, contrariamente a lo reportado en la mayor parte de la literatura, el IAF aumentaba conforme disminuía la precipitación. Concluyeron que el incremento en el área foliar no estaba en función simplemente de la disponibilidad de agua, sino también de factores abióticos como el suministro de nitrógeno, que tiende a incrementarse en sitios más secos, supliendo así el efecto negativo de la falta de agua en el desarrollo foliar.

Spadavecchia *et al.* (2008) realizaron un estudio sobre el efecto que tienen la topografía y sus componentes sobre el IAF en la región del Ártico en Suecia. Encontraron que la topografía tiene un efecto directo sobre el IAF y que éste se incrementa entre 32 y 16% conforme disminuye la pendiente. A su vez, un cambio en el IAF ejercerá influencia directa e indirecta sobre las propiedades del suelo. La cantidad de hojarasca en el dosel, (y por lo tanto el IAF) determina en parte la cantidad de biomasa seca (mantillo) que habrá sobre el suelo, mientras que las aperturas en el dosel determinan la cantidad luz que llegará a los estratos más bajos. Esta luz estimulará el crecimiento de plantas bajo el dosel, alterando (junto con el mantillo) la cantidad de humedad en el suelo (Öztürk, 2014).

1.5 ¿Cómo se calcula el IAF?

A grandes rasgos existen 2 maneras para estimar el IAF: directa e indirecta.

La forma directa, conocida también como destructiva, consiste en salir a campo y emplear algún método de colecta/cosecha de tejido foliar que será utilizado para la obtención del AFE y su posterior multiplicación por el material foliar colectado en trampas de hojarasca. Esto, a escalas pequeñas requiere de personal, tiempo y presupuesto vastos, pero a escalas mayores y en sitios con mayor riqueza de especies representa una tarea titánica que muy rara vez puede llevarse a cabo por limitaciones de presupuesto y personal (Olivas *et al.*, 2013; Sacardi-Biudes *et al.*, 2013; Bréda, 2003; Chason *et al.*, 1991). A pesar de ser logísticamente complicados, éstos métodos directos son muy precisos, ya que, si el

muestreo está bien realizado, se reduce el error al mínimo y la sub- o sobre- estimación del IAF es prácticamente inexistente (Jonckheere *et al.*, 2004).

Una manera de minimizar tanto el daño al individuo muestreado como el tiempo requerido para el procesamiento de las muestras consiste en utilizar sub-muestras para la determinación del área foliar específica (AFE), que se define como la relación existente entre el área que ocupa el tejido foliar fresco y el peso seco del mismo. Existe una relación directa y positiva entre el AFE de las especies y la productividad del hábitat en donde éstas se encuentran, por ello el AFE es utilizada para convertir el peso seco de la hojarasca (capturada en un área conocida) a unidades de área de superficie fotosintética (Bouriaud *et al.*, 2003).

Por ejemplo, Olivas *et al.* (2013) cosecharon el material foliar en intervalos de 1.9 m en árboles de 3 a 45 m de altura y lo complementaron con la colecta de la hojarasca de una zona determinada previamente. Obtuvieron el AFE para las diferentes alturas del dosel de la siguiente manera: primero calcularon el área del tejido fresco, posteriormente lo llevaron a peso seco constante y así establecieron la relación entre área foliar y peso seco, por lo que si se cuenta con datos de hojarasca resulta conveniente estimar el Área Foliar Específica (AFE) para el sitio de estudio. Diversos autores (Olivas *et al.*, 2013; Clark *et al.*, 2008; Gower *et al.*, 1999) explican más a detalle la metodología de muestreo seguida y las razones detrás de dicho diseño.

La indirecta, u óptica, va desde medir la transmitancia de la luz (TRAC, LiCOR LAI-2000, Decagon AccuPAR), hasta calcular la cobertura del dosel y la fracción de espacios existentes entre las hojas (fotografías hemisféricas). Gower *et al.* (1999) acertadamente indican que los instrumentos ópticos que se utilizan para estimar IAF en realidad están estimando el IAF efectivo, ya que miden tanto las hojas como las ramas y demás tejidos vegetales. Es importante mencionar que todos los métodos indirectos requieren de una calibración si es que se quiere incrementar la exactitud de los valores obtenidos (Sacari-Biudes *et al.*, 2013; Bréda, 2003; Chason *et al.*, 1991) y con ello su confiabilidad.

Un método indirecto que es ampliamente utilizado es el de las ecuaciones alométricas, que se fundamentan en la relación existente entre el área foliar y alguna otra dimensión fácilmente cuantificable del árbol que soporta dicha biomasa foliar (i.e. altura del árbol,

diámetro a la altura del pecho, etc.) (Jonckheere *et al.*, 2004). Éstas tienen la limitante de que requieren de un muestreo destructivo para su generación, por lo que muchas veces se recurre a ecuaciones no específicas (creadas para otro sitio y/o una composición de especies distinta) para estimar el IAF, lo que resulta en errores considerables (Gower *et al.*, 1999).

Para poder interpolar los valores puntuales de IAF obtenidos tanto directa como indirectamente se recurre a la percepción remota, que mide la cantidad de energía reflejada (imágenes satelitales) o la densidad de la vegetación (LiDAR) y permite dilucidar la estructura tri-dimensional de una comunidad vegetal. A pesar de los importantes avances que se han logrado en el ámbito de tecnología óptica y de percepción remota, la obtención de valores de IAF directo en campo sigue siendo absolutamente necesaria ya que funciona a manera de calibrador que nos permiten relacionar los valores de radiación electromagnética obtenidos por dichos sensores con las mediciones hechas en campo. Dicha relación no es universal, pues cambia de un ecosistema a otro respondiendo a las características de las especies locales.

1.5.1 Fotografías Hemisféricas

El equipo requerido para esta técnica es económico en comparación con otros equipos desarrollados por casas comerciales, ya que sólo requiere de un lente hemisférico o de ojo de pescado (campo de visión de 180°), una cámara digital para tomar fotografías del dosel (apuntando hacia arriba) o del sotobosque (apuntando hacia abajo), y un trípé. Las fotografías son adquiridas rápidamente en campo y proveen al usuario con documentación permanente de la geometría del dosel (Rich, 1990). Resulta de importancia mencionar que esta metodología está basada en el supuesto teórico de que las hojas y las aperturas se distribuyen aleatoriamente en el dosel y no presentan agrupación. Se ha comprobado que el no cumplir con este supuesto no representa una fuente de error considerable, debido al desarrollo de ecuaciones para corregir el efecto de éste factor sobre el IAF calculado (Lang y Xiang, 1996; Chen y Cihlar, 1995;). Chen y Cihlar (1995) basan su ecuación en el hecho de que entre las aperturas del dosel pueden identificarse parches de cielo que no se esperarían fueran de tamaño tan grande en un dosel con distribución aleatoria. Así, se hace una separación de los parches grandes (estadísticamente poco probables) del resto del

dosel, incluyendo los (estadísticamente probables) parches pequeños y se obtiene un índice de agrupamiento Ω (omega) con el cual se corrige el valor de IAF. Por su parte, en el método desarrollado por Lang y Xiang (1996) la imagen es dividida tanto en anillos cenitales como en sectores azimutales y se estima, en primer lugar, el IAF para un grupo m de sectores. Después se repite el análisis sector por sector para cada grupo y, finalmente, se obtiene el IAF al promediar estos valores grupales.

La apertura del dosel (gap fraction en inglés), definida como la proporción de píxeles de cielo presentes en la fotografía, es el material básico de medición de los programas desarrollados para el análisis de fotografías hemisféricas (Jonckheere *et al.*, 2004), así como el elemento foliar sobre el cual están basados los cálculos de aproximación estadística y probabilística. Dicho de otra manera, el fundamento teórico de todas las mediciones estructurales indirectas está en la presunción de que la probabilidad de que la luz pase sin impedimentos a través del dosel es proporcional a la distancia de su trayectoria, y al tipo, densidad, orientación y distribución del follaje (Frazer *et al.*, 1997). Como resultado, la apertura del dosel como una función del ángulo cenital se convierte en la unidad de medición matemática, es decir, que el IAF es calculado mediante la inversión de la expresión de la apertura del dosel (Bréda, 2003).

Estas imágenes han probado ser una manera rápida y eficiente de medir atributos estructurales del dosel que nos permitan predecir patrones estacionales de la transmisión de la luz a través del mismo (Sasaki *et al.*, 2013; Jonckheere *et al.*, 2004; Hale y Edwards, 2002; Frazer *et al.*, 1997). Los programas de análisis creados para este tipo de imágenes se han desarrollado a un paso más lento, por lo que aún no es posible explotarlas al 100% de su potencial (Frazer *et al.*, 1997). La literatura reporta que, en su mayoría, esta metodología subestima los valores de IAF entre 16 y 60% (Olivas *et al.*, 2013; Kalácska *et al.*, 2005; Chen *et al.*, 1997), dependiendo de la temporada y del software y el proceso que se elija para su análisis.

A grandes rasgos, la metodología se compone de dos partes. La primera, en campo, donde se coloca el equipo con la ayuda del tripié, se posiciona completamente horizontal al dosel con la ayuda de un nivel de tres burbujas y se alinea la parte superior de la cámara con el norte verdadero con el apoyo de una brújula (Frazer *et al.*, 1997). Una vez tomadas las fotografías hemisféricas, se procede a la fase de gabinete, en la que se analizan las

imágenes con un software especializado. En esta segunda etapa, el primer paso es el de binarización de la imagen (Jonckheere *et al.*, 2004), que consiste en la transformación de una imagen a color a una en blanco y negro, donde el negro se asigna a todo aquello que impida el paso de la luz y el blanco a aquellas áreas de cielo abierto. La selección del umbral que distinga adecuadamente los píxeles que corresponden a vegetación de los de cielo es la parte más crítica del proceso ya que de ella depende la precisión del IAF calculado (Beckschäfer *et al.*, 2013). Este umbral óptimo que permite la distinción clara de los píxeles es encontrado mediante la búsqueda de los bordes en la imagen, mismos que son identificados gracias a que la diferencia existente en los gradientes de color entre píxeles vecinos (en cualquier combinación de los canales rojo, verde o azul) es sumamente pronunciada (Thimonier *et al.*, 2010).

Diversos programas (como CANEYE de M. Weiss y Baret ó Hemisfer de P. Schleppi) ponen a disposición del usuario un método automatizado de selección de umbral, cuya utilización es recomendable para asegurar un proceso consistente, repetible y sin sesgo por percepción del usuario (Beckschäfer *et al.*, 2013; Jonckheere *et al.*, 2004). Sin embargo, investigadores que han trabajado extensivamente con fotografías hemisféricas, han observado que la selección automática del umbral por parte del software no siempre genera una imagen binaria fiel a su contraparte a color (Frazer *et al.*, 1997), ya que puede erróneamente asignar el color negro (vegetación) a un píxel que debería ser clasificado como blanco (cielo); por ejemplo, una nube un tanto más oscura que el cielo que la rodea. Para evitar este tipo de problemas, las imágenes deberán ser pre-procesadas con la ayuda de otros programas (Ej. Side Look de M. Nobis, 2005) que permitan a un usuario experimentado mejorar el contraste entre píxeles y modificar el umbral (Frazer *et al.*, 1997), permitiendo así que la imagen binaria represente adecuadamente a la original.

Otra parte del proceso que requiere de atención especial se encuentra en la selección de la exposición adecuada al momento de la toma. Beckschäfer *et al.* (2013) revisaron 61 artículos publicados entre 1991 y 2012 en los cuales utilizaron la fotografía hemisférica e identificaron 10 métodos de exposición distinta, de los cuales 13 utilizan la función de exposición automática (en la cual la cámara decide autonomamente) y 5 el método conocido como “bracketing”, que consiste en la toma de una serie de fotografías hemisféricas con diferente exposición (sub-expuesta, exposición automática y sobre-

expuesta), para luego manualmente elegir la que tenga el mejor contraste entre la vegetación y el cielo.

Los valores de IAF obtenidos a partir de fotografías hemisféricas deben de ser calibrados con datos obtenidos en campo, ya que sólo así podrán ser utilizados para graduar valores provenientes de sensores remotos (Ej. escaneo láser aéreo y terrestre) (Seidel *et al.*, 2012; Richardson *et al.*, 2009; Danson *et al.*, 2007; Morsdorf *et al.*, 2006;).

1.5.2 Sensores remotos

La percepción remota está basada en el hecho de que los diferentes objetos presentes en la superficie terrestre interactúan de forma específica con el espectro electromagnético de la luz (firma espectral), reflejando y emitiendo radiación electromagnética. En el caso de la vegetación, los minerales, el agua y los pigmentos (ej. clorofila) contenidos en sus tejidos presentan picos opuestos de absorción dentro los espectros visible e infrarojo, lo cual hace posible su análisis mediante imágenes obtenidas por sensores remotos (van Leeuwen y Nieuwenhuis, 2010). Así, es posible encontrar las relaciones físicas y estadísticas entre el parámetro que se desea estudiar (PPN, biomasa, IAF, biodiversidad, etc) y las características de dispersión electromagnética de la superficie.

Estudios diversos han demostrado que la información de imágenes de satélite puede ser utilizada para estimar la distribución espacial del IAF de manera precisas, basado en las relaciones que existen entre las mediciones de campo y los valores de reflectancia de las imágenes (van Leeuwen y Nieuwenhuis, 2010; Flores *et al.*, 2006; Jensen y Binford, 2004). La cantidad de vegetación verde y el IAF han sido asociados con reflectancia espectral e índices de vegetación como el NDVI (Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada). Sin embargo, se ha observado que éstos valores derivados de imágenes, alcanzan una asíntota o punto de saturación cuando los valores de IAF se encuentran entre 3 y 5 (Anderson *et al.*, 2004; Birky, 2001), lo cual representa una restricción importante para la utilización de éste tipo de insumos en zonas con vegetación muy abundante o densa, como es el caso de los bosques tropicales (Anderson *et al.*, 2004).

En contraste con lo anterior, las técnicas de escaneo aéreo con láser basan sus mediciones en la emisión de pulsos láser y el número y cantidad de sus retornos, así como las alturas

de éstos generando así una nube de puntos en tres coordenadas: X, Y, y Z. La fortaleza de este tipo de insumos está en que nos permiten evaluar la estructura tridimensional (vertical y horizontal) del dosel (Peduzzi *et al.*, 2012) a una escala fina y sin problema de saturación, aunque exista vegetación abundante o densa (Sasaki *et al.*, 2013).

1.5.3 LiDAR aéreo

El método LiDAR (por sus siglas en inglés, Light Detection and Ranging) es conocido genéricamente como Escaneo Aéreo con Láser (LAS, por sus siglas en inglés), representa una herramienta poderosa para el desarrollo de planes de manejo tanto de áreas naturales como de plantaciones forestales (Jensen *et al.*, 2008). Esto se debe a que permite la obtención de una serie de atributos forestales necesarios para la elaboración de inventarios (White *et al.*, 2013). De forma general, el equipo está compuesto por una unidad de emisión y recepción del pulso laser, un GPS diferencial (tanto en la plataforma como en tierra), una unidad de medición inercial (IMU en inglés) para determinar la posición de la aeronave en todo momento, y una computadora para el control del equipo y el procesamiento de los pulsos. Tiene la capacidad de operar desde diversas plataformas (terrestre, aérea y satelital), lo que le confiere la ventaja de adquirir información detallada de una forma relativamente sencilla (mas no económica aún) y a escalas muy variables (desde individuos hasta paisajes) (van Leeuwen y Nieuwenhuis, 2010).

Se considera una técnica de sensor remoto activa, ya que emite un pulso de láser y mide el tiempo que tarda éste en retornar. Esta medida de tiempo es entonces convertida en unidades de distancia utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{Rango (m)} = (\text{Velocidad de la luz}) (\text{Tiempo de retorno del pulso}) / 2 \quad (\text{White et al., 2013})$$

Los retornos del pulso láser pueden ser medidos como una unidad continua o como unidades discretas. Para aplicaciones forestales resulta de mayor utilidad manejar cada retorno como una unidad discreta (Sasaki *et al.*, 2013). La tecnología utilizada hoy en día permite captar hasta 5 retornos por cada pulso láser emitido. El número de retornos posibles va a depender de la naturaleza de la superficie que intercepte el rayo; los edificios, el suelo y un dosel sumamente denso pueden generar un sólo retorno, mientras que en sitios menos

densos donde el láser puede penetrar, parte de esa energía se regresará (primer retorno) y la demás pasará hasta ser interceptada por estructuras en los siguientes niveles (segundo a quinto retornos) (White *et al.*, 2013).

Previo a poder ser utilizados para analizar la estructura de la vegetación, los datos “crudos” adquiridos por el sistema de escaneo láser deben pasar por la fase de post-procesamiento, que consiste en conjuntar la información del instrumento láser, de los GPS's y de la unidad de medición inercial para crear una localización precisa, georeferenciada y tridimensional (X, Y, Z) de cada retorno, generando así la llamada “nube de puntos” (van Leeuwen y Nieuwenhuis, 2010). Esta nube debe pasar por un control de calidad y podrá ser entonces utilizada para identificar los retornos correspondientes a suelo y coberturas diferentes del suelo, y después generar modelos precisos. Los modelos que se pueden generar a partir de dichos retornos son: el de elevación digital (DEM por sus siglas en inglés), el de superficie (DSM por sus siglas en inglés) y el de altura del dosel (CHM por sus siglas en inglés), que resulta de la resta entre el DMS y el DEM (White *et al.*, 2013).

Una vez que se cuenta con los modelos, se procede a obtener métricas y estadísticos descriptivos que resuman a la nube de puntos de una forma significativa tanto estadística como espacialmente. Existen diversos programas que cuentan con la capacidad de procesar datos LAS para obtener métricas que permitan caracterizar la estructura vertical de la vegetación. Hoy en día uno de los más utilizados es FUSION, un software de uso libre desarrollado por Robert McGaughey (2013) para el Servicio Forestal Estadounidense-USFS, cuyo diseño facilita el trabajo y la extracción de métricas ya que fue creado específicamente para aplicaciones forestales. Todas las métricas obtenidas con el comando *gridmetrics* de FUSION 3.42 se indican en la Tabla 2.0. Según White *et al.* (2013) elegir las métricas a utilizar requiere de conocimiento del fenómeno por parte del investigador. Además, los valores de las métricas están asociados entre ellos y se requiere de la utilización de un método que elimine la multicolinealidad existente. En el caso del IAF las métricas más utilizadas (LAS) son aquellas que dan información sobre la densidad y/o cobertura del dosel (Jensen *et al.*, 2008), así como las que nos proporcionan información sobre las alturas o estratos presentes en la vegetación y (Zhao y Popescu, 2009).

Sin embargo, sigue siendo necesario obtener mediciones directas en campo que nos permitan generar modelos confiables y robustos de predicción del IAF (Martinuzzi *et al.*,

2013; Sasaki *et al.*, 2013; Peduzzi *et al.*, 2012). Para ello, el diseño de las parcelas de muestreo debe ser realizado pensando en que su tamaño y forma minimicen el efecto de borde, y en que éstas deben de incluir el rango completo de variabilidad presente en el sitio de estudio (Frazer *et al.*, 2011; Jensen *et al.*, 2008).

PLANTEAMIENTO

A pesar de que los bosques tropicales caducifolios presentan una amplia distribución (42% de la extensión total de los bosques tropicales), los datos de IAF para zonas de selvas tropicales deciduas son escasos en comparación con los disponibles para aquellas con selvas tropicales húmedas (Almazán-Núñez *et al.*, 2012; Quesada *et al.*, 2009; Kalácska *et al.*, 2005). Hasta el año 2013 solo el 8% de los valores de IAF incluidos en la base de datos mundial correspondían a regiones de bosques tropicales secos (Asner *et al.*, 2003). El estudio de los cambios estacionales en el IAF en las selvas tropicales secas es aún más escaso, a pesar de ser sumamente importante para el entendimiento de los procesos de intercambio de energía y gases en ese tipo de ecosistemas (Maass *et al.*, 1995).

El conocimiento de los valores de IAF resulta de gran utilidad para el estudio de otras variables más complejas, inter-relacionadas y relevantes de los ecosistemas, como son la estructura, la composición vegetal, y otras involucradas en la dinámica del carbono. El tener acceso a información dasométrica y a valores obtenidos en campo nos puede llevar a una explicación más acertada de otros procesos que suceden a una escala mayor.

Esta tesis pretende, en primer lugar, generar información confiable de IAF para una Selva Mediana Subcaducifolia en la zona conocida como Puc-Chenes, estado de Yucatán, donde se trabajó con 32 parcelas de muestreo ubicadas dentro de un área de 9 km² y se obtuvieron datos para las estaciones de lluvias y de estiaje. En segundo lugar, crear modelos espaciales continuos para ambas temporadas que nos permitan estimar el IAF mediante la utilización de datos LiDAR y modelos de regresión múltiple. Y, en tercer lugar, identificar los efectos que tienen la estacionalidad y la topografía sobre las estimaciones obtenidas por medio de dichas metodologías.

OBJETIVO GENERAL

Cuantificar el IAF y generar los modelos que permitan obtener una estimación espacial continua del mismo, tanto para la estación de lluvias (mayor cantidad de tejido foliar) como para la de estiaje (menor cantidad de tejido foliar) en la Selva Mediana Subcaducifolia del SMIC Kaxil Kiuic, Yucatán, México.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Obtener estimaciones del IAF por medio de fotografías hemisféricas para ambas estaciones (lluvia/estiaje) y dos condiciones topográficas (plano/pendiente).
- Calibrar las estimaciones de IAF obtenidas por medio de fotografías hemisféricas utilizando mediciones directas de hojarasca y AFE de las especies, y ponderando por su Índice de Valor de Importancia (IVI).
- Evaluar la influencia de la estacionalidad (lluvia/estiaje) y la topografía (sitios planos vs. sitios con pendiente) sobre el IAF.
- Evaluar las métricas obtenidas por medio de datos LiDAR en ambas épocas (lluvia y estiaje), con la intención de determinar si ambos conjuntos de datos permiten estimar el IAF en este tipo de bosque con la misma precisión.
- Generar modelos que permitan estimar el IAF en ambas estaciones (lluvia y estiaje) a partir de datos LiDAR, con la intención de que puedan ser utilizados en aquellos sitios que presenten un tipo de vegetación de selva mediana subcaducifolia, y una composición de especies y condiciones topográficas similares.

HIPÓTESIS

1- El IAF tiene una relación estrecha con variables ambientales tales como la estacionalidad de las lluvias y la topografía (Kalácska *et al.*, 2005; Sanchez-Azofeifa *et al.*, 2005). Éstas, en conjunto, dictan la estrategia de vida de los grupos vegetales que se desarrollan en zonas bajo condiciones donde la disponibilidad de agua es el factor limitante más importante. Se espera que el IAF se asocie de manera positiva con la cantidad de lluvia y

de manera negativa con la pendiente del terreno. Dicho de otra manera, se espera que el IAF sea mayor conforme incremente la precipitación (más agua disponible) y en sitios con menor pendiente (mayor retención de agua / menor escurrimiento).

2- La eficiencia con la cual los datos LiDAR miden las distintas variables estructurales de la vegetación se ve influenciada por la presencia de diferentes cantidades de follaje (White *et al.*, 2013). Con base en esto, se espera que la precisión de la estimación del IAF generado a partir de los datos LiDAR para la época de mayor follaje (agosto 2012) sea mayor que la del IAF estimado a partir de los datos LiDAR tomados en la época de menor follaje (enero 2013). Es decir, que el primero tenga un mejor ajuste y que explique una mayor cantidad de la variación del IAF.

CAPÍTULO II. METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio

La Reserva Biocultural Helen Moyers Kaxil Kiuic, A. C. (Fig. 2.0) es de tenencia privada y comprende 1,800 hectáreas, así como la zona arqueológica Kiuic (actualmente en posesión del INAH) y los restos de la comunidad conocida como San Sebastián. Geográficamente, el área se encuentra aproximadamente 100 km al Sur de Mérida, ciudad capital del estado de Yucatán, en el distrito de Bolonchén, prácticamente en la colindancia con el estado de Campeche, con coordenadas 20°04'-20°08' N, 89°32'-89°-5' W.

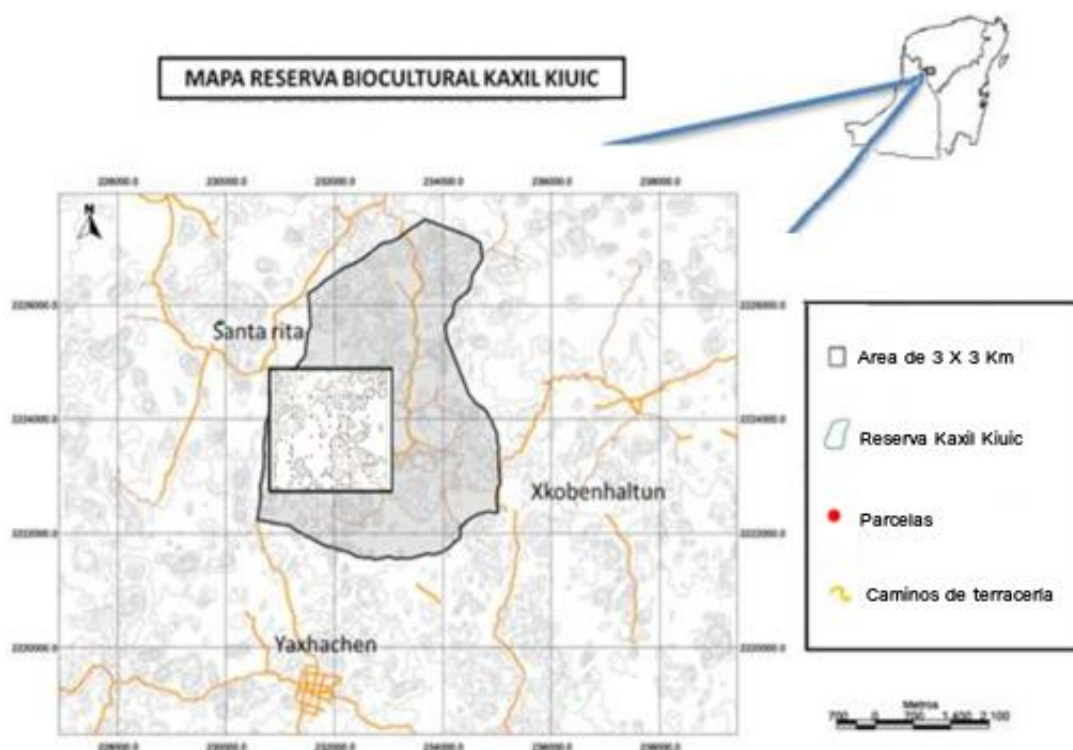


Figura 2.0 Ubicación del área de estudio en la Península de Yucatán y del área de estudio Reserva Biocultural Kaxil Kiuic. (Mapa modificado a partir de mapa original de Juan Pablo Caamal Sosa)

El clima es tropical, cálido, subhúmedo (Aw) con lluvias en verano y sequía de noviembre a abril. La temperatura media anual es de 26°C. La precipitación se encuentra en el rango de 1,000 a 1,200 mm al año, con la mayor parte de ésta presentándose en los meses de junio a octubre (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2005). Topográficamente, se encuentra en una

zona conocida como la Sierra de Ticul, de lomeríos bajos con suelos de piedra caliza, pendiente moderada (10-25°) y baja elevación (60-160 msnm) que se intercalan con planicies de suelos profundos (Flores y Espejel, 2004).

La vegetación presente es de Selva Mediana Subcaducifolia (SMS), en la que entre 50 y 75% de las especies pierden sus hojas durante la temporada de estiaje. La mayor parte del arbolado tiene una altura de entre 8 y 13 m y una edad de 60 a 70 años aproximadamente a partir del abandono tras ser sometida a la práctica agrícola tradicional de roza, tumba y quema. Las especies más abundantes en esta selva son *Neomillspaughia emarginata*, *Gymnopodium floribundum*, *Bursera simaruba*, *Piscidia piscipula* y *Lysiloma latisiliquum* (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2015).

Algunos de los proyectos que han tenido lugar en el sitio fueron la elaboración de los inventarios de flora y fauna, así como el establecimiento de un Sitio de Monitoreo Intensivo de Carbono (SMIC) en colaboración con el Proyecto México-Noruega: Fortalecimiento de la Preparación REDD+ y la Cooperación Sur-Sur. Vale la pena resaltar que la Reserva se encuentra ubicada dentro de la región Puuc-Chenes, que ha sido identificada como área de acción temprana para REDD+, misma que es definida por Parker *et al.* (2009) como “territorios con aptitud para REDD+ en los que se encuentra representada parte de la diversidad social y ambiental de México.

2.2. Diseño experimental

El SMIC Kaxil Kiuic cuenta ya con un diseño y distribución de las parcelas de estudio. Consiste en veinte parcelas distribuidas de manera sistemática en un área de 3 km x 3 km alrededor de una torre de flujo. Doce de éstas se concentran dentro del área de 1 km² que rodea a la torre de flujo y los ocho restantes alrededor de esta área (Figura 2.1). Se agregaron doce parcelas más, con la finalidad de asegurar el cumplimiento del objetivo de generar un modelo continuo de IAF para esta área de 9 km². Así, se trabajó con un total de treinta y dos parcelas (Figura 2.1), lo que permitió cubrir/captar un rango mayor de variación, necesario para la generación de un modelo robusto de predicción de IAF. En cada parcela, con ayuda de un GPS, se tomaron las coordenadas centrales como referencia para el trazo

y establecimiento de un sitio circular con un radio de 11.28 m y un área correspondiente de 400 m².

En primer lugar, se localizó la coordenada central de cada parcela, se marcó con una estaca de madera pintada con aerosol en colores brillantes y se delimitaron los bordes, con la intención de permitir una rápida localización durante las fechas de trabajo de campo. Después se procedió a seleccionar los individuos con un diámetro normal (DN, a 1.30 metros de altura) $\geq$ a 7.5 cm, identificar su especie, numerarlos con ayuda de pintura en aerosol y medir y registrar las siguientes variables dasométricas: número de individuo y de tallo, diámetro normal (DN, medido a una altura de 1.3 m), altura de fuste limpio (o a la primera rama), altura total, y cobertura de copa (diámetros mayor y menor, “X y Y”) de cada tallo. Para medir el DN se utilizaron cintas diamétricas, mientras que para identificar las especies y medir las alturas se utilizó la experiencia de los técnicos de campo que nos acompañaron en toda ocasión y la referencia de los tubos estereoscópicos (de longitud conocida) de las garrochas utilizadas para obtener las muestras de tejido foliar. Además, con la finalidad de poder evaluar el efecto de la topografía sobre el IAF y la eficiencia de las distintas metodologías, se determinó la condición topográfica (plano vs. cerro) del suelo en las treinta y dos parcelas establecidas dentro del área de 3 x 3 km.

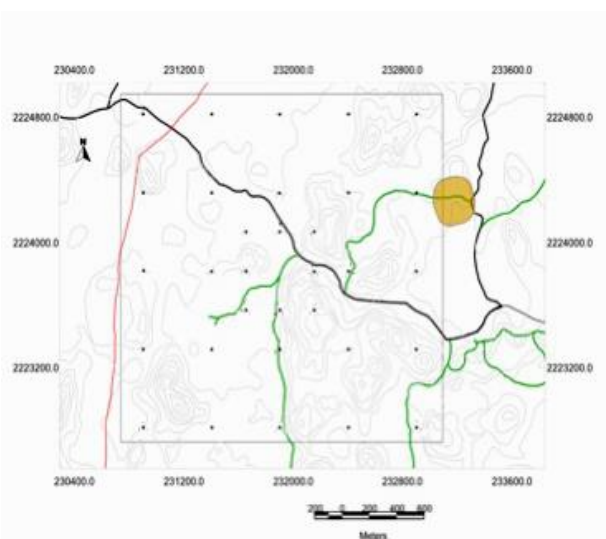


Figura 2.1 Reserva Biocultural Kaxil Kiuic, área de estudio con extensión de 9 km² . Diseño experimental de las 32 parcelas de medición dentro del área de 3 x 3 km. Para est estudio se

utilizaron las coordenadas centrales y a partir de ellas se trazaron las 32 parcelas circulares con un radio de 11.28 m y un área de 400 m². Los círculos indican las parcelas de estudio.

La toma de datos en campo se realizó una vez durante el mes de octubre de 2014 y otra en abril de 2015, con la intención de medir los datos de estructura de la vegetación y obtener las fotografías hemisféricas en épocas donde el tejido foliar fuera correspondiente a las de la adquisición de los datos LiDAR, que son la de mayor y la de menor tejido foliar. Las fotografías hemisféricas se tomaron en apego al protocolo establecido por CONAFOR-CONABIO para su toma dentro del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFS). Una de las especificaciones más importantes es la que indica que las fotografías deben tomarse exclusivamente en horarios cercanos al amanecer ó atardecer, cuando el sol se encuentre cercano al horizonte y no afecte las mediciones creando reflejos que sub- o sobre- estiman el IAF (Beckschäfer *et al.*, 2013; Weiss *et al.*, 2004). En el caso de este estudio se optó por la opción de “bracketing” ya que es la que nos permite capturar imágenes en campo con exposiciones diversas, abasteciendo así de material suficiente para asegurar que después, ya en gabinete, será posible la selección de aquella fotografía con el contraste suficiente para permitir una distinción clara e inequívoca entre cielo y vegetación (Sasaki *et al.*, 2013; Frazer *et al.*, 1997) frente a condiciones ambientales de iluminación cambiante.

2.3 Técnica de muestreo destructivo para obtención de Área Foliar Específica (AFE)

Se determinó utilizar el método directo de submuestreo destructivo para poder calcular el AFE y así realizar las calibraciones necesarias para la estimación del IAF a partir de fotografías hemisféricas (White *et al.*, 2013; Cutini *et al.*, 1998; Chen *et al.*, 1997). Se colectaron muestras de tejido foliar en las mismas fechas en que se programó la toma de fotografías hemisféricas. Con la intención de no causar interferencia o pérdida de información se decidió no tomar las muestras de tejido foliar de aquellos individuos que se encontraran dentro de las treinta y dos parcelas de muestreo. Se procedió a identificar las especies dominantes dentro del área de 3 X 3 km mediante el cálculo del Índice de Valor de Importancia (IVI), para posteriormente encontrar individuos (con un diámetro normal $\geq$ a 7.5 cm) de cada una de ellas, distribuidos en cuatro distintas zonas del área de 9 km²: norte, este, sur y oeste. Utilizando las bases de datos generadas con anterioridad como parte de

los proyectos del SMIC Kaxil Kiuic se obtuvieron primero todas las especies presentes dentro del área de 9 km², y después se calcularon los insumos necesarios para aplicar la fórmula de IVI. El IVI es un índice sintético desarrollado en 1951 por Curtis y McIntosh que ha sido utilizado desde entonces para jerarquizar la dominancia de cada especie en rodales mixtos (Zarco-Espinoza *et al.*, 2010). Se calcula aplicando la siguiente fórmula:

$$\text{IVI} = \text{Dominancia relativa} + \text{Densidad relativa} + \text{Frecuencia relativa}$$

Donde la dominancia, densidad y frecuencia relativas se calculan de la siguiente manera:

$$\text{Área Basal} = (\pi / 4) \text{DN}^2$$

$$\text{Dominancia absoluta} = \text{Área basal de una especie} / \text{Área muestreada}$$

$$\text{Dominancia relativa} = (\text{Dominancia absoluta por especie} / \text{Dominancia absoluta de todas las especies}) * 100$$

$$\text{Densidad absoluta} = \text{Número de individuos de una especie} / \text{Área muestreada}$$

$$\text{Densidad relativa} = (\text{Densidad absoluta por cada especie} / \text{Densidad absoluta de todas las especies}) * 100$$

$$\text{Frecuencia absoluta} = \text{Número de parcelas en las que se presenta cada especie} / \text{Número total de parcelas muestreadas}$$

$$\text{Frecuencia relativa} = (\text{Frecuencia absoluta por cada especie} / \text{Frecuencia absoluta de todas las especies}) * 100$$

Una de las opciones metodológicas para conocer el AFE consiste en tomar sub-muestras del dosel, estratificadas a intervalos de altura predeterminados que permitan cubrir el rango total de altura de los individuos (Jonckheere *et al.*, 2004; Bréda, 2003) para así lograr captar la variación espacial del IAF en todo el estrato.

La toma de muestras de tejido foliar en este trabajo de investigación siguió los siguientes pasos: En primer lugar, se seleccionaron 4 individuos para cada una de las 11 especies que presentaron un mayor IVI para las parcelas comprendidas dentro del área de 3 X 3 km; estas 11 especies en conjunto representaron el 68.3% del IVI total (ver Capítulo III, Sección 3.1). Cada uno de estos 4 individuos por especie se encontraba en las zonas Norte, Sur, Este y Oeste del cuadro de 9 km², con la intención de representar la variación dada por condiciones micro-climáticas. Una vez localizados, se procedió a su marcado con pintura

en aerosol de color brillante y a su georeferenciación con ayuda de un GPS. Esto resulta relevante porque se muestrearon los mismos 4 individuos por especie en ambas temporadas (lluvias y estiaje). Después se midieron y registraron las siguientes variables dasométricas para cada individuo: especie, diámetro normal, altura total, altura del tronco a la primera rama, y proyección de copa (2 diámetros perpendiculares). Asimismo, se cuidó que esta toma de muestras no interfiriera con otros estudios del SMIC, como las trampas de hojarasca y/o el material leñoso caído. Se tomaron 8 muestras en total por cada individuo, de manera estratificada al azar y de acuerdo con el siguiente esquema (Figura 2.2). La copa de cada individuo se dividió de forma mental en 4 cuadrantes, dentro de cada uno de los cuales se tomaron 2 muestras que fueron seleccionadas con ayuda de un dado. El investigador tiraba el dado y así se determinaba el área a muestrear dentro de cada cuadrante. Los números 1 y 2 correspondían a la parte externa de la copa del lado opuesto (atrás del árbol), el número 3 a la parte del centro de dicho cuadrante (dentro de la copa), y los números 4 y 5 a la parte externa de la copa visible al colector (frente del árbol). Así, se aseguró una muestra de tejido foliar de toda la copa, de sus zonas externas e internas.

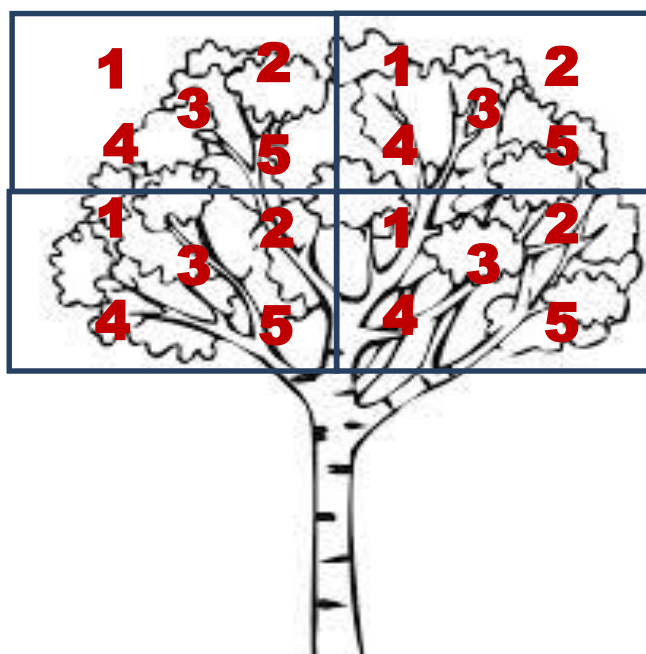


Figura 2.2 Esquema utilizado para seleccionar de manera aleatoria las 8 áreas de la copa de cada individuo donde tomar las muestras de hojas.

Una vez realizada la colecta del material foliar, se colocó un poco de algodón húmedo dentro de las bolsas plásticas que contenían las muestras, con la intención de evitar la deshidratación del material y su consecuente sesgo en los valores obtenidos. Con esa misma intención, se procesaron las muestras lo más rápidamente posible, dando prioridad a escanear primero las de aquellas especies con hojas compuestas y/o más susceptibles a deshidratación.

El siguiente paso consistió en convertir dichas imágenes escaneadas a color en imágenes binarias (blanco y negro) y calcular el área ocupada por las hojas con ayuda del software especializado ImageJ 1.46r, de Ferreira y Rasband (2012). Este software requiere que el usuario indique una escala dentro de la imagen, es decir, un objeto con área conocida, por lo que al momento de escanear las hojas se colocó un cuadro de 1 cm² de área. (Figura 2.3)

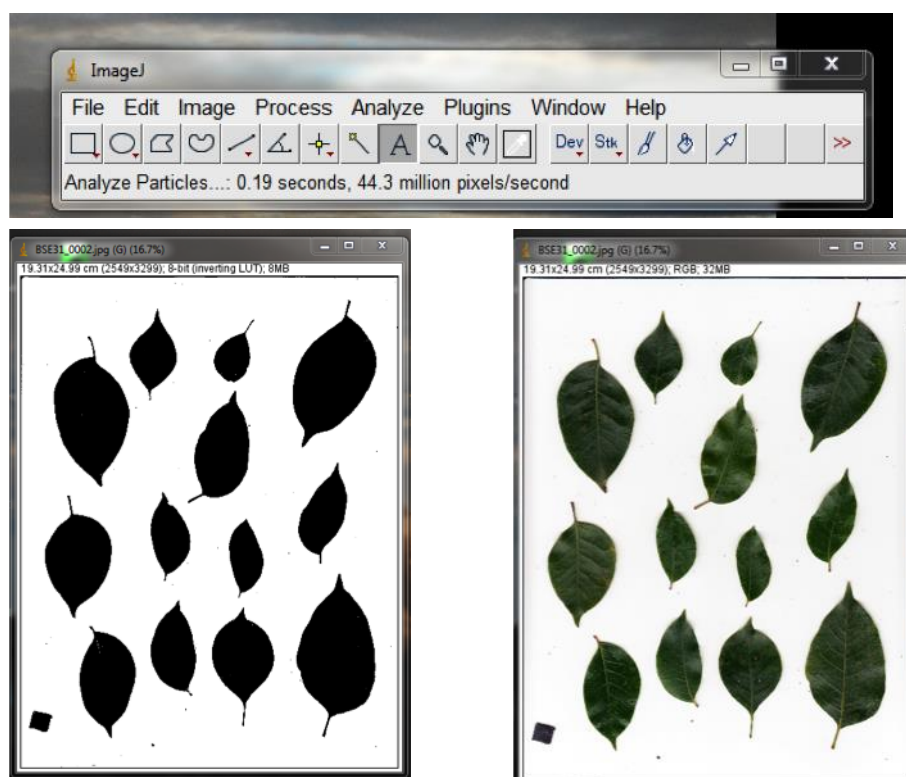


Figura 2.3 Ejemplo de captura de pantalla de la utilización de software ImageJ para transformar la imagen a color en imagen binaria. Se puede apreciar el cuadro de 1 cm² utilizado como escala para el cálculo del área.

Una vez escaneadas, las muestras se secaron a una temperatura de 75 °C, ya que una temperatura mayor puede volatilizar compuestos (Gower *et al.*, 1999), hasta alcanzar un peso constante. Fueron pesadas entonces con apoyo de una báscula analítica Ohaus Adventurer Pro AV212 ($d= 0.10$ g). Es importante considerar que, como tenemos presencia de más de una especie, se obtuvo el AFE por separado para cada una de ellas, ya que ésta proporción área/peso seco (cm^2/gr) varía de una especie a otra (Landsberg y Gower, 1997).

2.4 Obtención de Índice de Área Foliar a partir de hojarasca

Durante el año 2014, y como parte del proyecto del SMIC Kaxil Kiuic, se colocaron trampas para captura de hojarasca en los distintos sitios de medición. Las trampas son de forma circular, tienen un radio de 0.8 m (equivalente a 0.502 m^2) y se colocaron a 1 m de altura del suelo. Las trampas se colocaron al Norte, Este y Oeste, y a una distancia de 6 m a partir del centro de la parcela (ver Figura 2.4). El equipo de técnicos realizó colectas mensuales de todo el material captado por dichas trampas, para después llevarlo al Laboratorio de Ecología de la Unidad de Recursos Naturales en el Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) donde fue cuidadosamente separado en componentes, secado en la estufa hasta que alcanzara un peso constante y pesado.

Dentro del área de 9 km^2 que se contempla en este estudio se contó con 5 parcelas con 3 trampas de hojarasca cada una. Dichas parcelas son las número 2, 5, 7, 8, y 20. Cabe aclarar que, para este trabajo, se tomaron en cuenta únicamente los valores correspondientes al peso del material foliar. Como ya se mencionó, las colectas fueron mensuales y para las parcelas 2, 5, 7 y 8 se cuenta con datos para los 12 meses (enero a diciembre), mientras que para la parcela 20 solo se tienen datos de 10 meses (marzo a diciembre).



Figura 2.4 Esquema de colocación de las trampas de hojarasca alrededor del centro de la parcela.

Para convertir los datos de peso de hojarasca en valores de IAF se utilizó la fórmula propuesta por Jonckheere *et al.* (2004):

$$IAF = (\text{Peso de hojas} / \text{Área trampa}) / AFE$$

El valor de AFE para sustituir en la fórmula se obtuvo de 2 maneras. La primera consistió en calcular el promedio aritmético de los valores de AFE obtenidos para las 11 especies seleccionadas para el muestreo de material foliar, sin importar el IVI de cada especie presente dentro de los sitios. La segunda manera fue más específica, ya que se calculó el valor promedio ponderado (con ayuda del IVI) para cada uno de los sitios donde se colocaron las trampas. Esto fue posible gracias a que se contaba con los datos dasométricos de todos los individuos que se encontraban dentro del área de 400 m², por parte del proyecto del SMIC.

2.5 Obtención de Índice de Área Foliar a partir de Fotografías Hemisféricas

Las fotografías hemisféricas se trabajaron en 2 fases: La primera consistió en un control de calidad visual para seleccionar la imagen con el mejor contraste entre el cielo abierto y la vegetación. Posteriormente se convirtieron en imágenes en blanco y negro (proceso de binarización) con ayuda del software SideLook 1.1.01 (Nobis, 2010). Se eligió este software para el pre-procesamiento de las fotografías hemisféricas debido a que permite la interacción de un usuario experimentado al momento de la asignación del umbral, lo cual hace posible una imagen binaria fiel a la original, cosa que no sucede con el software Hemisfer 2.0.1.0 (Schleppi, 2014) que asigna el umbral automáticamente, generando errores en un número importante de imágenes. En la segunda fase se analizaron estas imágenes binarias con el software Hemisfer 2.0.1.0 para obtener el IAF.

2.6 Obtención de datos LiDAR y cálculo de variables del dosel

Los vuelos LiDAR fueron realizados durante la estación húmeda de agosto de 2012 y la estación seca de abril de 2013, respectivamente. Los datos de la temporada con mayor tejido foliar (agosto 2012) fueron adquiridos por la empresa CartoData, mientras que los de la temporada con menor cantidad de tejido foliar (abril 2013) fueron obtenidos a través del proyecto G-LiHT de NASA. A pesar de que estuvieron a cargo de distintas instituciones, en ambos vuelos se utilizó el mismo sensor: RIEGL-QV-480. Si bien la configuración de los sensores y los parámetros de los vuelos no fueron idénticos, la densidad de pulsos en ambos vuelos fue muy similar y fue mayor a 1 pulso por m² de superficie (Figura 2.5), factores determinantes para que la precisión de la medición de los parámetros estructurales de la vegetación sea alta (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2015; Jakubowski *et al.*, 2013).

	agosto 2012	abril 2013
Sensor	RIEGL-VQ-480	RIEGL-VQ-480
Ángulo de escáner	15	30
Altura promedio de vuelo (m)	396.2	335.0
Frecuencia de pulso (Khz)	200	300
Sobrelape de trayectoria (%)	50	60
Divergencia del haz (mrad)	0.3	0.3
Densidad de pulsos (m⁻²)	5	6
Retornos por pulso	5	7

Figura 2.5 Resumen de las especificaciones técnicas de los vuelos de adquisición de datos LiDAR. (Proporcionada por Hernández-Stefanoni, en comunicación personal)

Los datos LiDAR fueron procesados utilizando el software FUSION® 3.42 (USFS). Primero, siguiendo el proceso ‘clipdata’, se extrajeron las áreas correspondientes a las 32 parcelas circulares de 400 m², previa normalización de los datos con ayuda del DTM (Digital Terrain Model) para así obtener información de los retornos en términos de alturas sobre el nivel del suelo (y no del nivel del mar). En seguida se utilizó el comando ‘gridmetrics’ para generar las 74 métricas posibles de la vegetación (Tabla 2.0).

Hay que mencionar que se asignó un umbral de 1 m de altura a partir del suelo para que las métricas calculadas a través de los datos LAS tuvieran el mismo material vegetal por encima de ellas que las fotografías hemisféricas. Jensen *et al.* (2008) señalan que la separación de las métricas que están relacionadas con el dosel es sensible y, recomiendan el establecimiento de un umbral dentro del rango de entre 1 y 1.5 metros, acorde con las

mediciones que se hayan realizado en campo como parte del estudio. El establecimiento de dicho umbral cumple con la función de filtrar y excluir todos los retornos que no corresponden a la vegetación que está siendo estudiada.

Column	Elevation Metric	Column	Elevation Metric
1	Row	39	Return 1 count above htmin
2	Col	40	Return 2 count above htmin
3	Centre X	41	Return 3 count above htmin
4	Centre Y	42	Return 4 count above htmin
5	Total return count above htmin	43	Return 5 count above htmin
6	Elev minimum	44	Return 6 count above htmin
7	Elev maximum	45	Return 7 count above htmin
8	Elev mean	46	Return 8 count above htmin
9	Elev mode	47	Return 9 count above htmin
10	Elev stddev	48	Other return count above htmin
11	Elev variance	49	Percentage first returns above heightbreak
12	Elev CV	50	Percentage all returns above heightbreak
13	Elev IQ	51	(All returns above heightbreak)/(total first returns)*100
14	Elev skewness	52	First returns above heightbreaks
15	Elev kurtosis	53	All returns above heightbreaks
16	Elev AAD	54	Percentage first returns above mean
17	Elev L1	55	Percentage first returns above mode
18	Elev L2	56	Percentage all returns above mean
19	Elev L3	57	Percentage all returns above mode
20	Elev L4	58	(All returns above mean)/(Total first returns)*100
21	Elev L CV	59	(All returns above mode)/(Total first returns)*100
22	Elev L skewness	60	First returns above mean
23	Elev L kurtosis	61	First returns above mode
24	Elev P01	62	All returns above mean
25	Elev P05	63	All returns above mode
26	Elev P10	64	Total first returns
27	Elev P20	65	Total all returns
28	Elev P25	66	Elev MAD median
29	Elev P30	67	Elev MAD mode
30	Elev P40	68	Canopy relief ratio ((mean-min)/(max-min))
31	Elev P50	69	Elev quadratic mean
32	Elev P60	70	Elev cubic mean
33	Elev P70	71	KDE elev modes
34	Elev P75	72	KDE elev min mode
35	Elev P80	73	KDE elev max mode
36	Elev P90	74	KDE elev mode range
37	Elev P95		
38	Elev P99		

Tabla 2.0 Lista de de métricas obtenidas con el comando *gridmetrics* de FUSION® 3.42, de Robert McGaughey (2013).

2.7 Creación de modelo de IAF a partir de datos LiDAR

Los datos de campo de IAF se asociaron con las métricas de LiDAR para crear un modelo de regresión lineal múltiple que nos permita estimar el IAF en donde no se tengan mediciones de campo pero sí existan datos LiDAR. Para asegurar que los datos utilizados en este estudio cumplieran con los supuestos del modelo de regresión se realizaron pruebas de normalidad, homocedasticidad y multicolinearidad a los datos de ambas temporadas. En el caso de los datos que resultaron no tener una distribución normal, éstos se transformaron según necesidad utilizando logaritmo natural (log), logaritmo base 10 (log10), o raíz cuadrada (sqrt).

De forma general, la mayoría de los estudios forestales requerirán de alguna medida de altura, variabilidad de la altura, y cantidad de cobertura vegetal presente (Lefsky *et al.*, 2005). En lugar de utilizar todas las métricas para construir un modelo, se recomienda tener una aproximación lógica y acorde con el atributo estudiado, para lograr obtener el juego de métricas que mejor expliquen la variabilidad del mismo (White *et al.*, 2013). En el caso del IAF la literatura resalta las siguientes: altura máxima (MAX HEIGHT), Índice de Peneación del Láser y valor promedio de intensidad de los retornos. La altura máxima se encuentra presente en todos los modelos de estimación de IAF por la sencilla razón de que se espera tener mayor tejido foliar conforme incrementa la altura (Jensen *et al.*, 2008). El Índice de Penetración del Láser (LPI por sus siglas en inglés) está físicamente relacionado con el desarrollo del dosel; es decir, entre más densa y cerrada sea la vegetación, menor será el número de pulsos que logran penetrar y alcanzar el suelo (Peduzzi *et al.*, 2012). Por último, el valor promedio de la intensidad de los retornos (Imean por sus siglas en inglés) depende, entre otras cosas, de la reflectancia del objetivo por lo que está fuertemente relacionada con la cantidad de hojas y ramas (van Aardt *et al.*, 2006).

En este estudio, la primera aproximación a las variables a utilizar en el modelo de regresión se dió siguiendo esta línea de razonamiento: se pensó en qué datos podrían explicar una mayor proporción de la variabilidad del IAF. Así que se calculó el LPI que dio buen resultado en el trabajo de Peduzzi *et al.* (2012), y se ingresó a las variables independientes utilizadas en el análisis de regresión junto con la altura máxima y la media de los retornos. Los valores de intensidad no pudieron ser utilizados debido a que los datos LiDAR para ambas temporadas fueron adquiridos utilizando el mismo sensor pero configurado de forma

ligeramente distinta, lo que invalida la posibilidad de realizar comparativos entre ellos (ver 2.6 Obtención de datos LiDAR y cálculo de variables de dosel para más detalles). Esta primera regresión arrojó valores de R^2 sumamente bajos (0.12) por lo que se procedió a utilizar todas las variables calculadas con la ayuda del software FUSION® con la intención de mejorar el porcentaje de variación explicado por el modelo.

Cuando se alimentó el modelo con las variables obtenidas con FUSION® y se corrió el método Forward Selection, se encontró que todas las variables presentaban un grado de correlación alto y por ello no habían sido incluidas en el modelo final. El hecho de que no se incluyera ninguna variable en el modelo resultó una sorpresa, por lo que se confirmó la validez de los datos LiDAR mediante una regresión donde la variable dependiente fue la altura, primero, y luego el área basal. Ambos modelos obtuvieron valores buenos de R^2 (0.83 y 0.79 respectivamente), por lo que se pudo comprobar que el “clip” (corte) de nuestras parcelas y la obtención de sus datos LiDAR correspondientes habían sido correctos y que la explicación a esta situación no radicaba en el procesamiento de los datos LiDAR.

Dado que nuestros datos LiDAR presentaban niveles altos de multicolinealidad (valores de FIV-Factor de Inflación de la Varianza- mayores a 2.5), se determinó que no era posible su inclusión directa en un modelo de regresión. Para solucionar esta situación se recurrió al análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés), para lograr reducir la dimensionalidad de la matriz original, evitar la redundancia y obtener variables explicativas independientes entre sí. Diversos autores (Janžekovič y Novak, 2012; Hernández-Stefanoni, 2006) resaltan las ventajas de utilizar los componentes no correlacionados obtenidos mediante PCA como datos de entrada para el análisis de regresión lineal múltiple, ya que se generan nuevas variables independientes entre sí que, a la vez, logran representar la agregación de los datos. Se utilizó la rotación de tipo varimax y se eligieron los componentes necesarios con autovalores (eigenvalores) mayores a 1 para que la sumatoria fuera igual o mayor a 80% de la variación total explicada.

Para la creación de los modelos, en esta investigación se trabajó con un valor de $p=0.05$, y la variable dependiente para la construcción del modelo de regresión múltiple fue el IAF obtenido a partir de fotografías hemisféricas. Las variables independientes fueron los 2 ó 3 componentes obtenidos mediante análisis de componentes principales.

CAPÍTULO III. RESULTADOS

3.1 Especies de mayor importancia.

Se encontró que 11 especies tenían un IVI mayor a 2.0 y que, en suma, representaban el 68.3% del IVI total, porcentaje que se consideró aceptable. Como se puede apreciar, la especie con mayor índice de valor de importancia fue *Bursera simaruba* con 15.5, seguida por *Lysiloma latisiliquum* y *Caesalpinia gaumeri*, con valores casi idénticos entre estas dos últimas, 9.8 y 9.6 respectivamente.

Especie	I.V.I.
<i>Bursera simaruba</i>	15.5
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	9.8
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	9.6
<i>Piscidia piscipula</i>	6.1
<i>Gymnopodium floribundum</i>	5.7
<i>Thouinia paucidentata</i>	5.5
<i>Lonchocarpus xuul</i>	5.4
<i>Vitex gaumeri</i>	2.9
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	2.9
<i>Acacia gaumeri</i>	2.7
<i>Neea psychotrioides</i>	2.1
TOTAL	68.3

Tabla 3.0 Tabla con los valores de Índice de Valor de Importancia para las 11 especies seleccionadas en la selva de Kaxil Kiuic, en orden descendente.

3.2 Área Foliar Específica (AFE) a nivel de especie

Se obtuvo el valor de AFE para cada una de las 11 especies consideradas de acuerdo a su IVI, tanto para la época de lluvias como para la de sequía. En la Tabla 3.1 se muestran los valores mencionados. Los valores medios de AFE fueron de 120.29 cm²/gr y de 116.34 cm²/gr para las temporadas de lluvias y estiaje, respectivamente. Se realizó una prueba de t de Student para muestras pareadas que arrojó que no existe una diferencia

estadísticamente significativa en el AFE entre ambas estaciones para ninguna de las especies ($p>0.05$).

AFE (cm²/gr) por especie	Lluvias (octubre)	Estiaje (marzo)	Diferencia (%)	Tipo de fenología
<i>Thouinia paucidentata</i>	155.33	156.22	0.6	Semi-decdua
<i>Acacia gaumeri</i>	154.90	167.50	8.1	Semi-decdua
<i>Gymnopodium floribundum</i>	135.04	133.34	-2.1	Caducifolia
<i>Lonchocarpus xuul</i>	134.57	134.24	-0.3	Semi-decdua
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	131.51	118.05	-10.2	Perenne
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	111.43	86.15	-22.7	Caducifolia
<i>Vitex gaumeri</i>	111.30	115.26	3.5	Caducifolia
<i>Piscidia piscipula</i>	105.81	94.71	-10.5	Caducifolia
<i>Bursera simaruba</i>	101.49	*N.D.	N.D.	Caducifolia
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	98.07	91.47	-6.7	Caducifolia
<i>Neea psychotrioides</i>	83.73	81.26	-3.2	Perenne

Tabla 3.1 Área Foliar Específica (AFE) por especie (en cm²/gr) y por temporada (lluvias o sequía), diferencia existente entre ambos valores de AFE expresada en porcentaje, y clasificación de acuerdo a su fenología foliar (F. May Pat, comunicación personal) *N.D. (no disponible) Hace referencia a que el dato del AFE de *Bursera simaruba* para la época de estiaje no estuvo disponible debido a que 3 de los 4 individuos muestreados carecían de hojas, mientras que el 4to había sido derribado y contaba con rebrotes que hicieron que el muestreo careciera de representatividad.

Asimismo, se analizaron los datos mediante una prueba ANOVA pareada para examinar la existencia de diferencias en los valores de AFE entre especies y por temporada. No se encontraron diferencias significativas en los valores de AFE entre especies para la temporada de menor cantidad de tejido foliar (estiaje), mientras que durante la temporada de mayor cantidad de tejido foliar (lluvias), dos especies presentaron valores de AFE significativamente menores ($p<0.05$) a los de las demás: *Neea psychotrioides* y *Piscidia piscipula* (Figura 3.1).

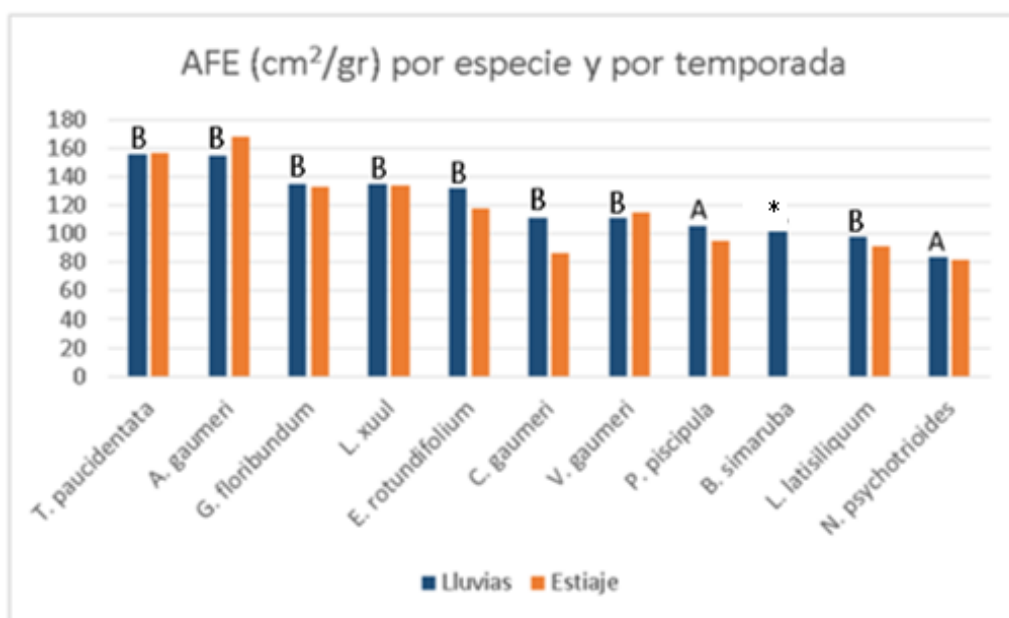


Figura 3.1 Comportamiento del Área Foliar Específica (AFE) por especie (en cm²/gr de peso seco) y por temporada (lluvias o sequía). Las letras indican a aquellas especies cuyos valores de AFE fueron significativamente distintos de las demás durante la época de mayor cantidad de tejido foliar ($p < 0.05$). *Este comparativo no fue posible para la especie *Bursera simaruba*, ya que sólo se pudo obtener valor de AFE para la época de lluvias.

3.3 Concentración de carbono foliar a nivel de especie

Los resultados del análisis de concentración de Carbono foliar se muestran en la Tabla 3.2, donde podemos apreciar que los valores se encontraron dentro de un rango de 7.85, con 37.88% en el extremo inferior y 45.73% en el superior. No existieron diferencias significativas entre especies ($p > 0.05$).

Especie	Contenido de Carbono (%)
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	45.7
<i>Acacia gaumeri</i>	43.7
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	43.4
<i>Vitex gaumeri</i>	43.3
<i>Bursera simaruba</i>	42.4
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	41.8
<i>Lonchocarpus xuul</i>	41.6
<i>Thouinia paucidentata</i>	40.5
<i>Piscidia piscipula</i>	38.9
<i>Gymnopodium floribundum</i>	38.7
<i>Neea psychotrioides</i>	37.9

Tabla 3.2 Porcentaje de concentración de Carbono en tejido foliar para las 11 especies con mayor IVI, en orden descendente.

3.4 Índice de Área Foliar obtenido a partir de colecta de hojarasca

La Tabla 3.3 muestra los valores de IAF que se obtuvieron para cada una de las 5 parcelas que contaban con trampas de hojarasca. Se observa una tendencia en la que el IAF obtenido mediante el AFE ponderada generó valores con menor sobre-estimación, pero la prueba de Student indicó que las diferencias entre el IAF calculado utilizando ambos tipos de promedio (aritmético y ponderado) no son significativas desde el punto de vista estadístico ($p>0.05$).

Parcela	IAF anual promedio aritmético	IAF anual promedio ponderado	Diferencia (%)
2	6.16	5.50	-10.7
5	4.91	4.90	-0.2
7	4.70	3.80	-19.1
8	5.50	4.90	-10.9
20	6.27	5.60	-10.7

Tabla 3.3 Valores de IAF por sitio utilizando ambos valores promedio de AFE (aritmético y ponderado). No presentaron diferencias significativas ($p>0.05$)

Ahora, al comparar los valores de IAF obtenidos de forma difrecta (AFE y hojarasca) contra los valores de IAF obtenidos de forma indirecta a través de fotografías hemisféricas (FH) (Figura 3.2), se observó que las fotografías hemisféricas subestiman el IAF entre 20 y 36.5% (Tabla 3.4) y que la diferencia entre ambos si resulta estadísticamente significativa ($p<0.05$).

Parcela	IAF anual promedio ponderado	IAF (lluvias) obtenido por FH	Diferencia (%)
2	5.50	3.53	35.8
5	4.90	3.21	34.5
7	3.80	3.04	20.0
8	4.90	3.91	20.2
20	5.60	3.11	36.5

Tabla 3.4 Comparativo entre IAF obtenido mediante AFE ponderada e IAF obtenido mediante FH. Existieron diferencias significativas entre los valores de IAF calculados utilizando el promedio ponderado y los valores calculados utilizando FH ($p<0.05$).

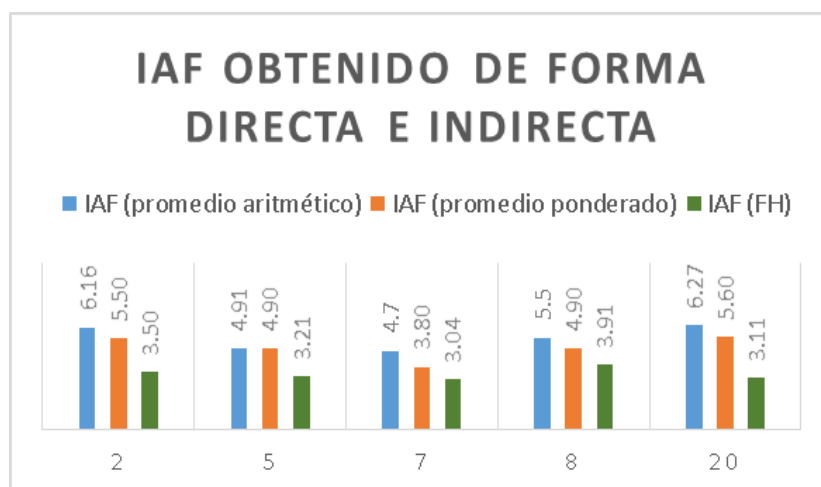


Figura 3.2 Comparativo entre IAF obtenido mediante AFE promedio aritmético (directo), AFE ponderada (directo) e IAF obtenido mediante FH (indirecto) para cada parcela de medición. No existió una diferencia significativa al comparar el IAF obtenido medios directos ($p>0.05$), mientras que si existió una diferencia significativa al comparar los medios directos con el indirecto ($p<0.05$).

3.5 Índice de Área Foliar obtenido a partir de Fotografías Hemisféricas

Los valores de IAF para ambas temporadas en las 32 parcelas (Tabla 3.5), presentaron una distribución normal (Shapiro Wilk, $W=0.96$ para lluvias y $W=0.98$ para estiaje). En la temporada de lluvias el IAF tuvo una media de 3.37 y una desviación estándar de 0.44, mientras que para el IAF de estiaje la media fue de 2.49 con 0.38 de desviación estándar. El IAF fue significativamente menor durante la época de sequía que durante la de lluvias ($p<0.05$) (Figura 3.3) y la magnitud de las diferencias varió entre parcelas entre 4.8 a 48.7%.

Parcela	IAF lluvias	IAF estiaje	Diferencia (%)	Condición topográfica
1	3.02	2.81	6.9	Plano
2	3.53	1.92	45.6	Cerro
3	3.01	2.64	12.3	Cerro
4	2.68	2.55	4.8	Cerro
5	3.21	2.99	6.8	Cerro
6	3.15	2.77	12.1	Plano
7	3.04	2.35	22.7	Plano
8	3.91	2.20	43.7	Plano
9	3.57	1.85	48.2	Cerro
10	3.52	2.85	19.0	Plano
11	3.56	2.88	19.1	Plano
12	3.34	2.91	12.9	Plano
13	3.68	2.28	38.0	Cerro
14	4.00	2.12	47.0	Cerro
15	3.43	2.40	30.0	Plano
16	4.10	3.34	18.5	Cerro
17	3.63	2.49	31.4	Plano
18	2.84	2.57	9.5	Plano
19	3.28	2.33	28.9	Plano
20	3.11	2.28	26.7	Cerro
21	2.58	2.17	15.9	Cerro
22	3.32	2.46	25.9	Cerro
23	3.42	2.55	25.4	Plano
24	3.99	2.90	27.3	Cerro
25	4.13	2.12	48.7	Cerro

26	3.25	2.70	16.9	Cerro
27	4.16	2.95	29.1	Plano
28	2.79	1.79	35.8	Cerro
29	2.93	2.73	6.8	Plano
30	3.06	2.09	31.7	Plano
31	3.29	2.02	38.6	Cerro
32	3.34	2.37	29.0	Plano
Promedio	3.37	2.48	25.5	

Tabla 3.5 IAF obtenido a partir de fotografías hemisféricas binarizadas para los 32 sitios. Comparativo entre temporadas (lluvias/estiaje) y entre condiciones topográficas (plano/cerro). Se encontró una diferencia significativa entre los valores de IAF entre temporada de lluvia y estiaje ($p < 0.05$), pero no entre condición topográfica de cerro y plano ($p > 0.05$).

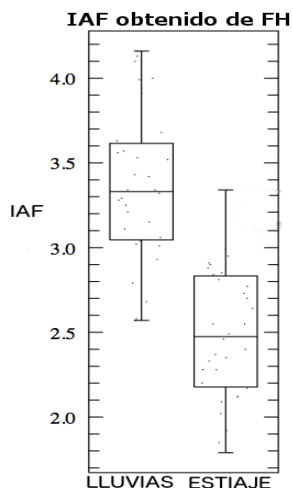


Figura 3.3 Boxplot comparativo de valores de IAF de las 32 parcelas para temporada de máximo tejido foliar (lluvias) y mínimo tejido foliar (estiaje). Se puede apreciar la reducción significativa del IAF en la temporada de estiaje ($p < 0.05$).

El 50% de las parcelas se encontró sobre terreno plano, mientras que el otro 50% en terreno con pendiente mayor a 10% o cerro (Tabla 3.5). Los valores de IAF para terreno plano se encontraron entre 2.57 y 4.16 para lluvias y entre 2.2 y 2.95 para estiaje; mientras que para cerro los valores fueron de entre 2.58 y 4.13 para lluvias y 1.79 y 3.34 para estiaje. Se realizaron pruebas de t de Student para muestras independientes con los valores de IAF de ambas temporadas (lluvias y sequía) y en ambas condiciones topográficas y se determinó que no existen diferencias significativas entre zonas planas y cerros ($p>0.05$) (Figura 3.4).

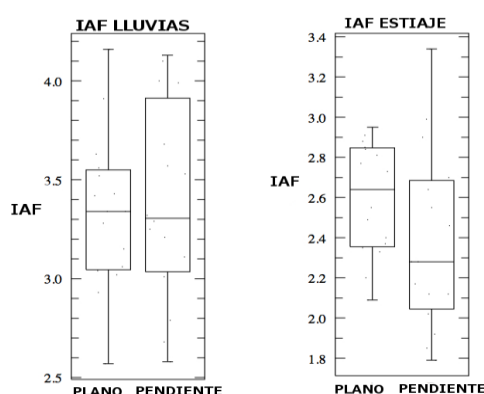


Figura 3.4 Boxplot comparativo del IAF de ambas temporadas: lluvias (izquierda), y estiaje (derecha), para sitios planos y sitios con pendiente. Es posible apreciar de forma visual que no existen diferencias significativas entre ambas condiciones topográficas ($p>0.05$).

3.6 Modelo de Índice de Área Foliar a partir de datos LiDAR

Las métricas obtenidas a partir de los datos LiDAR correspondientes a agosto de 2012 (temporada de lluvias) pudieron ser reducidos a 2 componentes (con autovalores mayores a 1), que explicaron el 99% de la variación (Figura 3.5). Mientras que para las métricas obtenidas a partir de los datos de abril de 2013 (temporada de sequía), fueron necesarios 3 componentes (también con autovalores mayores a 1) para poder explicar un 85% de la variación (Figura 3.5). No se incluyeron mas componentes debido a que su aportación al porcentaje de explicación era muy baja, del orden de 1.7 a 2.5% por componente. La Tabla 3.6 resume los resultados del análisis de componentes para ambas temporadas. En ella

se puede apreciar que para la de lluvias (agosto 2012), el componente 1 se relaciona con las variables LiDAR que tienen que ver con el número total de retornos, total de primeros y segundos retornos, y retornos sobre la media; mientras que el componente 2 se relaciona con las variables que consisten en conteos de retornos en relación con la moda. Para la temporada de estiaje (abril 2013), el componente 1 se relaciona con datos LiDAR de elevación, como son percentiles y estadísticos descriptivos (media, moda, desviación estándar, entre otros); el componente 2 se relaciona con métricas de número total de retornos, retornos sobre la media, moda de la elevación (altura) y primeros, segundos, terceros, y cuartos retornos; y el componente 3 se relaciona con coeficientes de variación y algunas métricas que consideran la moda.

Agosto 2012			Abril 2013			
Componente			Componente			
	1	2		1	2	3
Eigenvalor	38'351,238.6	2'261,246.1	Eigenvalor	26.17	13.64	8.80
% de varianza	93.51	5.49	% de varianza	41.53	25.64	17.83
% de varianza acumulado	93.51	99.00	% de varianza acumulado	41.53	67.17	85.00
Variables LiDAR			Variables LiDAR			
Allreturnsabove1.00	.997	.048	ElevP70	.969	.220	.048
Totalreturncountabove1.00	.997	.056	ElevP60	.967	.230	-.022
Totalallreturns	.994	.072	ElevSQRTmeanSQ	.966	.225	.077
Totalreturncount	.994	.076	Elevmean	.966	.232	.014
Firstreturnsabove1.00	.988	-.064	ElevL1	.966	.232	.014
Totalfirstreturns	.986	-.070	ElevP75	.965	.220	.082
Return1countabove1.00	.986	-.052	ElevCURTmeanCUBE	.962	.218	.128
Allreturnsabovemean	.969	.150	ElevP80	.960	.219	.115
Firstreturnsabovemean	.964	.141	ElevP50	.954	.256	-.066
Return2countabove1.00	.864	.302	ElevP90	.944	.196	.201
Groundreturns0.2	.593	.354	ElevP40	.935	.257	-.139
Returns0.2to1.0m	.586	.115	ElevP95	.919	.178	.291
ElevP01	.451	.220	ElevP30	.906	.241	-.198
Elevvariance	-.429	.102	Elevstddev	.886	.167	.382
Elevstddev	-.423	.105	ElevP25	.884	.234	-.236

Percentagefirstreturnsabovemode	-.035	-.934	Totalreturncountabove1.00Vegetation	-.471	.850	-.074
Allreturnsabovemode	.481	-.809	Return3countabove1.00	-.423	.837	.065
Firstreturnsabovemode	.432	-.768	AllreturnsabovemeanTotalfirstreturns100	-.013	.819	.110
Elevmodeheight	-.147	.627	Percentagefirstreturnsabovemean	-.016	.804	-.034
AllreturnsabovemeanTotalfirstreturns100	-.056	.574	Return4countabove1.00	-.447	.802	.121
Allreturnsabove1.00Totalfirstreturns100	-.153	.536	Return1countabove1.00	-.468	.795	-.154
Percentagefirstreturnsabovemean	.037	.535	Firstreturnsabove1.00	-.468	.795	-.154
Return3countabove1.00	.434	.518	Totalallreturns	-.525	.756	-.205
Return4countabove1.00	-.084	.429	Totalreturncount	-.525	.756	-.205
ElevLskewness	-.125	-.395	Percentageallreturnsabovemean	.329	.751	.115
ElevL3	-.015	-.372	Allreturnsabove1.00Totalfirstreturns100	-.206	.732	.336

ElevL2	-.421	.095	ElevL2	.882	.168	.381
ElevMADmode	-.386	.226	ElevAAD	.874	.156	.376
ElevAAD	-.385	.152	Elevvariance	.860	.171	.423
ElevL4	-.381	-.190	ElevP20	.850	.241	-.262
ElevMADmedian	-.371	.173	ElevP99	.850	.184	.427
ElevIQ	-.332	.233	ElevmaximumVegetation	.817	.180	.454
ElevP99	-.320	.114	ElevIQ	.779	.143	.396
ElevCV	-.313	-.135	ElevP10	.771	.274	-.262
ElevLCV	-.294	-.134	ElevMADmedian	.767	.156	.402
ElevmaximumVegetation	-.288	.085	Elevmodeheight	.683	.087	-.575
ElevP95	-.287	.086	ElevP05	.611	.092	-.266
ElevP90	-.250	.094	Firstreturnsabovemode	-.582	.504	.344
ElevP05	.214	.098	Allreturnsabovemode	-.545	.423	.491
ElevP80	-.188	.172	Elevminimum	.382	-.305	-.145
ElevCURTmeanCUBE	-.181	.175	Allreturnsabovemean	-.365	.896	-.179
Elevkurtosis	-.044	.029	Firstreturnsabovemean	-.382	.867	-.245
Percentageallreturnsabovemode	-.009	-.974	Return2countabove1.00	-.450	.860	-.014
AllreturnsabovemodeTotalfirstreturns100	-.041	-.946	Allreturnsabove1.00	-.471	.850	-.074

Elevskewness	-.099	-.317	Percentagefirstreturnsabove1.00	-.121	.697	.331
Percentageallreturnsabove1.00	.134	-.284	Percentageallreturnsabove1.00	.044	.693	.545
ElevLkurtosis	-.233	-.274	Totalfirstreturns	-.464	.658	-.258
ElevP60	-.123	.250	ElevCV	-.147	-.185	.832
Percentageallreturnsabovemean	.095	.249	ElevLCV	-.116	-.165	.813
Canopyreliefratio	.179	.243	Percentageallreturnsabovemode	-.265	.111	.769
ElevP70	-.158	.232	AllreturnsabovemodeTotalfirstreturns100	-.299	.192	.762
Elevminimum	.034	.231	ElevMADmode	.451	.000	.682
ElevP50	-.109	.231	Percentagefirstreturnsabovemode	-.358	.265	.677
ElevP75	-.173	.209	ElevL3	-.550	-.238	.663
Percentagefirstreturnsabove1.00	.075	.199	Canopyreliefratio	.592	.214	-.635
ElevP40	-.109	.191	ElevLskewness	-.599	-.294	.613

ElevL1	-.130	.179	Elevskewness	-.603	-.298	.611
Elevmean	-.130	.179	ElevLkurtosis	-.076	.067	-.014
ElevSQRTmeanSQ	-.160	.179	ElevL4	.290	.146	.103
ElevP30	-.085	.159	Elevkurtosis	-.298	-.068	.135
ElevP25	-.059	.148	Returns0.2to1.0m	-.263	-.063	.323
ElevP20	-.049	.133	ElevP01	.416	-.339	.001
ElevP10	.039	.117	Groundreturns0.2	-.079	.329	-.492

Tabla 3.6 Resumen de componentes de Análisis de Componentes Principales a partir de las métricas de LIDAR. Se puede ver la relación existente entre cada componente y las variables LiDAR para ambas temporadas (lluvias/estiaje).

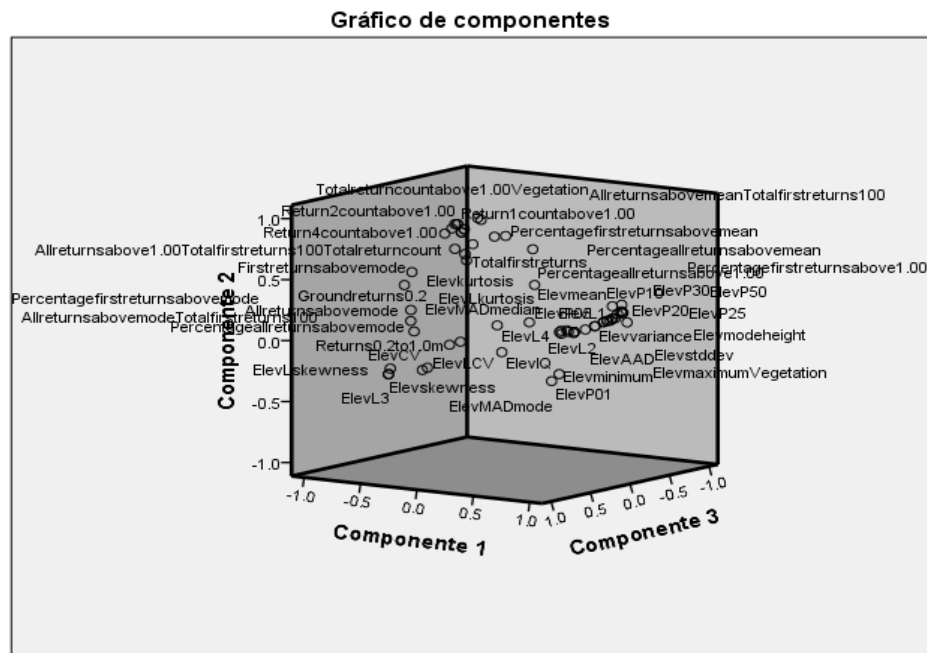
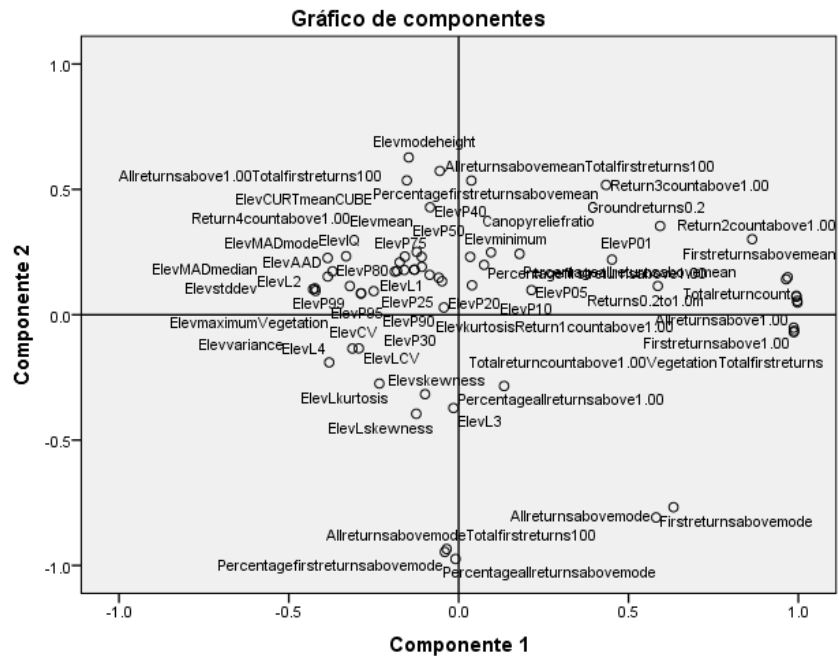


Figura 3.5 Superior: Gráfico de componentes para la temporada de lluvias (agosto 2012). Inferior: Gráfico de 3 componentes para la temporada de sequía (abril 2013).

Los componentes obtenidos del análisis de PCA se utilizaron como variables independientes en los modelos de regresión, cuyos resúmenes se muestran en la Tabla 3.7. Se puede apreciar que, contrario a lo hipotetizado, a) no existe una relación muy estrecha entre el IAF obtenido a partir de FH y los datos LiDAR, ya que los modelos explican entre el 33 y 35% de la variabilidad del IAF y, b) tampoco existe una diferencia en la capacidad de predicción del IAF a partir de los datos de temporadas con distinta cantidad de follaje en nuestra área de estudio ($p>0.05$).

Variable dependiente	Temporada	Variables Independientes	Parámetro (Error std)	R ²
IAF indirecto (a partir de FH)	agosto 2012 lluvias	Constante	3.37 (0.07)	0.33
		Componente 1	0.035 (0.08)	
		Componente 2	-0.13 (0.08)	
IAF indirecto (a partir de FH)	abril 2013 sequía	Constante	2.48 (0.06)	0.35
		Componente 1	-0.05 (0.07)	
		Componente 2	0.04 (0.07)	
		Componente 3	0.12 (0.07)	

Tabla 3.7 Resumen estadístico de la regresión lineal múltiple para las temporadas de máximo follaje (agosto 2012) y de mínimo follaje (abril 2013). Las variables fueron incluidas en el modelo con un valor de $p=0.05$. Durante la temporada de lluvias (agosto 2012) el IAF se relaciona de forma inversa con los componentes 1 y 2, mientras que durante la temporada de sequía (abril 2013) el componente 1 tiene una relación inversa y los componentes 2 y 3 positiva.

CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN

4.1 Especies de mayor importancia.

El resultado del cálculo del I.V.I. arrojó en los primeros lugares a especies cuya presencia resulta normal dada la composición florística de la región; siendo la especie con mayor valor *Bursera simaruba*, una de las más abundantes y ampliamente distribuidas en la zona (Trópicos, 2016; Herbario CICY, 2010). Cabe resaltar que las especies con valores en segundo, tercer, y cuarto lugar (*Lysiloma latisiliquum*, *Caesalpinia gaumeri*, y *Piscidia piscipula*) pertenecen a la familia Fabaceae, misma que también se ve representada por otras dos especies (*Lonchocarpus xuul* y *Acacia gaumeri*), lo que la convierte en la familia más importante de la zona. Este resultado concuerda con lo indicado por Duno y Cetzal-Ix (2016) quienes expresan que esta familia es la más diversa e importante en la Península de Yucatán, al grado de considerarse un elemento representativo del paisaje debido a que podemos encontrar individuos en todos los tipos de vegetación.

En 2012, Dupuy *et al.* reportaron que las siguientes nueve especies tenían los cinco valores más altos de I.V.I. para el SMI Kaxil Kiuic sin importar la clase de vegetación ni la edad de los distintos sitios de estudio: *Bursera simaruba*, *Lysiloma latisiliquum*, *Caesalpinia gaumeri*, *Piscidia piscipula*, *Lonchocarpus xuul*, *Mimosa bahamensis*, *Neomillspaughia emarginata*, *Gymnopodium floribundum*, y *Thouinia paucidentata*. Ocho de estas nueve especies se encontraron entre las 11 especies calculadas con mayor IVI en este trabajo.

4.2 Área Foliar Específica (AFE) a nivel de especie

Tras realizar una revisión bibliográfica extensa, los únicos valores de AFE encontrados para las 11 especies estudiadas en este trabajo son los reportados por Sanaphre-Villanueva *et al.* (2016), en el SMIC Kaxil-Kiuic (ver Anexo B). Diez de las 11 especies ($p > 0.05$) fueron estadísticamente similares (ANOVA datos pareados), siendo *Lysiloma latisiliquum* la única que difirió significativamente ($p < 0.05$) entre ambos conjuntos de datos. Esto puede deberse, en parte, a que las metodologías para seleccionar las hojas a coleccionar fueron diseñadas conforme a objetivos distintos en cada trabajo: por su parte, Sanaphre-Villanueva *et al.* (2016) cosechó únicamente las hojas expuestas al sol y en las partes altas de las

copas, mientras que en este estudio el diseño tuvo como objetivo coleccionar hojas de distintas edades y exposición al sol para así tener representada la totalidad de la copa. Se ha encontrado que las hojas en condiciones de sombra suelen tener una mayor superficie, pero Markesteijn *et al.* (2007) reportaron que las especies de BTS presentan una menor plasticidad relacionada con la cantidad de luz que las especies de bosques tropicales húmedos. Explican que esto puede deberse a que, en los BTS, la disponibilidad de luz es un factor menos limitante, siendo la baja disponibilidad de agua el factor limitante en este tipo de ecosistema. Así, para poder determinar si la diferencia encontrada en *Lysiloma latisiliquum* tiene base en la respuesta de la especie a algún factor abiótico queda pendiente: a) incrementar el número de individuos muestreados para la obtención de los valores de AFE y, b) obtener valores de AFE tanto para hojas que se encuentran expuestas a la luz solar directa como para aquellas que no, con la finalidad de obtener insumos que nos permitan realizar comparativos entre ambas.

Ninguna de las 11 especies estudiadas presentó una diferencia significativa en el valor de AFE entre estaciones ($p > 0.05$). Sin embargo, como se esperaba, se apreció una tendencia a que las especies tuvieran valores de AFE mayores durante la temporada de lluvias (cuando la disponibilidad de agua no era un factor limitante), con algunas mostrando la tendencia opuesta. Ya en 1999, Poorter y De Jong reportaron que en ocasiones algunas especies se desviaban de forma sustancial de la tendencia general, afirmación que apoya estos resultados opuestos a lo esperado. Durante el déficit hídrico, las plantas disminuyen el contenido de agua en la célula, causando una reducción del volumen celular y la pérdida de turgencia, lo cual afecta a los procesos de expansión foliar y la reducción del área foliar (Taiz y Zeiger, 2006). Sin embargo, la plasticidad fenotípica es un mecanismo que le permite a las plantas responder a la heterogeneidad ambiental con ajustes morfológicos y fisiológicos específicos (Cújar *et al.*, 2012). Queda claro que el AFE es un rasgo que se ve afectado por más de un factor y que puede presentar plasticidad fenotípica intraespecífica, por lo que se requiere de un estudio más a detalle que permita analizar otros factores además de los ya estudiados en este trabajo (estacionalidad de las lluvias y efecto de la topografía).

Ahora, al realizar una revisión de los valores estacionales del AFE en otros BTS, se encontró que autores como Sendall *et al.* (2009) si reportan diferencias significativas en los

valores de AFE entre la temporada de lluvias y la de sequía. Resulta interesante que ellos sólo estudiaron dos especies en una selva en la Amazonía, pero que obtuvieron valores de AFE tanto para ambas temporadas como para las hojas en los distintos estratos (alturas) del dosel. Encontraron que una de las especies presentó diferencias tanto entre temporadas como entre estratos, mientras que la segunda sólo entre temporadas. Ellos trabajaron en una selva semi-decidual, por lo que es posible que el SMIC Kaxil-Kiuic no presente una temporada de estiaje tan severa como la de su sitio estudio en el Amazonas o que las especies seleccionadas en nuestro estudio tengan una menor plasticidad fenotípica que las estudiadas por estos autores.

El hecho de que la especie *Bursera simaruba* no tuviera dato para la temporada de sequía debido a la carencia total de hojas indica la importancia que tiene la estrategia de cada especie para afrontar la sequía. Una de las características sorprendentes de los BTS es el amplio rango de estrategias de fenología foliar que presentan las especies (Sobrado, 1997), ya que lo normal es encontrar una mezcla de especies caducifolias, brevi-deciduals, semideciduals y perennifolias en el mismo bosque. En el SMIC Kaxil Kiuic encontramos que el grado y los patrones de senescencia y renovación de hojas se encuentran fuertemente ligados a la duración y la intensidad de la temporada de sequía, así como a la heterogeneidad de la distribución del agua en el suelo tal como lo reportan otros autores para sitios con el mismo tipo de vegetación (Powers *et al.*, 2009; Borchert, 1994). Así, basado en observaciones en campo, se encontró que de las 11 especies seleccionadas tenemos que 3 son caducifolias, 3 son semi-deciduals, y 5 son perennes (Tabla 4.1). Esto resulta especialmente relevante para nuestro sitio de estudio porque, al ser un BTS subcaducifolio, nos resulta imposible determinar exclusivamente mediante fotografías hemisféricas cuál es el aporte de material no foliar al IAF. En sitios donde la vegetación es caducifolia en su totalidad y hay una sola temporada de estiaje al año es muy práctico tomar fotografías hemisféricas durante las temporadas de lluvia y de sequía, y basta con restar el IAF obtenido para sequía del obtenido durante lluvias para conocer la sobre-estimación de IAF que se debe a materiales vegetales no foliares. En el caso de nuestro sitio de estudio tenemos que recurrir a otros medios que requieren de más tiempo y esfuerzo, como son las trampas de hojarasca o algún muestreo destructivo.

4.3 Concentración de carbono foliar a nivel de especie

En la actualidad se han realizado avances importantes en nuestra habilidad para cuantificar la biomasa aérea a partir de inventarios forestales y datos obtenidos por sensores remotos, pero se ha dedicado relativamente poca atención a la exactitud de la conversión de dicha biomasa a reservas de C (Baker *et al.*, 2004). Así, casi todas las estimaciones de reservas de C en bosques tropicales asumen que todos los tejidos (madera, hojas, raíces) están constituidos en 50% por C (Gibbs *et al.*, 2007). En bosques tropicales altamente diversos, omitir las diferencias en concentración de C específicas a las especies y a los tejidos reduce la importancia de la composición florística como un motor potencial en la dinámica de C en los bosques y puede ocasionar sesgos en los inventarios de C en bosques tropicales (Martin y Thomas, 2011).

Los resultados obtenidos en el análisis de la concentración de C foliar de las 11 especies colectadas en esta investigación arrojaron un rango de entre 45.73 y 37.88%, lo cual es considerablemente más bajo que el 50% asumido normalmente en algunos trabajos de cuantificación de biomasa aérea y su correspondiente contenido de C (Martin y Thomas, 2011; Gibbs *et al.*, 2007). Esto se debe a que la mayor parte del C aéreo se encuentra en los tallos y las ramas, mientras que las hojas contribuyen entre el 4 y el 6% (Bond-Lamberty *et al.*, 2002; Waring, 1983). Sin embargo, y a pesar de aportar poco a la biomasa y al C aéreo total, el tejido foliar tiene una relación estrecha con procesos vitales como la fotosíntesis, la respiración, y la productividad de un sitio dado (Aguirre-Salado *et al.*, 2011).

4.4 Índice de área foliar obtenido a partir de colecta de hojarasca

Se han desarrollado diversos métodos para la obtención del IAF, tanto directos en campo como por medio de equipo óptico, ecuaciones, y datos de sensores remotos (Bréda, 2003). Sin embargo, es ampliamente reconocido que los métodos indirectos tienden a subestimar dichos valores en magnitudes distintas (Liu *et al.*, 2015; Kalácska *et al.*, 2005; Jonckheere, 2004; Asner *et al.*, 2003). Por esta razón surge la necesidad de desarrollar un factor de corrección a partir de datos directos de campo para así poder ajustar los valores de IAF que se obtienen por medios indirectos, como son las fotografías hemisféricas. Esta es la manera más eficiente para aumentar la precisión de las estimaciones obtenidas por métodos

indirectos, ya que las ecuaciones de corrección (i.e. agrupación de follaje) incluidas en algunos softwares (como Hemisfer®) fueron desarrolladas como parte de algún proyecto de investigación y son, por ende, para sitios específicos por lo que al utilizarlas en sitios con características distintas se podría aumentar el error en las estimaciones indirectas del IAF.

En el presente estudio encontramos que el IAF anual obtenido mediante FH fue entre 31.1 y 47.2% menor al compararlo con el obtenido a partir del AFE promedio de las 11 especies con mayor I.V.I. y los datos de colecta de hojarasca en cinco parcelas. Huechacona (2016) reportó una subestimación de entre 60.4 y 78.1% para parcelas con distintas edades de sucesión en el mismo SMIC Kaxil Kiuic; mientras que otros autores reportan subestimaciones, para bosques con una composición de especies distinta pero igualmente deciduos y secos, de entre 16.5-60% (Kaláckska *et al.*, 2005) y 30% (Olivas *et al.*, 2013).

A pesar de que los métodos directos son los más exactos, estos no son perfectos. Una de las fuentes de error más importante está en la selección del material foliar que se utilizará para el cálculo del AFE (Bouriaud, *et al.*, 2003; Bréda, 2003). Por ello en este estudio se realizó un sub-muestreo estratificado que permitió medir hojas verdes de distintas edades y con distinta exposición a la luz solar. A su vez, autores como Bouriaud *et al.* (2003) y Kaláckska *et al.* (2005) indican que otro error común e importante está en la utilización de datos de AFE para pocas especies y recomiendan utilizar al menos 10. En este estudio se contó con datos de AFE para las 11 especies más importantes en la zona, que a su vez se obtuvieron muestreando a 4 individuos por especie. Esto permitió considerar la variación tanto inter- como intra- específica para las 11 especies seleccionadas. A pesar de ello, hay que poner en perspectiva que en el sitio de estudio hay más de 200 especies leñosas (Dupuy *et al.* 2012) y nuestro muestreo incluyó sólo el 5% de las especies presentes (11 con el 68% del IVI), además de que no se conoce ni se toma en cuenta la producción de hojarasca a nivel de especie dado que lo colectado por las trampas se separó únicamente por componentes (no por especie). Si se consideraran más especies y se conociera el aporte de hojarasca por especie y por trampa se podría obtener una mejor estimación del IAF a partir del AFE.

Dado que el error del IAF calculado inicialmente a partir del AFE sin ponderar era considerable, se pensó que el utilizar un promedio ponderado del AFE para las mismas 11 especies con mayor I.V.I. podría mejorar la precisión de la estimación y, así fue: se

obtuvieron valores entre 20 y 36.5% menores que los obtenidos por métodos directos, logrando una reducción de la subestimación de entre 0.2 y 19.1%. Sin embargo, existen otras fuentes probables de error que no se están considerando en este trabajo, como el hecho de que la hojarasca no estaba separada por especie y por ello la ponderación realizada con el IVI podría no reflejar de forma fiel la composición de especies en la hojarasca y/o a que este muestreo asume que las especies pierden todas sus hojas una vez por año cuando podría ser que las pierdan dos veces al año o cada 2 o más años.

4.5 Índice de Área Foliar obtenido a partir de Fotografías Hemisféricas

En este trabajo de investigación se obtuvieron valores de IAF indirectos con una buena precisión, ya que el error obtenido con respecto al método directo (20-36.5%) es menor que el reportado en otros trabajos (Huechacona, 2016; Olivas, *et al.*, 2013; Kaláckska *et al.*, 2005). El rango de valores de IAF máximo en este trabajo fue de entre 1.79 y 4.16, mientras que Huechacona (2016) reporta valores de entre 3.9 y 6.2 para la misma zona de estudio. Ahora bien, Mass *et al.* (1995) reportan un rango de entre 3.3 y 5.4 para un BTS en el occidente de México y Martinuzzi *et al.* (2013) de entre 2.1 y 4.3 para el mismo tipo de ecosistema en Puerto Rico. Por último, Asner (2003) realizó una revisión extensa y sintetizó que, para este tipo de bosques tropicales, se han reportado valores dentro del rango de 0.6 hasta 8.9.

A continuación se detalla la manera en que se trabajó para minimizar las fuentes de error inherentes a este método. En el caso de la FH, las tres fuentes de error más importantes son:

- a) Exposición de las imágenes hemisféricas (Weiss *et al.*, 2004; Hale y Edwards, 2002; Chason *et al.*, 1991; Rich, 1990). En primer lugar, el horario de toma de las FH es vital, ya que determina en gran medida la cantidad de luz que tendrá la fotografía (Beckschäfer *et al.*, 2013; Weiss *et al.*, 2004). Por ello se trabajó en la toma de las fotos sólo durante horarios cercanos al amanecer y al atardecer a pesar de obligarnos a dedicar más días a trabajo de campo, ya que si el sol se encuentra alto no existe ninguna configuración de la cámara fotográfica que nos permita adquirir las imágenes con la calidad necesaria.

Por otra parte, es importante maximizar el trabajo de campo y tomar 3 fotografías con distintas exposiciones (“bracketing”) en cada parcela de muestreo. Esto permite al investigador tener opciones al momento de elegir visualmente la que mejor fidelidad presente. Algunos investigadores afirman que esto introduce una fuente de error al momento de dejar la selección de la mejor imagen al usuario (ver Beckschäfer *et al.*, 2013). Pero, por experiencia laboral propia previa a este trabajo de investigación y reportes de otros autores (Sasaki *et al.*, 2013; Frazer *et al.*, 1997) es que se puede asegurar que un usuario experimentado puede seleccionar la mejor fotografía por parcela sin incrementar el error en la estimación y, por el contrario, esa selección visual ayudará a minimizar la sub-estimación del IAF.

- b) Considerar tejidos vegetales no foliares (Gower *et al.*, 1999). Debido a que los métodos indirectos toman en cuenta tejidos no foliares (ramas, troncos, flores, etc) al momento de hacer el cálculo del IAF es que resulta de vital importancia obtener valores de referencia de forma directa (como el AFE y hojarasca), que nos permitan calibrar y conocer el error del IAF efectivo (Sacari-Biudes *et al.*, 2013; Seidel *et al.* 2012; Richardson *et al.*, 2009; Danson *et al.*, 2007; Morsdorf *et al.*, 2006; Chason *et al.*, 1991). En este trabajo dicha calibración se logró mediante el cálculo del IAF a partir de datos de AFE (para las 11 especies más importantes) y de hojarasca colectada en trampas en cinco de las parcelas estudiadas. Éste método es mucho más eficiente que utilizar algún software, como Paint®, para manualmente marcar con algún color los pixeles correspondientes a tejido vegetal no foliar (Thimonier *et al.*, 2010; Weiss *et al.*, 2004). Huechacona (2016) utilizó dicho software para marcar las estructuras no foliares con un color distinto y configuró el software Hemisfer® para que ignorara el color al momento del calcular el IAF y encontró que este pre-procesamiento de las imágenes generaba una sub-estimación del IAF aún mayor que si se utilizaban las imágenes sin esta separación de tejido foliar y tejido no foliar. Esto puede deberse al hecho de que detrás de las estructuras no foliares ignoradas pueden existir estructuras foliares que no se tomaron en cuenta, amplificando la sub-estimación. Otro factor está en que el error que se irá acumulando con cada paso de la adquisición y análisis de las fotografías hemisféricas será mayor conforme se agreguen más pasos en el proceso.

c) Selección del umbral para la binarización de las FH. Como ya se ha mencionado en capítulos anteriores, la transformación de la imagen a color en una blanco y negro es la parte más crítica del proceso de análisis (Beckschäfer *et al.*, 2013; Jonckheere *et al.*, 2004), y de ella dependerá la precisión del IAF calculado. Tal como con la selección de la exposición de la fotografía, existen autores que aseveran que debe ser el algoritmo del software especializado el que determine si los píxeles serán blancos (cielo) o negros (vegetación) (Schleppi, 2014; Beckschäfer *et al.*, 2013; Jonckheere *et al.*, 2004; Weiss *et al.*, 2004) para así asegurar un proceso repetible y sin sesgo. Pero, por experiencia personal y de algunos otros autores, esta selección automática no siempre genera una contraparte binaria fiel (Nobis, 2005; Frazer *et al.*, 1997), sobre todo cuando encontramos nubes o sitios con poca vegetación.

En cuanto al efecto de la topografía sobre el IAF, de forma sorprendente y contraria a las hipótesis de este trabajo, no hubo diferencia significativa entre el IAF de los sitios planos y de los sitios en cerro. En general, en la literatura se reporta la existencia de un efecto de la pendiente sobre variables como altura, área basal, densidad, diversidad, entre otras y cómo estas se relacionan con la profundidad y la capacidad del suelo para retener agua y nutrientes. Para el mismo SMIC Kaxil Kiuic existen dos estudios (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2015; Dupuy *et al.*, 2012) cuyos resultados indican que la altura y el área basal de los individuos es menor en cerros que en zonas planas, mientras que la abundancia, la densidad, y el número de especies presentan el patrón opuesto. En este mismo sitio de estudio, Sanaphre-Villanueva (2016) indica que las plantas desarrollan diferentes estrategias que les permiten evitar y/o tolerar el estrés hídrico y, es posible que en los cerros exista una mayor abundancia de especies deciduas que en las zonas planas, lo cual podría compensar la mayor biomasa encontrada en zonas planas.

Otro estudio que apoya lo encontrado en esta tesis, es el de Huang y colaboradores (2013), quienes tampoco encontraron un efecto de la pendiente sobre el IAF en una selva tropical seca en México. Así, habrá que tener en cuenta que pueden ser otros componentes de la pendiente, como la cara sobre la que se desarrollan los individuos en los cerros (es decir, la exposición), los que pueden tener la mayor influencia sobre el IAF. En este estudio no se evaluó ni la exposición, ni la altitud por cuestiones de diseño de muestreo, pero podrían ser

variables cuyos efectos sobre el IAF resultaría conveniente analizar en investigaciones futuras.

4.6 Modelo de índice de área foliar apartir de datos LiDAR

Como ya se mencionó en la sección de resultados, representó una gran sorpresa el hecho de que los modelos de regresión tuvieran valores de R^2 tan bajos, dado que múltiples autores (Martinuzzi *et al.*, 2013; Sasaki *et al.*, 2013; Peduzzi *et al.*, 2012; Richardson *et al.*, 2009; Zhao y Popescu, 2009; Jensen *et al.*, 2008; van Aardt *et al.*, 2006) reportan que los datos LiDAR tuvieron una buena capacidad para predecir el IAF en sus sitios de estudio (con vegetación de bosques tropicales secos, bosques templados, y plantaciones forestales), con valores de R^2 arriba de 0.70. Así, queda la tarea de determinar, en un estudio futuro, cuál fue el motivo de que los modelos tuvieran tan poca capacidad explicativa del IAF en el sitio de estudio. Existen algunas razones a las cuales podría atribuirse este resultado, y se enumeran a continuación:

- a) La vegetación en las parcelas era demasiado homogénea. La selva en el área de los 9 km² es madura y tiene la misma edad de sucesión tras su uso para agricultura tradicional (alrededor de 60 a 80 años), por lo que puede ser que la variabilidad presente en la vegetación no fuera suficiente para crear un modelo con una buena capacidad explicativa del IAF. Sin embargo, Hernández-Stefanoni *et al.* (2014; 2015) pudieron generar modelos de regresión para estimar biomasa a partir de datos LiDAR en el mismo SMIC y en parcelas dentro de los mismos 9 km² donde se realizó éste estudio, y obtuvieron valores altos de R^2 . Por el contrario, otros estudios que generaron modelos de regresión para IAF a partir de datos LiDAR y que tuvieron buenos valores de R^2 (Martinuzzi *et al.*, 2013; Sasaki *et al.*, 2013; Peduzzi *et al.*, 2012) si consideraron vegetación mas heterogénea en su diseño experimental.
- a) El tamaño de las parcelas de medición podría haber sido muy pequeño. El diseño de las parcelas de muestreo debe ser realizado pensando en que su tamaño y forma minimicen el efecto de borde (Frazer *et al.*, 2011; Martinuzzi *et al.*, 2013; Sasaki *et al.*, 2013; Peduzzi *et al.*, 2012; Jensen *et al.*, 2008). En un estudio realizado por Hernández-Stefanoni *et al.* (2014) se resalta la importancia que tienen la forma y el tamaño (área) de las parcelas de medición en la reducción de los errores en la

estimación de la biomasa. Concluyeron que, en el bosque tropical seco de Kaxil-Kiuic, el R^2 se incrementaba de 0.49 a 0.86 cuando se incrementaba el área de las parcelas de medición de 400 m² a 1000 m². Existen otros dos factores que podrían tener un efecto importante sobre las métricas generadas a partir de los datos LiDAR y su baja capacidad de predicción del IAF: el tamaño de la parcela utilizada y el error de geolocalización. Por ello, habría que probar con parcelas de mayor área para conocer si es que el efecto de borde influye en la capacidad predictiva de los datos LiDAR, así como utilizar un GPS diferencial de alta precisión que nos permita reducir al mínimo la incertidumbre generada por errores de geolocalización de magnitudes variables.

- b) Los datos LiDAR fueron adquiridos en años distintos a los de la obtención del IAF por medio de fotografías hemisféricas y por medio de colectas de hojarasca (y AFE). Los datos LiDAR fueron adquiridos en agosto de 2012 (temporada con mayor tejido foliar) y en abril de 2013 (temporada de menor tejido foliar); mientras que las tomas de datos en campo para la obtención del IAF directo e indirecto tuvieron lugar en octubre de 2014 (mayor cantidad de tejido foliar) y en abril de 2015 (menor cantidad de tejido foliar). El IAF varía en el tiempo y algunos de los factores que tienen una mayor influencia sobre él son las condiciones climáticas (i.e. radiación, cantidad de precipitación, y temperatura) y las propiedades de los suelos (i.e. cantidad de nutrientes, y capacidad de retención de agua) (Pokorný *et al.*, 2008; Vose *et al.*, 1994).

Se cuenta con datos meteorológicos para el SMIC Kaxil Kiuic, lo que permitió calcular los valores promedio de precipitación y de radiación para los meses en los que se adquirieron los datos LiDAR y los insumos para el cálculo del IAF. Para las temporadas con mayor cantidad de tejido foliar, se encontró que durante el mes de agosto de 2012 el total de la precipitación fue de 65 mm y el promedio diario de radiación fue de 214.05 w/m², mientras que para el mes de octubre de 2014 los valores respectivos fueron de 106.8 mm y 165.38 W/m². Por su parte, para las temporadas con menor cantidad de tejido foliar, los valores fueron de 16 mm de precipitación y 246.67 W/m² de radiación para el mes de abril de 2013 y de 2.6 mm para la precipitación y 201.80 w/m² para la radiación en el mes de abril de 2015. Se

puede apreciar una diferencia considerable en la cantidad de precipitación y radiación entre los meses de adquisición de los datos LiDAR y de los insumos para el cálculo del IAF, lo que seguramente tuvo un efecto sobre la cantidad de tejido foliar y su relación con otras variables dasométricas, lo cual podría ayudar a explicar, en parte, la baja capacidad de explicación de la variación de los modelos generados. Cabe señalar que las condiciones climatológicas de los meses previos al muestreo y a la toma de los datos LiDAR también tendrían un impacto en la respuesta fenológicas de la vegetación, puesto que ésta presenta histéresis (no es instantánea). Dicho esto, podría resultar esclarecedor realizar un estudio que analice la relación entre la variación estacional del IAF y las variables climáticas durante periodos mayores de tiempo.

- b) Las variables obtenidas por el programa FUSION® podrían resultar insuficientes para la generar los modelos de regresión en el bosque tropical seco del sitio de estudio. En lugar de utilizar todas las métricas para construir nuestro modelo, se recomendaría tener una aproximación lógica y acorde con el atributo estudiado, para lograr obtener el juego de métricas que mejor expliquen la variabilidad del mismo (White *et al.*, 2013). De forma general, la mayoría de las aplicaciones forestales requerirán de alguna medida de altura, variabilidad de la altura, y cantidad de cobertura vegetal presente (Lefsky *et al.*, 2005). Al inicio de este trabajo se realizó un primer análisis con la intención de evaluar las variables reportadas como de utilidad en estudios previos, pero se encontró que no tenían una relación significativa. Por ello queda pendiente dedicar una investigación a crear índices específicos al sitio de estudio, tal como hicieron Peduzzi *et al.* (2012).

CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

CONCLUSIONES

Tan sólo 11 especies acumularon el 68.3% del IVI en el SMIC Kaxil, siendo la familia Fabaceae la mejor representada con 5 especies de entre las 11 consideradas. Queda pendiente realizar un estudio que evalúe más directamente el efecto de la estacionalidad (en la disponibilidad de agua) y que permita además considerar otras variables (como disponibilidad de nutrientes y costos de construcción del tejido foliar) dado que el AFE responde a una amplia variedad de factores y a que existe variación intra-específica. Además, habría que incrementar el número de individuos muestreados por especie para así poder determinar con mayor certeza si existen diferencias dadas por la estacionalidad de las lluvias o si éstas se deben a un tamaño muestral insuficiente.

El IAF se obtuvo de manera directa multiplicando el AFE por la hojarasca colectada. Se utilizaron dos valores distintos de AFE: uno calculado mediante un promedio simple (aritmético) y otro ponderando con ayuda de los valores de IVI para cada especie. La utilización del promedio ponderado redujo la sobreestimación del IAF entre 10 y 19%, lo que comprobó la utilidad de conocer el AFE por especie para las especies con mayor aportación al IVI. A pesar de que dicho porcentaje es bueno, sigue siendo necesario considerar una mayor cantidad de especies y conocer el aporte de hojarasca en las trampas a nivel de especie para así mejorar la precisión de las estimaciones directas del IAF a partir del AFE ponderada.

Los valores de IAF obtenidos por medio de fotografías hemisféricas tuvieron una buena precisión. Se cuantificó que esta metodología indirecta sub-estimó el IAF entre 20 y 36.5 %, error menor que el reportado en otros trabajos (Huechacona, 2016; Olivas *et al.*, 2013; Kaláckska *et al.*, 2005) que fue de hasta 60%. El IAF obtenido por esta metodología indirecta tuvo una media de 3.37 en la temporada de lluvias y de 2.49 en la de estiaje, valores que son similares a los reportados por otros autores para bosques tropicales secos (ver sección 4.5).

Como se hipotetizó en un inicio, el IAF presentó una diferencia significativa ($p < 0.05$) entre temporadas: fue menor durante la temporada de sequía, cuando las especies pierden una

parte o la totalidad de sus hojas como parte de su estrategia para resistir aquellos meses en que el agua se convierte en el recurso limitante. En cuanto al efecto de la topografía sobre el IAF, se encontró que no hubo diferencia significativa ($p > 0.05$) entre sitios planos y en cerros para ninguna temporada, lo cual puede deberse a diferencias entre cerros y sitios planos en cuanto a la composición de especies y sus estrategias de vida para evitar o tolerar el estrés hídrico, incluyendo su fenología.

Los modelos de regresión lineal no fueron capaces de explicar un porcentaje aceptable de variación espacial del IAF obtenido a partir de FH y datos LiDAR y, tampoco existió una diferencia en la capacidad de predicción del IAF a partir de los datos de las dos temporadas con distinta cantidad de follaje ($p > 0.05$). Esto puede deberse en gran medida a que los datos LiDAR y los insumos para el cálculo de IAF se adquirieron en años distintos, con condiciones climáticas distintas, pero queda pendiente estudiar a profundidad si el tamaño de la parcela ó la homogeneidad de la vegetación presente en el área muestreada tuvieron alguna responsabilidad en este resultado.

PERSPECTIVAS

En este trabajo de investigación:

- a) Se comprobó la importancia de la obtención del AFE a nivel de especie como una manera eficiente para reducir los niveles de error en los valores de IAF obtenidos de forma directa. Habría que considerar que en este estudio se utilizaron tan solo 11 especies, por lo que un estudio donde se obtenga el AFE para una mayor cantidad de especies debería de generar información aún más precisa. A su vez, para poder optimizar el método directo habría que cuantificar el aporte de cada especie a la hojarasca colectada en las trampas por parcela.
- b) Se encontró que las variables generadas a partir de los datos LiDAR mostraron poca capacidad para explicar la variación del IAF. Esto podría deberse a las diferentes condiciones ambientales previas a las fechas de adquisición de los datos LiDAR, comparadas con las de las fechas de obtención del AFE y el IAF, por lo que resultaría interesante diseñar un estudio que permita analizar la influencia de las

condiciones climáticas sobre el IAF y asegurar que la toma de datos LiDAR concuerde con la adquisición de los insumos para el cálculo del IAF.

- c) Existen otros dos factores que podrían tener un efecto importante sobre las métricas generadas a partir de los datos LiDAR y su baja capacidad de predicción del IAF: el tamaño de la parcela utilizada y el error de geolocalización. Por ello, habría que probar con parcelas de diferente área para evaluar el efecto de borde sobre la capacidad predictiva de los datos LiDAR, así como utilizar un GPS diferencial de alta precisión que nos permita reducir al mínimo dicho error.

ANEXOS

A) PROTOCOLO DE TRATAMIENTO PRE-PROCESAMIENTO Y BINARIZACIÓN DE LAS FOTOGRAFÍAS HEMISFÉRICAS.

El uso de las fotografías hemisféricas como un medio indirecto para calcular parámetros biofísicos de la vegetación ha ido cobrando fuerza conforme el paso de los años y el desarrollo de la tecnología. En la última década ésta técnica ha avanzado de forma importante, siendo puesta a prueba con resultados favorables por investigadores de todo el mundo. Asimismo, los programas disponibles para su análisis han ido evolucionando hasta ser capaces de obtener una cantidad mayor de parámetros a partir de las mismas fotografías.

Sin embargo, todas las técnicas para la estimación del Índice de Área Foliar (IAF) tienen sus limitantes, siendo en este caso que para que el programa pueda analizar la fotografía, el usuario debe primero seleccionar el umbral que divida la vegetación del cielo, suelo o cualquier otro objeto. Este proceso conocido como “binarización” consiste en asignar el valor de blanco ó negro (0 ó 1) a cada píxel. Esta fase de binarización es, sin duda, una de las más delicadas de todo el proceso.

Con la finalidad de que este proceso pueda ser repetible por cualquier usuario es que se detalla el proceso manual seguido para asignar dicho umbral a las imágenes previo al análisis con el software especializado HEMISFER®. A continuación, se presentan el software desarrollado con finalidades científicas y de uso libre que permite transformar una imagen (.jpg) a color en un mapa de bits en blanco y negro (.bmp). Es sabido que otros programas como eCognition ofrecen esta función, pero debido a que requiere la compra de una licencia costosa es que nos inclinamos por aquellos programas de uso libre para que así cualquier usuario pueda seguir exactamente el mismo proceso y obtener resultados comparables con los nuestros.

Side Look® 1.1.01.

Este programa fue diseñado por Michael Nobis (2003) para el análisis de la estructura vertical de vegetación herbácea a partir de fotografías. Más adelante se le incorporaron otras funciones y en la versión 1.1.01 se incorporó la función para asignar el umbral a las fotografías tanto manual como automáticamente.

Los pasos a seguir se indican en la página 3 del manual “Program Documentation for SideLook® 1.1” de M. Nobis. Es en realidad muy sencillo: en primer lugar, es necesario abrir la imagen hemisférica que deseamos convertir en bitmap y trabajar desde la pestaña “Copy”. Una vez en esa pestaña seleccionamos el menú “Image/Threshold” y manualmente movemos el marcador hasta lograr la imagen blanco/negro mejor ajustada a la original a color. Una función útil para rectificar dicho ajuste se encuentra en el botón “Switch”, que nos permite volver a ver la fotografía original (a color) sin perder los cambios que hemos hecho en la foto binarizada (blanco y negro).

B) DATOS DE AFE OBTENIDOS POR SANAPHRE-VILLANUEVA *et al* (2016)

Especie	AFE (cm²/gr) Sanaphre-Villanueva <i>et al.</i> (2016)
<i>Acacia gaumeri</i>	177.97
<i>Bursera simaruba</i>	116.58
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	110.54
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	142.30
<i>Gymnopodium floribundum</i>	131.69
<i>Lonchocarpus xuul</i>	152.29
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	188.88

<i>Neea psychotrioides</i>	117.31
<i>Piscidia piscipula</i>	143.25
<i>Thouinia paucidentata</i>	137.67
<i>Vitex gaumeri</i>	105.12

LITERATURA CITADA

- Aguirre-Salado, C.A., J.R. Valdéz-Lazalde, G. Ángeles-Pérez, H.M. de los Santos-Posadas, y A.I. Aguirre-Salado (2011). Mapeo del Índice de Área Foliar y Cobertura Arbórea Mediante Fotografía Hemisférica y Datos SPOT5 HRG: Regresión y K-NN. *Agrociencia*. 45: 105-119.
- Alianza México REDD+. Región Puuc y Los Chenes en Yucatán y Campeche (2013). Sitio web: <http://www.alianza-mredd.org/areas-de-accion-temprana/region-puuc-y-los-chenes-en-yucatan-y-campeche#.U1xymvI5PX4>.
- Anderson, M.C., C.M.U. Neale, F. Li, J.M. Norman, W.P. Kustas, H. Jayanthi, y J. Chavez, (2004). Upscaling ground observations of vegetation water content, canopy height, and leaf area index during SMEX02 using aircraft and Landsat imagery. *Remote Sensing of Environment*. (92): 447–464.
- Antúnez, I., E.C. Retamosa, y R. Villar (2001). Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*. 128: 172-180.
- 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.
- Baker T.R., O.L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida S. y L. Arroyo (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*. 10: 545–562.
- Birky, A.K. (2001). NDVI and a simple model of deciduous forest seasonal dynamics. *Ecological Modelling*. 143: 43–58.
- Bolstad, P. V. y S.T. Gower (1990). Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. *Tree Physiology*. 7: 115–124.
- 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.
- Borchert, R. (2004). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical y forest trees. *Ecology*. 75(5): 1437-1449.
- 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(3):371-380.
- 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(392):2403–2417.
- Chason, J.W., D.D. Baldocchi, y M.A. Huston (1991). A comparison of direct and indirect - methods for estimating forest canopy leaf area. *Agricultural and Forest Meteorology*. 57:107-128.
- Chen, J.M., y T.A. Black (1992). Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant Cell Environment*. 15: 421–429.
- Chen, J.M. y J. Cihlar (1995). Quantifying the effect of canopy architecture on optical measurements of leaf area index using two gap size analysis methods. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*. 33: 777-787.
- 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.
- Chen, J.M., X. Chen, y W. Ju (2013) Effects of vegetation heterogeneity and surface topography on spatial scaling of net primary productivity. *Biogeosciences*. 10:4879-4896.
- Herbario CICY (2010). Flora Digital: Península de Yucatán. Unidad de Recursos Naturales. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Disponible en:

http://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/ficha_virtual.php?especie=1107

[Accesado 12 de Enero de 2016]

- Cingolani, A.M., M. Cabido, y D.E. Gurvich (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetal Science*. 18: 911–20.
- Clark, D.B., P. Olivas, S.F. Oberbauer, D.A. Clark, y M.G. Ryan (2008). First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest leaf area index, a key driver of global primary productivity. *Ecology Letters*. 11: 163–172.
- Cowling, S.A. y C.B. Field (2003). Environmental control of leaf area production: Implication for vegetation and land-surface modeling. *Global Biogeochemical Cycles*. 17(1):1007.
- Cújar, V., J. Mauricio, N.F. Rodríguez-López, y W.T. Fernández (2012). Plasticidad fenotípica en las plantas de *Lippia dulcis* (Verbenaceae) sometidas a déficit hídrico. *Acta biológica Colombiana*. 17(2): 363-378.
- Curtis, J.T. y R.P. McIntosh (1951). An upland forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology*. 32:476-496.
- Cutini, A., G. Matteucci, y G.S. Mugnozza (1998). Estimation of Leaf Area Index With the Li-Cor LAI 2000 in Deciduous Forests. *Forest Ecological Management*. 105: 55-65.
- Danson, F., D. Hetherington, F. Morsdorf, B. Koetz, y B. Allgower (2007). Forest canopy gap fraction from terrestrial laser scanning. *Geoscience and Remote Sensing Letters IEEE* 4: 157-160.
- Dassot, M., T. Constant, y M. Fournier (2011). The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: application fields, benefits and challenges. *Annals of forest science*. 68:959-974.
- Dermody, O., J.F. Weltzin, E.C. Engel, P. Allen, y R.J. Norby (2007). How do elevated [CO₂], warming, and reduced precipitation interact to affect soil moisture and LAI in an old field ecosystem? *Plant Soil*. 301:255–266

-
- Duno de Stefano, R. y W. Cetzal-Ix (2016). Fabaceae (Leguminosae) en la Península de Yucatán, México. Desde el Herbario CICY. 8: 111–116
- Dupuy, J.M. y R.L. Chazdon (2008). Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. *Forest Ecology and Management*. 255: 3716–3725.
- Dupuy, J.M., J.L. Hernández-Stefanoni, R.A. Hernández-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 Yucatan, Mexico. *BIOTROPICA* 44(2): 151–162.
- Elliot, S., P.J. Baker, y R. Borchert (2006). Leaf-flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests. *Global Ecology and Biogeography*. 15:248-257.
- Finke, D.L. y W.E. Snyder (2008). Niche Partitioning Increases Resource Exploitation by Diverse Communities. *Science*. 321 (5895): 1488-1490.
- Flores, F.J., H.L. Allen, H.M. Cheshire, J.G. Davis, M. Fuentes, y D.L. Kelting (2006). Using multispectral satellite imagery to estimate leaf area and response to silvicultural treatments in loblolly pine stands. *Canadian Journal of Forestry Research*. (36): 1587–1596.
- Flores, J. S., y I.C. Espejel (1994). *Etnoflora Yucateense*. No. 3. Universidad Autónoma de Yucatán, Yucatán, México.
- Frazer, G.W., J.A. Trofymow, y K.P. Lertzman (1997). A method for estimating canopy openness, effective leaf area index, and photosynthetically active photon flux density using hemispherical photography and computerized image analysis techniques. Canadian Forest Service. Disponible en: <http://www.pfc.cfs.nrcan.gc.ca/>
- Frazer, G.W., S. Magnussen, M.A. Wulder, y K.O. Niemann (2011). Simulated impact of sample plot size and co-registration error in the accuracy and uncertainty of LiDAR-

-
- derived estimates of forest stand biomass. *Remote Sensing of Environment*. 115(2):636-649.
- FUSION. McGaughey, R.J. Ver. 3.42. US Forest Service, Pacific Northwest Research Station. <http://forsys.cfr.washington.edu/fusion/fusionlatest.html>
- Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet, y G. Laurent (2004). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.* 15:688-695.
- Gao, Y., M. Giese, H. Brueck, H. Yang, y Z. Li (2013). The relation of biomass production with leaf traits varied under different land-use and precipitation conditions in an Inner Mongolia steppe. *Ecological Research*. 28:1029-1043.
- Gibbs, H.K., S. Brown, J.O. Niles, y J.A. Foley (2007). Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters*. 2: 1–13.
- Giraldo, J.P., y N. M. Holbrook (2011). Physiological mechanisms underlying the seasonality of leaf senescence and renewal in seasonally dry tropical forests. En: *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., & Ceballos, G. (editores). Island Press, Washington. 129–140.
- Gower, S.T., C.J. Kucharik, y J.M. Norman (1999). Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, *f*APAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. *Remote Sensing of Environment*. 70:29-51.
- Hale, S., y C. Edwards (2002). Comparison of film and digital hemispherical photography across a wide range of canopy densities. *Agricultural and Forest Meteorology*. 112: 51-56.
- Helmer, E., T. Brandeis, A. Kugo, y T. Kennaway (2008). Factors influencing spatial patterns in tropical forest clearance and stand age: Implications for carbon storage and species diversity. *Journal of Geophysical Research*. 113. DOI: 10.1029/2007JG000568.

-
- Hemisfer 2.0.1.0. Patrick Schleppi (2014). WSL. http://www.wsl.ch/dienstleistungen/produkte/software/hemisfer/index_EN.
- Hernández-Stefanoni, J.L., J.M. Dupuy, y M.A. Castillo-Santiago (2009). Assessing species density and abundance of tropical trees. *Applied Vegetation Science*. 12: 398-414.
- Hernández-Stefanoni, J.L., J.M. Dupuy, K.D. Johnson, R. Birdsey, F. Tun-Dzul, A. Peduzzi, J.P. Caamal-Sosa, G. Sánchez-Santos, y D. López-Merlín (2014). Improving Species Diversity and Biomass Estimates of Tropical Dry Forests Using Airborne LiDAR. *Remote Sensing*. 6 :1-23.
- 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*. DOI: 10.1111/avsc.12190
- Huang, Y., G.A. Sánchez-Azofeifa, 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-Azofeifa, A., Powers, J.S., Fernandes, G.W. & Quesada, M. (editores). CRC Press. 556.
- Huechacona, A. (2016). Dinámica de la producción de hojarasca y el Índice de Área Foliar (IAF) en un bosque tropical seco en Yucatán (Tesis de Maestría). Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán, México.
- Jakubowski, M.K., Q. Guo, y M. Kelly (2013). Tradeoffs between LiDAR pulse density and forest measurement accuracy. *Remote Sensing of Environment*. 130: 245-253.
- Janžekovič, F., y T. Novak (2012). PCA – A Powerful Method for Analyze Ecological Niches, *Principal Component Analysis - Multidisciplinary Applications*, Dr. Parinya Sanguansat (Ed.), Disponible en: <http://www.intechopen.com/books/principal-component-analysis-multidisciplinaryapplications/pca-a-powerful-method-to-analyze-the-ecological-niche->
-

-
- Jarlan, L., G. Balsamo, S. Lafont, A. Beljaars, J.C. Calvet, y E. Mougin (2008). Analysis of leaf area index in the ECMWF land Surface model and impact on latent heat and carbon fluxes: Application to West Africa. *Journal of Geophysical Research*. 113, D24117.
- Jensen, R.R., y M.W. Binford (2004). Measurement and comparison of leaf area index estimators derived from satellite remote sensing techniques. *International Journal of Remote Sensing*. (25): 4251–4265.
- Jensen, L.R., K.S. Humes, L.A. Vierling, y A.T. Hudak (2008). Discrete return lidar-based prediction of leaf area index in two conifer forests. *Remote Sensing of Environments* 112:3947-3957.
- John, R., J.W. Dalling, K.E. Harms, J.B. Yavitt, R.F. Stallard, M. Mirabello, S.P. Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo, y R.B. Foster (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS*. 104(3): 864-869.
- Jonckheere, I., S. Fleck, K. Nackaerts, B. Muys, P. Coppin, M. Weiss, y F. Baret (2004). Methods for leaf area index determination. Part I. Theories, techniques and instruments. *Agric. Forest Meteorol.* 121, 19–35.
- Kalácska, M., J.C. Calvo-Alvarado, y G.A. Sánchez-Azofeifa (2005). Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of succession. *Tree Physiology*. 25: 733–744.
- Kucharik, C.J., J.M. Norman y S.T. Gower (1998). Measurements of branch area and adjusting leaf area index indirect measurements. *Agric. For. Meteorol.* 91:69–88.
- LI-COR LAI-2000 Plant Canopy Analyzer Operating Manual (1992). LI-COR, Inc. Nebraska, U.S.A.
- Lambers, H., y H. Poorter (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23: 187–261.

-
- Landsberg, J.J., y S.T. Gower (1997). Applications of Physiological Ecology to Forest Management. Academic.. San Diego, CA, EUA. PP: 354.
- Lang A.R.G. y Y. Xiang (1986). Estimation of leaf area index from transmission of direct sunlight in discontinuous canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*. 37: 229-243.
- Lefsky, M.A., A.T. Hudak, W.B. Cohen, y S.A. Acker (2005). Patterns of covariance between forest stand and canopy structure in the Pacific Northwest. *Remote Sensing of Environment*. 95:517-531.
- López-Martínez, J.O., L. Sanaphre-Villanueva, J.M. Dupuy, J.L. Hernández-Stefanoni, J.A. Meave, y J.A. Galladro-Cruz (2013). β -Diversity of Functional Groups of Woody Plants in a Tropical Dry Forest in Yucatan. *PLoS One*. 8 (9): e73660.
- 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 Management*. 74: 171–180.
- Markesteijn, L., L. Poorter y F. Bongers (2007). Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany*. 94 (4): 515-525.
- Martin, A.R., y S.C. Thomas (2011). A reassessment of Carbon Content in Tropical Trees. *Plos One*. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0023533>
- Martinuzzi, S., W.A. Golud, L.A. Vierling, A.T. Hudak, R.F. Nelson, y J.S. Evans (2013). Quantifying tropical dry forest type and succession: Substantial improvement with LiDAR. *Biotropica*. 45(2):135-146.
- McGaughey, R.J. (2013). FUSION/LDV: Software for LiDAR data analysis and visualization. Version 3.42. U.S. Department of Agriculture Forest Service, Pacific Northwest Research Station, University of Washington, Seattle, Wash. http://forsys.cfr.washington.edu/fusion/FUSION_manual.pdf

-
- Meier, I.C. y C. Leuschner (2008). Leaf Size and Leaf Area Index in *Fagus sylvatica* Forests: Competing Effects of Precipitation, Temperature, and Nitrogen Availability. *Ecosystems*. 11: 655–669
- Morgan, R.P.C. (1996). Soil Erosion and Conservation. Capítulo 2: Procesos y Mecanismos Erosivos. Mundi-prensa Madrid: 33-68.
- Morsdorf, F., B. Kötz, E. Meier, K. Itten, y B. Allgöwer (2006). Estimation of LAI and fractional cover from small footprint airborne laser scanning data based on gap fraction. *Remote Sensing of Environment*. 104: 50-61.
- Moser, G., D. Hertel, y C. Leuschner (2007). Altitudinal change in LAI and stand leaf biomass in tropical Montane forests: a transect study in Ecuador and a pan-tropical meta-analysis. *Ecosystems* 10, 924–935.
- Næsset, E., T. Gobakken, J. Holmgren, H. Hyypä, J. Hyypä, M. Maltamo, M. Nilsson, H. Olsson, Å Persson, y U. Söderman (2004). Laser scanning of forest resources: the Nordic experience. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 19:482–499.
- Nobis M. y U. Hunziker (2005). Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology*. 128, 243– 250.
- 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.
- Öztürk, M. y I. Bolat (2014). Transforming Pinus pinaster forest to recreation site: preliminary effects on LAI, some forest floor, and soil properties. *Environ Monit Assess*. 186: 2563–2572
- Parker, C., A. Mitchell, M. Trivedi, y N. Mardas (2009). The Little REDD+ Book. Sitio web: <http://theredddesk.org/resources/little-redd-book>

-
- Peduzzi, A., R.H. Wynne, T.H. Fox, R.F. Nelson, y V.A. Thomas (2012). Estimating leaf area index in intensively managed pine plantations using airborne laser scanner data. *Forest Ecology and Management* 270: 54–65.
- Pokorný, R., I. Tomášková, y K. Havráňková (2008). Temporal variation and efficiency of leaf area index in young mountain Norway spruce stand. *European Journal of Forest Research*. 127:359–367.
- Poorter, H. y R. De Jong (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143: 163-176.
- Poorter, H., y E. Garnier (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate. En: Pugnaire, F., y X. Valladares. *Handbook of functional plant ecology*. New York, USA. 81–120.
- Poulter, B., U.S. Heyder, y W. Cramer (1990). Modeling the Sensitivity of the Seasonal Cycle of GPP to Dynamic LAI and Soil Depths in Tropical Rainforests. *Ecosystem*. 12: 517–533.
- Powers, J.S., R.A. Montgomery, E.C. Adair, F.Q. Brearly, S.J. DeWalt, C.T. Castanho, J. Chave, E. Deinert, J.U. Ganzhorn, y L.E. Gilbert (2009). Decompositions in tropical forests: A pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion accross a precipitation gradient. *Journal of Ecology*. (97): 801-811.
- Powers, J.S., y Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches *Functional Ecology*. 24:927-936.
- Proyecto Fortalecimiento REDD+ y cooperación Sur-Sur. SMIC Yucatán (2013). Sitio web: <http://www.mrv.mx/index.php/es/mrv-m/areas-de-trabajo/mexsmic/92-smic/199-smi-yucatan-2.html>
- Quesada, M., G.A. Sánchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, K.E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M.M. Espíritu-Santo, M. Fagundes, G.W. Fernandes,

-
- J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L.P. Cerdeira-Morellato, J.S. Powers, F. de 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.
- Reich, P.B., M.B. Walters, y D.S. Ellsworth (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*. 62: 365-392.
- Rich, P. (1990). Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews*. 5: 13-29.
- Richardson, J., L. Moskal, y S. & Kim (2009). Modeling approaches to estimate effective leaf area index from aerial discrete-return LIDAR. *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 1152-1160.
- Sacardi-Biudes, M., N. Gomes-Machado, V.H. de Moraes-Danelichen, M. Caldas-Souza, J.L. Vourlitis, y J. de Souza-Nogueira (2013). Ground and remote sensing-based measurements of leaf area index in a transitional forest and seasonal flooded forest in Brazil. *International Journal of Biometeorology*. DOI: 10.1007/s00484-013-0713-4.
- Sanaphre-Villanueva, L. (2016). Variación sucesional y especial de caracteres y grupos funcionales de plantas leñosas en un bosque tropical seco. Doctorado en Ciencias y Biotecnología de Plantas. Unidad de Recursos Naturales. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
- Sanaphre-Villanueva, L., J.M. Dupuy, J.L. Andrade, C. Reyes-García, H. Paz, y P.C. Jackson (2016). Functional diversity of small and Large Trees along secondary succession in a Tropical Dry Forest. *Forests*. 7(163). DOI 10.3390/f7080163.
- Santana, O.A., y J.I. Encinas (2011). Leaf Area Index and Canopy Openness Estimation Using High Spatial Resolution Image QuickBird. *Revista Caatinga*. 24(2): 59-66.

-
- Sasaki, T., J. Imanishi, K. Joki, Y. Song, y Y. Morimoto (2013). Estimation of leaf area index and gap fraction in two broad-leaved forests by using small-footprint airborne LiDAR. *Landscape and Ecological Engineering*. DOI 10.1007/s11355-013-0222-y
- Seidel, D., S. Fleck, C. Leuschner, y T. Hammett (2011). Review of ground-based methods to measure the distribution of biomass in forest canopies. *Annals of Forest Science*. 68:225–244.
- Sendall, K.M., G.L. Vourlitis, y F.A. Lobo (2009). Seasonal variation in the maximum rate of leaf gas exchange of canopy and understory tree species in an Amazonian semi-deciduous forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 21(1):65-74.
- SideLook 1.1.01. Michael Nobis, 2005, <http://www.appleco.ch/>
- Sobrado, M.A. (1997). Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecologica*. 18(4): 383-391.
- Spadavecchia, L., M. Williams, R. Bell, P.C. Stoy, B. Huntley, y M.T. van Wijk (2008). Topographic controls on the leaf area index and plant functional type of a tundra ecosystem. *Journal of Ecology*. (96): 1238-1251.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2006. *Fisiología vegetal* (Traducción en español de la 3.ª edición *Plant Physiology*). Universidad Jaume I, Castellón. Editoriales Universitarias Españolas.
- Thimonier, A., I. Sedivy, y P. Schleppi (2010). Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzerland: a comparison of methods. *European Journal of Forest Research*. 129:543–562. DOI 10.1007/s10342-009-0353-8
- Trópicos.org – Missouri Botanical Garden. (2016). Disponible en: <http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx?name=Bursera+simaruba&commonname=> [Accesado 12 de Enero de 2016]
- Van Aardt, A.N., R.H. Wynne, y R.G. Oderwald (2006). Forest volume and biomass estimation using small-footprint LiDAR-distributional parameters on per-segment basis. *Forest science*. 52(6):636-649.

-
- Van Leeuwen, M. y M. Nieuwenhuis (2010). Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing. *European Journal of Forest Research*. 129:740-770.
- Villar, R., R. Jeannette, J.L. Quero, H. Poorter, F. Valladares, y T. Marañón (2004). "Tasas De Crecimiento En Especies Leñosas: Aspectos Funcionales e Implicaciones Ecológicas". *Ecología Del Bosque Mediterráneo En Un Mundo Cambiante*. Fernando Valladares. Ministerio de Medio Ambiente, Serie Técnica. Madrid. 191-227.
- Vyas, D., N. Mehta, J. Dinakarna, y N.S.R. Krishnayya (2010). Allometric equations for estimating leaf area index (LAI) of two important tropical species (*Tectona grandis* and *Dendrocalamus strictus*). *Journal of Forestry Research*. 21(2): 197-200 .
- Waring, R.H. (1983). Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. *Advances in Ecological Research*. (13): 327–354.
- Watson, D.J. (1947). Comparative physiological studies in the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Ann. Bot-London* 11, 41–76.
- Weiss, M., F. Baret, G. Smith, I. Jonckheere, y P. Coppin (2004). Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 37-53.
- Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, F.S. Chapin, J.H.C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P.K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B.B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J.J. Midgley, M.L. Navas, M.L., Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V.I. Pyankov, C. Roumet, S.C. Thomas, M.G. Tjoelker, E.J. Veneklass, y R. Villar (2004). The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*. 428: 821-827.
- Yang, W., B. Tan, D. Huang, M. Rautiainen, N. V. Shabanov, Y. Wang, J. L. Privette, K. F. Huemmrich, R. Fensholt, I. Sandholt, M. Weiss, D. E. Ahl, S. T. Gower, R. R. Nemani, Y. Knyazikhin, y R.B. Myneny (2006). MODIS leaf area index products:

from validation to algorithm improvement. IEEE Trans. Geosci. Remote Sens. 44:1885-1898.

Zarco-Espinosa, V.M., J.I. Valdez-Hernández, G. Ángeles-Pérez, G. y O. Castillo-Ancona (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del paquete estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. Universidad y ciencia. Trópico húmedo. 26(1):1-17.

Zhao, K. y S. Popescu (2009). Lidar-based mapping of leaf area index and its use for validating GLOBCARBON satellite LAI product in a temperate forest of the Southern USA. Remote Sensing of Environment. 113: 1628-1645.