



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**MODELACIÓN DE ATRIBUTOS DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO POR
MEDIO DE PERCEPCIÓN REMOTA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Biól. Jonathan Vidal Solórzano Villegas

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Facultad de Ciencias, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dr. Guillermo Ibarra Manríquez
IIES, UNAM.

Dr. José Luis Hernández Stefanoni
Posgrado en Ciencias Biológicas

MÉXICO, D.F. Abril, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/270/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **9 de febrero de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **SOLORZANO VILLEGAS JONATHAN VIDAL** con número de cuenta **304587023** con la tesis titulada **"MODELACIÓN DE ATRIBUTOS DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO POR MEDIO DE PERCEPCIÓN REMOTA"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**:

Presidente: DR. ROBERTO BONIFAZ ALFONZO
Vocal: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO
Secretario: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Suplente: DR. JOSÉ ALBERTO GALLARDO CRUZ
Suplente: DR. JOSÉ LUIS HERNÁNDEZ STEFANONI

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 24 de abril de 2014


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf*

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por ofrecerme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría y permitirme crecer en el ámbito académico y personal.

Al CONACyT por la beca que me fue otorgada para llevar a cabo mis estudios de posgrado (288693) y por financiar el proyecto: *Perspectiva paisajística de la diversidad, dinámica y regeneración de la vegetación en el trópico estacionalmente seco* (CB-2009-01-128136), del cual formó parte mi tesis.

Especiales agradecimientos a todos los miembros del comité tutor, Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dr. Guillermo Ibarra Manríquez y Dr. José Luis Hernández Stefanoni por sus comentarios, observaciones y atención brindada durante estos dos años que permitieron que esta tesis saliera adelante.

Agradecimientos a título personal

A Jorge por su constante ayuda para poder sacar adelante mi proyecto de tesis y por todas las vivencias y lecciones que pasamos durante estos dos años. Por enseñarme de todo un poco desde cuestiones de gramática, ortografía, hasta científicas, de idiomas e historia, entre muchas otras.

Al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez y Dr. José Luis Hernández Stefanoni, miembros de mi comité tutor, por aguantar con interés cada uno de los tutorales (ja, sobre todo los primeros) y ayudarme a que mi tesis tuviera pies y cabeza.

Al Dr. Yohan Alexander Correa Metrio y Dr. Roberto Bonifaz Alfonzo, miembros del jurado, por las observaciones que ayudaron a la versión final de la tesis, y por las clases que ayudaron de manera directa o indirecta a realización de esta tesis (por enseñarme a usar herramientas tan poderosas como R y el manejo de SIG's).

Al Dr. José Alberto Gallardo Cruz por despertar en mí el interés por el estudio de la vegetación mediante la percepción remota e inspirarme a realizar una maestría al respecto. También especiales agradecimientos por todo lo que me has enseñado y por todo lo que falta.

A la Familia Pérez Manuel por hacerme sentir siempre como en casa y consentirnos con esa comida tan rica. A Ulises Herrera Martínez y Julio Antonio Carrasquedo Hernández por acompañarme al campo, ayudarme a identificar plantas, y sobre todo por su compañía tan agradable para llevar a cabo los muestreos en Nizanda acompañados del mejor ritmo tropical.

Les agradezco a todos los miembros del Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal y el

Laboratorio de Ecología de Ambientes Limitantes por hacer del laboratorio un ambiente muy agradable para trabajar o solo convivir y platicar.

A Marco Antonio Romero Romero por su ayuda y disposición para ayudarme con cosas tan simples como imprimir documentos hasta cosas tan fundamentales en mi tesis como facilitarme el material para la identificación de mis ejemplares y la imagen utilizada en mi tesis.

A Edgar González Liceaga por su ayuda con toda la parte del análisis y modelación de esta tesis en R.

A Eduardo A. Pérez García y Gerardo L. Cervantes Jiménez por su ayuda para identificar las especies de mis muestreos.

A todos los demás miembros del laboratorio por su convivencia y amistad, por hacer del laboratorio un lugar muy agradable para trabajar, de los congresos una verdadera experiencia de vida y de todas las salidas a comer pozoles, mariscos, entre otras una excelente compañía para pasar la comida: Carlos, Andrés, Gerardo, Yaz, Daniel, Eulises, Fruts, Gina, Vero, Diego, Salch, Fer H., Melbi, Betito, Cris, Marce, Caro, Ali, Fer, Gonzalag, Silvia, Stefan.

Especiales agradecimientos a la gente que me acompañó a Nizanda por el enorme esfuerzo realizado para tomar los datos de esta tesis, ya que sin ellos nunca hubiera terminado: Yanus, Axel, Lalo, Jaqui, Mendo, Iván, Abraham, Lalo (alto) y Beto.

Muchas gracias a todas las demás personas, dentro y fuera del ámbito académico, que de alguna u otra manera siempre han estado apoyándome, pasando buenos y malos ratos, y de alguna manera han contribuido a cada pieza de lo que he hecho.

A mis hermanos, Jessy y Edgar simplemente por la suerte de tenerlos como hermanos.

A mis papás, Verus y Vidal por ser los pilares sobre lo que he construido todo.

A Alicia por acompañarme en mi maestría y todo lo que lo acompañó.

A todos los amigos: Avis, Charly, Pisteanol, Boian, Roogie, Leoncio, Chacal, Salch, Agniatus, Ñerick, Jaqui, Betan, Cacho, Chunga, Herot, Cris, Lebb, Yanus, Hugo, Eniak, Manwell, Patche, Juanps, Abraham y a todos los que se me fueron en esta lista que les debo las gracias por hacerme pasar siempre ratos tan placenteros en su compañía.

Índice

Resumen	vi
Abstract	vii
I. Introducción	1
Presentación del trabajo	1
Análisis cuantitativo de la vegetación: alcances y limitaciones	2
Fundamentos de la percepción remota para el estudio de la vegetación	4
Definición de la percepción remota y los diferentes tipos de sensores	4
Índices de vegetación: características y ventajas	7
Concepciones del paisaje y sus correspondientes métricas	9
Modelación de los atributos de la vegetación utilizando la percepción remota	12
Relación entre métricas de la imagen y los atributos de diversidad de la vegetación	13
Relación entre métricas de la imagen y los atributos estructurales de la vegetación	15
Comunidades vegetales analizadas en estudios con enfoque de continuo de variación	19
Bosque tropical caducifolio	20
Planteamiento del problema de investigación	21
Objetivos	22
Hipótesis	23
II. Método	24
Región de estudio	24
Evaluación de los atributos de la comunidad de BTC	27
Conjunto de datos utilizado	27
Cálculo de los atributos de la vegetación de cada parcela	28
Procesamiento de la imagen y extracción de sus variables	30
Características de la imagen utilizada para el análisis	30
Bandas de la imagen e índices de vegetación	30

Análisis de la imagen: procedimiento de ventanas móviles	31
Métricas de superficie de la imagen	32
Medidas tonales: métricas de primer orden	32
Medidas texturales: métricas de segundo orden	33
Conjunto total de variables extraídas de la imagen	36
Correlaciones entre variables de superficie de la imagen	36
Modelación	36
Modelos descriptivos	37
Contraste contra modelos al azar	38
Modelos predictivos	39
III. Resultados	41
Atributos de la vegetación	41
Correlaciones entre métricas de superficie de la imagen	42
Modelos descriptivos	43
Modelos que usan métricas de superficie de MS	43
Modelos utilizando las métricas de superficie de PAN	46
Modelos predictivos	48
Comparación entre los modelos descriptivos y predictivos	50
IV. Discusión	54
¿Es posible modelar los atributos del BTC maduro a partir de imágenes de satélite?	54
Atributos con potencial de ser modelados a partir de métricas de tono y textura	55
¿Por qué hay atributos que no son modelables con esta técnica?	59
Comparación de las métricas de los modelos: PAN vs MS	62
Incorporación de las métricas de la imagen en los modelos descriptivos y predictivos	65
Comparación del potencial de modelación entre los atributos del bosque maduro y sucesional	72
Consideraciones generales sobre el enfoque metodológico	78
Conclusiones	81

Referencias

82

Apéndices

I

Índice de figuras y cuadros

Cuadro 1. Estudios enfocados en la modelación de atributos de diversidad de distintos bosques a partir de diferentes imágenes y tipos de métricas, y principales relaciones detectadas entre los atributos de la vegetación y métricas de la imagen utilizadas, organizadas por dichos atributos.	14
Cuadro 2. Estudios enfocados en la modelación de atributos estructurales de distintos bosques a partir de diferentes imágenes y tipos de métricas, y principales relaciones detectadas entre los atributos de la vegetación y métricas de la imagen utilizadas, organizadas por dichos atributos.	16
Figura 1. Ubicación geográfica de la localidad de estudio (Nizanda, Oaxaca) y de las parcelas muestreadas.	25
Cuadro 3. Coeficientes de variación de distintos atributos de la comunidad vegetal del BTC de Nizanda, Oaxaca. Resultados tomados de Gallardo-Cruz <i>et al.</i> (2005), basados en los datos de 30 cuadros de 10 × 10 m.	27
Cuadro 4. Fórmulas para el cálculo de las variables tonales o de primer orden.	33
Cuadro 5. Fórmulas para el cálculo de las variables de textura o de segundo orden.	35
Cuadro 6. Estadísticos descriptivos de cada atributo de la vegetación evaluados en este estudio.	42
Figura 2. Comparación entre los ajustes (R^2) de los mejores modelos descriptivos y su correspondiente distribución de R^2 máxima esperada al azar.	44
Cuadro 7. Parámetros de los mejores modelos (mayor R^2) construidos para describir los atributos del BTC que incorporaron distinto número de métricas extraídas de MS (una, dos, dos y su interacción [2 ×] y tres métricas).	45
Cuadro 8. Parámetros de los mejores modelos (mayor R^2) construidos para describir los atributos del BTC que incorporaron distinto número de métricas extraídas de PAN (una, dos, dos y su interacción [2 ×] y tres métricas).	47
Cuadro 9. Parámetros de los mejores modelos (mayor R^2) construidos para predecir los atributos del BTC, que incorporaron distinto número de métricas extraídas de MS (una, dos, dos y su interacción [2 ×] y tres métricas) cuyos respectivos modelos descriptivos tuvieron un ajuste mayor al esperado al azar.	49
Cuadro 10. Parámetros de los mejores modelos (mayor R^2) construidos para predecir los atributos del BTC, que incorporaron distinto número de métricas extraídas de PAN (una, dos, dos y su interacción [2 ×] y tres	

métricas) cuyos respectivos modelos descriptivos tuvieron un ajuste mayor al esperado al azar.	50
Cuadro 11. Relaciones entre los modelos óptimos descriptivos (con menor AIC y significativamente mayores a lo esperado al azar) y su correspondiente modelo predictivo para los atributos modelables mediante las métricas de tono y textura de MS (R, NIR, EVI, NDVI) y PAN.	51
Figura 3. Comparación entre los valores observados contra los estimados por los mejores modelos descriptivos y predictivos, para los atributos de AP (altura promedio) y D (densidad).	52
Figura 4. Comparación entre los valores observados contra los estimados por los mejores modelos descriptivos y predictivos, para los atributos de AB (área basal) y AP ₁₀ (altura promedio de los diez individuos más altos).	53
Cuadro 12. Comparación entre los mejores modelos que incorporaron mismo número de métricas para describir los atributos de un BTC maduro y uno sucesional que resultaron modelables mediante las métricas de tono y textura en el BTC maduro.	74
Cuadro 13. Coeficientes de variación de los atributos de un BTC maduro y uno sucesional presentados en este trabajo y el de Gallardo-Cruz <i>et al.</i> (2012).	74

Resumen

La cuantificación de los atributos de los bosques tropicales es indispensable para entender, manejar y conservar adecuadamente su alta diversidad y gran biomasa vegetal. Desafortunadamente, evaluar dichos atributos es caro y lento, lo que ha motivado la búsqueda de alternativas metodológicas más eficientes como las basadas en percepción remota. En este estudio se evaluó el potencial de algunas métricas extraídas de una imagen satelital para estimar los atributos básicos estructurales y de diversidad de un bosque tropical caducifolio (BTC) en Oaxaca, México. El enfoque metodológico consistió en la construcción de modelos lineales simples que utilizaron como variables dependientes a los atributos del BTC y como independientes a las métricas de superficie de tono y de textura (mediante el método GLCM) de las bandas pancromática (resolución = 0.5 m), roja, infrarroja, y los índices de vegetación NDVI y EVI (resolución = 2 m), de una imagen de muy alta resolución (GeoEye-1). Se construyeron modelos que incorporaron una, dos o tres métricas de la imagen para describir cada atributo del BTC y se evaluó su significancia mediante la comparación con modelos nulos. Los atributos estructurales (área basal, altura promedio, densidad de individuos) presentaron el mayor potencial para ser descritos mediante este método, con bondades de ajuste (R^2) desde 0.58 hasta 0.66. En contraste, la cobertura de copas y todos los atributos de diversidad (riqueza de especies e índices de Simpson y de Shannon) únicamente obtuvieron modelos descriptivos no significativos. Este estudio permite concluir que: (1) los atributos estructurales tienen mayor potencial de ser modelados mediante la percepción remota que los de diversidad, y (2) utilizando un método similar (a través de métricas de tono y textura de una imagen) la capacidad para modelar los atributos de un bosque maduro es menor a la reportada para los del bosque sucesional.

Abstract

The quantification of the tropical forests attributes is an essential aspect to understand, manage and properly conserve the high diversity and plant biomass found in them. Unfortunately, evaluating those characteristics is expensive and time consuming, thus several efforts have been placed on finding more efficient alternatives like those based on remote sensing. In this study we evaluated the potential of some metrics extracted from satellite imagery to estimate the basic structural and diversity attributes of a tropical dry forest (TDF) in Oaxaca, Mexico. This approach consisted in constructing simple linear models that used each attribute of the forest as dependent variables, and the tone and texture metrics extracted from several bands, the panchromatic (resolution = 0.5 m), red, infrared, and two vegetation indexes (resolution = 2 m), of a very high resolution image (GeoEye-1) as independent variables. Models including one image variable, two, two and its interaction, and three image measures were constructed to describe each TDF attribute and their significance was evaluated by comparing them with null models. The structural characteristics of the TDF (basal area, mean height, density) showed the highest potential of being modeled with this approach, with a goodness of fit (R^2) from 0.58 to 0.66. In contrast, the crown cover and all the diversity attributes did not obtain any significant models. This study concludes: (1) structural attributes have a higher potential for being modeled through remote sensing than the diversity ones, and (2) using a similar approach (modeling attributes through tone and texture metrics), the ability to model the attributes of a mature forest is less than the one reported for the secondary forest.

I. Introducción

Presentación del trabajo

Debido a la alta biodiversidad y la gran cantidad de biomasa presente en la vegetación tropical existe un gran interés por estudiar y cuantificar las características de estos sistemas vegetales (Nagendra, 2001; Foody, 2003; Nagendra *et al.*, 2010). La obtención de esta información es de vital importancia para conocer y describir distintos sistemas vegetales en términos comparables con otros (características como área basal, densidad de individuos, riqueza y diversidad de especies) y para poder plantear estrategias sobre su manejo o conservación. A pesar de la importancia que tiene esta información, su obtención es muy demandante de tiempo y laboriosa debido al esfuerzo de muestreo que implica hacer una toma directa de datos y a la distribución espacial heterogénea de los atributos de la vegetación. Esta dificultad, aunada a las rápidas tasas de transformación y pérdida de cobertura vegetal en estas zonas, ha motivado la búsqueda de herramientas tecnológicas, como la percepción remota, que permitan hacer estimaciones rápidas y locales de los atributos de la vegetación en extensiones grandes de terreno (Foody, 2003; Couturier *et al.*, 2012). En este contexto, la presente tesis representa un esfuerzo por desarrollar la capacidad de hacer estimaciones precisas de los distintos atributos del bosque tropical caducifolio, a partir de las variables extraídas de una imagen satelital.

Análisis cuantitativo de la vegetación: alcances y limitaciones

El estudio de la vegetación y la cuantificación de su enorme variación requieren de métodos numéricos que permitan hacer comparaciones precisas entre sistemas vegetales y poner a prueba hipótesis acerca de su funcionamiento (Kent y Coker, 1992; van der Maarel, 2005). Estos rasgos de la vegetación se calculan a partir de medidas individuales y permiten caracterizar a un determinado conjunto de plantas que interactúan entre sí y con su entorno, el cual constituye una comunidad vegetal (Crawley, 1997).

Los atributos de la vegetación se pueden clasificar esencialmente en dos grupos: los estructurales y los de diversidad florística (van der Maarel, 2005). Los primeros están relacionados con la morfología de las plantas, mientras que los de composición y diversidad están relacionados con la identidad de las especies y sus frecuencias. En el primer grupo encontramos variables como el área basal, la cobertura de las copas, la altura general promedio o la altura promedio de algún subgrupo de la comunidad y la densidad de individuos por área (Hayek y Buzas, 1997); a su vez, el segundo grupo comprende a la riqueza de especies y algunos índices de diversidad como el índice de Shannon, el índice de dominancia de Simpson o el índice inverso de Simpson, entre muchos otros (Magurran, 2004).

La caracterización numérica de la vegetación representa el primer paso para conocer, describir y encontrar patrones dentro de una comunidad vegetal (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Esta información permite poner a prueba hipótesis ecológicas sobre las interacciones que se dan entre las plantas de la comunidad ya sea con otras plantas, con otros organismos o con las condiciones ambientales (Kent y Coker, 1992; van der Maarel, 2005). Además, este conocimiento conforma la base para plantear estrategias

de conservación o de manejo, o inclusive para hacer un monitoreo continuo de los bosques (Sobrino y Raissouni, 2000; Zhang *et al.*, 2003; Ricker *et al.*, 2007). Por ello, conocer los rasgos de una comunidad vegetal constituye una base fundamental para entender su funcionamiento, y en última instancia, el de la vegetación en su conjunto.

La caracterización de la vegetación es un proceso muy lento y costoso por dos razones. La primera tiene que ver con la forma en la que esta información se genera, ya que la toma directa de datos en el campo requiere de una inversión grande de trabajo y tiempo (Shuman y Ambrose, 2003). La segunda se relaciona con la variación espacial de los atributos de la vegetación, provocada por el efecto de la distribución espacial de los factores bióticos y abióticos (como gradientes de recursos o condiciones ambientales, e interacciones de todo tipo entre organismos), y eventos históricos, aleatorios o de disturbio (como eventos de especiación, de efecto fundador o de dispersión y migración; Watt, 1947; Thorhallsdottir, 1990; Li y Reynolds, 1994, 1995; Legendre y Legendre, 1998; Wagner y Fortin, 2005; Garrigues *et al.*, 2006a; Miller y Rogan, 2007; Turner *et al.*, 2012).

Dadas las dificultades asociadas con la obtención de esta información, se han buscado alternativas que permitan adquirirla con mayor rapidez, hacer estimaciones a escala local (considerando la variación espacial de los atributos de una comunidad) y en algunos casos, con un gasto menor (Nagendra, 2001; Foody, 2003; Aplin, 2005; Gillespie *et al.*, 2008; Xie *et al.*, 2008). La alternativa principal para lograr esta caracterización de la vegetación es la percepción remota, la cual trata de encontrar variables de fácil obtención (*i.e.*, variables extraídas de una imagen y conocidas como *proxies*) que sirvan de indicadores de los atributos de la vegetación (Chinea, 2001; Rocchini, 2013).

Las ventajas de utilizar la percepción remota para estudiar la vegetación radican en

que: (1) permite cubrir una gran extensión de terreno, (2) el costo de las imágenes suele ser menor que el de un muestreo directo, (3) la frecuencia con la que se pueden obtener las imágenes, y por lo tanto hacer estimaciones sobre la vegetación o sus características, es muy alta, y (4) es un método no invasivo y esto permite hacer estimaciones sobre sitios de difícil acceso (Cingolani *et al.*, 2004; Cayuela *et al.*, 2006; Omo-Irabor *et al.*, 2011). Debido a su naturaleza, la percepción remota es la herramienta más práctica y rápida, y posiblemente la única, para estudiar a los ecosistemas o comunidades a una escala mediana o grande (Gould, 2000; Chambers *et al.*, 2007).

Fundamentos de la percepción remota para el estudio de la vegetación

Definición de la percepción remota y los diferentes tipos de sensores

La percepción remota se define como el estudio a distancia de un objeto a través de su señal electromagnética. En el caso de la vegetación que se desarrolla sobre la superficie terrestre, ésta suele ser registrada por sensores distantes montados en un satélite o una plataforma aérea (Lillesand y Kiefer, 2000). La mayoría de estos detectores transforman la información electromagnética en imágenes a partir de las cuales se estudia la vegetación. El fundamento central de la percepción remota es que la radiación reflejada por una superficie contiene información sobre el estado o características de ésta (Myneni *et al.*, 1995).

La clasificación más general de los sensores utilizados en la percepción remota se hace en función del origen de la señal electromagnética que éstos captan. Esta clasificación distingue los sensores activos, los cuales emiten y captan una señal que suele ser un radar, de los pasivos, donde la señal solamente es captada y corresponde a la radiación solar que refleja la superficie terrestre (Camps-Valls *et al.*, 2012). Este último tipo de sensores es el

más utilizado en los estudios de percepción remota debido a su antigüedad, disponibilidad y precio (Wang *et al.*, 2010, 2012; Song *et al.*, 2011). Por esta razón, aquí se detallan únicamente las características de los sensores satelitales pasivos.

Los satélites cuentan con un conjunto de sensores pasivos, cada uno sensible a un distinto espectro electromagnético (*i.e.*, intervalo de longitud de onda). Cada sensor produce una imagen de la escena, llamada banda, la cual corresponde a la luz que reflejó la escena en dicha fracción (Lillesand y Kiefer, 2000). Así, las bandas corresponden a varias imágenes de la misma escena vista en distintos intervalos de longitudes de onda.

Las bandas se almacenan en un formato de celdas de tamaño uniforme llamado ráster (Schowengerdt, 2007). Estas celdas, conocidas como píxeles, constituyen las unidades mínimas de información en una imagen (Lillesand y Kiefer, 2000). Cada pixel promedia la cantidad de luz reflejada por el área correspondiente a su tamaño y le asigna un valor digital en la escala de bits del sensor (p.ej., de 0 (negro) a 255 (blanco) en 8 bits; Camps-Valls *et al.*, 2012). A la cantidad de luz reflejada por unidad de área se le conoce como reflectancia (Chinea, 2001). Cada banda contiene información espectral (*i.e.*, los tonos de los píxeles) y espacial (*i.e.*, la disposición de los tonos de los píxeles en la imagen) de la escena.

Los diferentes tipos de sensores pasivos se distinguen entre sí esencialmente por tres aspectos (Turner *et al.*, 2003; Xie *et al.*, 2008). El primero se refiere al tiempo que tardan los satélites sobre los que están montados en volver a transitar sobre un mismo punto de la superficie terrestre y está íntimamente ligado a la frecuencia con la que se puede obtener una imagen de la misma escena (resolución temporal). El segundo aspecto corresponde a cuántos intervalos de longitud de onda registra el sensor y por lo tanto, con cuántas bandas

cuenta la imagen (resolución espectral). El tercero es el grado de detalle que tiene la imagen, es decir, el tamaño del pixel (resolución espacial). El desarrollo de nuevas tecnologías ha impulsado el aumento de todas las resoluciones de las imágenes satelitales. Sin embargo, no existe ningún satélite que produzca imágenes de muy alta resolución en estos tres aspectos, ya que hay una disyuntiva entre ellas. Por esta razón disponemos de diferentes tipos de imágenes, cada una con sus ventajas y desventajas.

Se reconocen dos tipos de imágenes producidas por sensores pasivos: las hiperespectrales y las multiespectrales (Lillesand y Kiefer, 2000). Las imágenes hiperespectrales tienen más de cien bandas, mientras que las multiespectrales siempre tienen menos de doce (Xie *et al.*, 2008). La ventaja de las imágenes multiespectrales frente a las hiperespectrales radica en su mayor resolución espacial, ya que tienen un tamaño de pixel mucho menor (Shaw y Burke, 2003). La resolución de pixel de las multiespectrales suele ir de unos cuantos hasta unas pocas decenas de metros, mientras que las hiperespectrales suelen ir de cientos a miles de metros (Turner *et al.*, 2003). Por esta razón, las imágenes multiespectrales permiten obtener información de la comunidad a una escala mucho más fina que las hiperespectrales. Sin embargo, la desventaja de las primeras radica en su baja resolución espectral y temporal en comparación con las últimas.

Idealmente, la mejor resolución espacial para analizar comunidades vegetales es aquella en la que el tamaño de pixel es muy similar al tamaño del objeto de interés (*i.e.*, las copas de árboles, ya que las variables de la comunidad se miden a este nivel; Meyer *et al.*, 1996; Coburn y Roberts, 2004; Nagendra y Rocchini, 2008). De esta manera, la heterogeneidad reflejada por los pixeles de la imagen se atribuye a la heterogeneidad de los individuos que conforman a la comunidad vegetal (Proisy *et al.*, 2011). Las imágenes

multiespectrales de muy alta resolución (VHR, siglas de *very high resolution*, su nombre en inglés) poseen esta cualidad, ya que el tamaño de pixel en las más recientes es de entre de 2 y 4 m en bandas de color. Por esta razón, han sido muy utilizadas para este tipo de análisis (Atkinson y Aplin, 2004; Nagendra y Rocchini, 2008; Xie *et al.*, 2008; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). Además, la exactitud de los modelos para estimar los atributos de la vegetación a partir de información obtenida mediante percepción remota suele ser mayor conforme aumenta la resolución espacial (Kayitakire *et al.*, 2006), aunque no siempre es el caso (Nagendra y Rocchini, 2008).

Las imágenes presentan distintos tipos de imperfecciones debido a las características ópticas con las que son registradas y por ello deben ser corregidas en varios aspectos antes de ser utilizadas (Lillesand y Kiefer, 2000; Richards, 2013). En primer lugar, se debe hacer una corrección radiométrica, procedimiento en el que las imágenes se calibran de acuerdo con la sensibilidad de los sensores. Esta corrección permite hacer comparaciones entre las bandas o calcular algún cociente entre ellas (p.ej., índice de vegetación). En segundo lugar, la luz que capta el sensor no corresponde exactamente a la luz reflejada por la superficie terrestre, lo cual se debe a la naturaleza difractora y reflectora de la atmósfera; por lo tanto, es necesario hacer una corrección atmosférica. La tercera corrección se conoce como topográfica e implica la disminución de las deformaciones geométricas en la imagen provocadas por la topografía irregular de la superficie terrestre.

Índices de vegetación: características y ventajas

La percepción remota permite estudiar a la vegetación debido a su naturaleza fotótrofa. Las clorofilas a y b de las plantas presentan dos picos de absorción de la luz, uno en el espectro del azul y otro en el rojo (Tucker y Sellers, 1986). Por el contrario, las mismas moléculas

presentan dos picos de reflexión de la luz, uno en el espectro del verde y otro muy alto en el infrarrojo cercano (Tucker y Sellers, 1986). Para resumir este patrón de reflectancia de la vegetación se crearon los índices de vegetación, que corresponden a un cociente de la reflectancia del rojo y del infrarrojo.

Los índices de vegetación han sido muy utilizados en estudios con percepción remota porque permiten segregar a la vegetación con actividad fotosintética de otros objetos que forman parte de la escena (Camps-Valls *et al.*, 2012; Pettorelli *et al.*, 2015). Aunque estos índices están relacionados con características de la vegetación ligadas a su capacidad fotosintética, como el índice de área foliar (LAI, siglas en inglés de *Leaf Area Index*) o su flujo de carbono (Glenn *et al.*, 2008), también se han relacionado con su biomasa o riqueza de especies, entre otras (Feeley *et al.*, 2005; Foody y Cutler, 2006; Leempoel *et al.*, 2013). Además, al utilizar estos índices de vegetación en lugar de las bandas por sí solas se disminuye el efecto de la iluminación dispereja causada por las sombras topográficas, el ángulo de incidencia de la luz y el traslapo de las copas (Schowengerdt, 2007; Camps-Valls *et al.*, 2012).

El índice de vegetación más utilizado es el *NDVI* (*Normalized Difference Vegetation Index* o Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada), el cual se calcula dividiendo la diferencia entre la reflectancia del infrarrojo cercano y el rojo, entre la suma de estas mismas reflectancias (Huete *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 2010). Otro índice muy utilizado es el *EVI* (*Enhanced Vegetation Index* o Índice Mejorado de Vegetación; Huete *et al.*, 1997), el cual incorpora a la banda azul en su cálculo, y por ello hace correcciones sobre la reflectancia de la luz causada por partículas suspendidas en la atmósfera y el suelo (Gao *et al.*, 2000; las fórmulas para calcularlos se describen a detalle en la sección de

métodos). Esto confiere al *EVI* la ventaja sobre el *NDVI* de tardarse más en saturarse en ambientes muy productivos (p.ej., bosques tropicales; Huete *et al.*, 1997).

Concepciones del paisaje y sus correspondientes métricas

Un concepto importante para los de estudios de percepción remota es el de paisaje. En realidad, la definición de paisaje no ha sido sencilla y esto se refleja en numerosas propuestas que no son siempre coincidentes (Turner, 1989; Gustafson, 1998; De Blois *et al.*, 2002; Li y Wu, 2004; Terkenli, 2005; Wagner y Fortin, 2005). En este trabajo se adoptó la definición de paisaje como un área espacialmente heterogénea en al menos una característica del sistema (p.ej., atributos de la vegetación; Turner *et al.*, 2003). Las investigaciones que abordan el paisaje como objeto de estudio buscan encontrar patrones espaciales en sus características y por lo general trabajan en la mesoescala (Gould, 2000; Delcourt, 2002). En los estudios con percepción remota se suele trabajar con este concepto así definido.

Habiendo conceptualizado un paisaje de esta manera, se pueden distinguir todavía dos enfoques del paisaje relacionados con las imágenes que lo representan. El primero perspectiva concibe al paisaje como un continuo en el espacio (concepto de gradiente), mientras que la segunda lo concibe como un conjunto de categorías discretas que coexisten en el espacio (concepto de matriz y parches; Mcgarigal y Cushman, 2005; Wagner y Fortin, 2005; McGarigal *et al.*, 2009). Dependiendo del concepto adoptado, el investigador debe extraer diferentes tipos de métricas de la imagen. En el primer caso, la imagen corresponde a un gradiente de valores de alguna característica del paisaje y por lo tanto las métricas calculadas sintetizan las relaciones entre los píxeles; éstas se conocen por lo tanto como

métricas de superficie (McGarigal *et al.*, 2009). En el segundo caso, la imagen se clasifica en un conjunto de categorías de interés (a partir de las medidas realizadas sobre los píxeles) y las métricas extraídas con este enfoque corresponden a relaciones entre éstas, lo que da lugar al término métricas de parche (Turner, 1989; Gustafson, 1998; Li y Wu, 2004; Wagner y Fortin, 2005; McGarigal *et al.*, 2009).

La intención del enfoque de métricas de parche es resumir las relaciones geométricas como la conectividad o la fragmentación de las categorías de interés en el paisaje. A pesar de su utilidad, este enfoque tiene la desventaja de considerar a las categorías como unidades homogéneas, por lo cual es imposible describir la variación de las características de la vegetación a nivel local (Mcgarigal y Cushman, 2005; Chambers *et al.*, 2007; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012). A pesar de esto, este tipo de estudios reportan con frecuencia relaciones entre la vegetación y su señal lumínica (Running *et al.*, 1994; Franklin y Wulder, 2002; Arroyo-Mora *et al.*, 2005; Kalacska *et al.*, 2007; Glenn *et al.*, 2008; Kah *et al.*, 2008; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2009, 2011).

Este trabajo comparte con muchos otros el interés de detectar la variación local de los atributos de la vegetación (Kayitakire *et al.*, 2006; Proisy *et al.*, 2007; Ozdemir y Karnieli, 2011; Beguet *et al.*, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Ploton *et al.*, 2012); por lo tanto, el concepto de gradiente continuo del paisaje es el más adecuado. Bajo este concepto, las variables extraídas de la imagen corresponden a las métricas de superficie en un contexto paisajístico (McGarigal *et al.*, 2009). Por otro lado, siguiendo un contexto de análisis de imagen, estas mismas métricas corresponden a variables que resumen las relaciones entre grupos de píxeles (Schowengerdt, 2007; Nixon y Aguado, 2012).

Las métricas se pueden extraer de una región específica de la imagen y de una

banda o índice de vegetación de interés (Nixon y Aguado, 2012) y son básicamente de dos tipos: las de tono (variables espectrales) y las de textura (variables espaciales). Las métricas de tono o espectrales resumen la información de los tonos de los píxeles, mientras que las de textura sintetizan las relaciones espaciales entre estos tonos (Haralick *et al.*, 1973; Srinivasan y Shobha, 2008). Originalmente las métricas de textura sirvieron para aumentar la precisión al definir las categorías de los mapas temáticos (*i.e.*, clasificación; Franklin *et al.*, 2001a, b; Ruiz *et al.*, 2004; Puissant *et al.*, 2005), pero ahora se ha comenzado a analizar su relación con los valores locales de ciertos atributos de la vegetación (Lu y Batistella, 2005; Kayitakire *et al.*, 2006; Ozdemir y Karnieli, 2011; Eckert, 2012).

Las métricas de tono generalmente se calculan mediante variables estadísticas (p.ej., media y varianza, entre otras; Anys *et al.*, 1998; Schowengerdt, 2007). Por otro lado, existen varios métodos para extraer las métricas de textura, como el procedimiento de GLCM (*Gray level co-occurrence matrix*; Lu y Batistella, 2005; Kayitakire *et al.*, 2006; Ozdemir y Karnieli, 2011; Eckert, 2012), la ordenación textural basada en la transformada de Fourier (FOTO; Coutron *et al.*, 2005; Barbier *et al.*, 2010; Ploton *et al.*, 2012), las transformadas de *wavelet* u ondeletas (Wang *et al.*, 1998; Zhu y Yang, 1998), los filtros de Gabor (Ruiz *et al.*, 2004) y la lacunaridad (Malhi y Román-Cuesta, 2008). El método de GLCM se basa en las probabilidades de encontrar pares de tonos de píxeles dentro de la escena, y fue el enfoque utilizado en este trabajo para extraer las variables de textura de la imagen (Haralick *et al.*, 1973). La principal ventaja de este método radica en la facilidad para implementarlo, además de que ha obtenido buenos resultados para captar la variación de los atributos de la vegetación (Kayitakire *et al.*, 2006; Ozdemir y Karnieli, 2011; Eckert, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012).

Modelación de los atributos de la vegetación utilizando la percepción remota

La modelación matemática es una herramienta que permite establecer posibles relaciones entre variables (Jorgensen y Fath, 2011; Spiegelberger *et al.*, 2012). Se recurre mucho a esta técnica en estudios que intentan describir y predecir la variación local de los atributos de la vegetación a partir de variables extraídas de imágenes satelitales (Couteron *et al.*, 2005; Lu y Batistella, 2005; Kayitakire *et al.*, 2006; Proisy *et al.*, 2007; Beguet *et al.*, 2012; Ploton *et al.*, 2012). El producto final de este procedimiento es un modelo que materializa estas relaciones en una ecuación matemática. Se reconocen dos sentidos en el que se pueden construir estos modelos: hacia adelante (*forward*) y en sentido inverso (*inverse*; Gastellu-Etchegorry *et al.*, 2004; Couteron *et al.*, 2005; Proisy *et al.*, 2011; Song *et al.*, 2011). Las únicas diferencias entre estos acercamientos radican en el interés del estudio y la posición en la que se colocan los datos de entrada y salida. En la modelación hacia adelante el interés principal es entender cómo las características de la vegetación se traducen en imágenes con ciertas propiedades, por lo cual los datos de entrada corresponden a los datos de la vegetación y los de salida, a los datos de la imagen. Por el contrario, la modelación inversa pretende conocer los datos de la vegetación a partir de los de la imagen. Por ello, los datos de entrada son las características de la imagen y los de salida son los atributos de la vegetación.

En función de los objetivos de esta tesis, se consideró adecuado el enfoque de la modelación inversa para utilizar las métricas extraídas de una imagen como descriptores y predictores de las características de la comunidad vegetal. Por ello, de aquí en adelante el texto se centra únicamente en la modelación inversa. Entre los modelos inversos se reconocen diversas relaciones entre las métricas extraídas de la imagen y los atributos de

diversidad y estructura de la vegetación, los cuales se detallan en el siguiente apartado. Algunas de estas relaciones se han reportado siguiendo el enfoque de clasificación (Solberg, 1999; Franklin *et al.*, 2001a; Rao *et al.*, 2002; Newton *et al.*, 2009), mientras que otros han seguido el enfoque de un continuo de variación de las características del paisaje (Couteron *et al.*, 2005; Lu y Batistella, 2005; Proisy *et al.*, 2007; Ozdemir y Karnieli, 2011; Beguet *et al.*, 2012; Eckert, 2012; Viedma *et al.*, 2012).

Relación entre métricas de la imagen y los atributos de diversidad de la vegetación

La relación entre las métricas de la imagen y los atributos de diversidad de la vegetación se da esencialmente de dos maneras. La primera consiste en una relación positiva entre la media de tono de un índice de vegetación, casi siempre NDVI, y la riqueza y diversidad de especies (Cuadro 1). Se cree que este comportamiento se debe a que valores mayores de los índices de vegetación se relacionan con una mayor productividad y por lo tanto con la coexistencia de un mayor número de especies vegetales (O'Brien, 1998; Evans *et al.*, 2005). A pesar de que varios estudios han observado esta relación, otros indican que ésta no es evidente en todos los sistemas vegetales, e inclusive que puede tener un sentido inverso, es decir, que los valores altos de los índices correspondan a sitios con menor diversidad (Cuadro 1). Otros trabajos también reportan que esta relación es afectada por factores ambientales como la precipitación, lo que implica que puede no darse de igual manera a lo largo de un paisaje a gran escala (Evans *et al.*, 2005; Pau *et al.*, 2012).

La segunda manera en que se relacionan las métricas de la imagen con los atributos de diversidad de la vegetación tiene que ver con una correspondencia entre niveles mayores de heterogeneidad espectral (generalmente de NDVI) y una mayor riqueza y diversidad de especies. La mayoría de estos estudios utilizaron la desviación estándar como un indicador

de la heterogeneidad espectral, pero otros han utilizado también métricas de tono y textura extraídas de índices de vegetación y bandas sencillas para evaluarla (Cuadro 1). Se piensa que esta relación, conocida como la hipótesis de la heterogeneidad espectral, se da porque existe una correspondencia entre la heterogeneidad espectral, la variabilidad espacial del ambiente, y la heterogeneidad de la comunidad vegetal (Palmer *et al.*, 2002). A pesar de estos resultados, otros trabajos sugieren que esta relación no es universal, ya que

Cuadro 1. Estudios enfocados en la modelación de atributos de diversidad de distintos bosques a partir de diferentes imágenes y tipos de métricas, y principales relaciones detectadas entre los atributos de la vegetación y métricas de la imagen utilizadas, organizadas por dichos atributos. Abreviaturas: BTC = bosque tropical caducifolio; BTH = bosque tropical húmedo; 1° = bosque maduro; 2° = bosque sucesional. NIR = banda infrarroja; R = banda roja; B = banda azul; NDVI = Índice de vegetación de diferencia normalizada; DE = Desviación estándar.

Signo	Banda	Métrica	Sistemas estudiados y referencias
Positivo	NDVI	DE (tono)	(Varios tundra, Gould, 2000; Pastizal, Palmer <i>et al.</i> , 2002).
Positivo	NDVI	Media (tono)	(BTC 1° y 2°, Feeley <i>et al.</i> , 2005; BTC, Pau <i>et al.</i> , 2012; Varios; Bawa <i>et al.</i> , 2002).
Positivo	NDVI	Media y DE (tono)	(BTC 1° y 2°, Gillespie, 2005; Varios tropicales, Oindo y Skidmore, 2002; Varios bosque monatanano, Levin <i>et al.</i> , 2007; Varios secos, Fairbanks y McGwire, 2004; Hall <i>et al.</i> , 2012).
Positivo	R o G	Media (tono)	BTC 1°, Nagendra <i>et al.</i> , 2010
Negativo	NDVI	Media (tono)	(BTsC 2°, Hernández-Stefanoni y Dupuy, 2007; Varios tropical; Hernández-Stefanoni <i>et al.</i> , 2012).
Ambas	NDVI	Tono y textura	(BTC 2°, Gallardo-Cruz <i>et al.</i> , 2012).
Ambas	R y NIR	Tono y textura	(Varios tropical; Hernández-Stefanoni <i>et al.</i> , 2012)
Ambas	R y NIR	Tono y textura	(BTC 2°, Gallardo-Cruz <i>et al.</i> , 2012).

depende de la escala de análisis o el área analizada (Plotnick *et al.*, 1993; Hernández-Stefanoni y Dupuy, 2007; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012; Rocchini *et al.*, 2014). En realidad, se considera que estas dos relaciones entre las características de diversidad de la vegetación y las métricas de una imagen (*i.e.*, la relación directa con valores de NDVI y valores de heterogeneidad espectral) no son redundantes (Rocchini y Vannini, 2010). Esto significa que ambas métricas son capaces de captar distintas características de la comunidad relacionadas con su riqueza y diversidad de especies, aunque como ya se mencionó arriba, no siempre es el caso. Un último aspecto interesante es que se han reportado relaciones entre las métricas de la imagen y el patrón espacial de recambio de especies (diversidad β ; Cayuela *et al.*, 2006; Rocchini *et al.*, 2011, 2014; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012; López-Martínez *et al.*, 2013), pero este aspecto no es abordado en esta tesis.

Relación entre métricas de la imagen y los atributos estructurales de la vegetación

Se han documentado dos tipos de relaciones entre los atributos estructurales de la vegetación, sobre todo para la biomasa o algún indicador de ésta, como el área basal o el diámetro a la altura del pecho, y las métricas extraídas de la imagen. En gran parte, este sesgo se debe a la estrecha relación que guarda la biomasa (o algún *proxy* de ésta) con la cantidad de carbono capturado en el sistema (Brown, 2002; Chave *et al.*, 2005; Bijalwan *et al.*, 2010; Slik *et al.*, 2010).

La primera relación entre las variables estructurales de una comunidad vegetal y las métricas extraídas de una imagen ha sido reportada utilizando las emanadas de algún índice de vegetación (Cuadro 2). A pesar de la evidencia que apoya dicha relación, otros trabajos muestran que ésta no se presenta en todos los casos, e incluso que métricas de bandas sencillas pueden ser capaces de modelar con mayor exactitud estos atributos (Foody y

Cutler, 2001; Kalacska *et al.*, 2007; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012).

Cuadro 2. Estudios enfocados en la modelación de atributos estructurales de distintos bosques a partir de diferentes imágenes y tipos de métricas, y principales relaciones detectadas entre los atributos de la vegetación y métricas de la imagen utilizadas, organizadas por dichos atributos. Abreviaturas: BTC = bosque tropical caducifolio; BTH = bosque tropical húmedo; 1° = bosque maduro; 2° = bosque sucesional. PAN = banda pancromática; NIR = banda infrarroja; R = banda roja; B = banda azul; NDVI = Índice de vegetación de diferencia normalizada; EVI = Índice mejorado de vegetación; MIRI = Índice del infrarrojo intermedio.

Signo	Banda	Métrica	Sistemas estudiados y referencias
<i>Biomasa (o algún indicador indirecto)</i>			
Positivo	NDVI	Tono	BTC 2° (Arroyo-Mora <i>et al.</i> 2005; bosque de abeto (Zheng <i>et al.</i> , 2007); pastizal (Psomas <i>et al.</i> , 2011); varios (Zhao y Running, 2008; Bijalwan <i>et al.</i> , 2010).
Positivo	MIRI	Tono	BTC 1° (Gillespie <i>et al.</i> , 2006)
Positivo	PAN	Textura (GLCM)	Plantación de abeto (Kayitakire <i>et al.</i> , 2006)
Negativo	PAN	PCA1 (FOTO)	BTH primario (Couteron <i>et al.</i> , 2005; Manglar 1° y 2° (Proisy <i>et al.</i> , 2007); BTH 1° y 2° (Ploton, 2010; Ploton <i>et al.</i> , 2012)
Negativo	PAN o R	Tono	Bosque boreal 1° (Hyyppa <i>et al.</i> , 2000)
Negativo	NIR	Tono	BTH 1° y 2° (Ingram <i>et al.</i> , 2005)
Negativo	B	ENT (GLCM)	Plantaciones de pino (Ozdemir y Karnieli, 2011)
Negativo	NIR y R	Tono y textura (GLCM)	BTC 2° (Gallardo-Cruz <i>et al.</i> , 2012)
Negativo	EVI, NIR, R	Tono y textura (GLCM)	BTH 1° y 2° (Eckert, 2012)
<i>Altura promedio</i>			
Positivo	NDVI	Tono	BTC 2° (Arroyo-Mora <i>et al.</i> , 2005); Plantaciones de pino (Sprintsin <i>et al.</i> , 2013)

Signo	Banda	Métrica	Sistemas estudiados y referencias
Positivo	PAN	Textura (GLCM)	Plantaciones de abeto (Kayitakire <i>et al.</i> , 2006)
Negativo	PAN	PCA1 (FOTO)	BTH 1° (Couteron <i>et al.</i> , 2005); BTH 1° y 2° (Proisy <i>et al.</i> , 2007; Ploton, 2010; Ploton <i>et al.</i> , 2012)
Negativo	NIR y R	Tono y textura (GLCM)	BTC 2° (Gallardo-Cruz <i>et al.</i> , 2012)
<i>Densidad de individuos por área</i>			
Positivo	PAN	PCA1 (FOTO)	BTH 1° (Couteron <i>et al.</i> , 2005); BTH 1° y 2° (Ploton, 2010); Varios (Barbier <i>et al.</i> , 2012)
Positivo	PAN	Textura (GLCM)	Plantación de abeto (Kayitakire <i>et al.</i> , 2006)
	NDVI	Tono	BTC 1° (Gillespie <i>et al.</i> , 2006)
Negativo	NIR	SD (textura)	Plantaciones de pino (Ozdemir y Karnieli, 2011)
<i>Cobertura de las copas</i>			
Positivo	PAN	PCA1 (FOTO)	Varias (Barbier <i>et al.</i> , 2012)
Positivo	NDVI	Tono	BTC 2° (Arroyo-Mora <i>et al.</i> 2005)
<i>Cobertura de las copas promedio</i>			
Negativo	NIR y R	Tono y textura (GLCM)	BTC 2° (Gallardo-Cruz <i>et al.</i> , 2012)
<i>DAP máximo</i>			
Positivo	PAN	PCA1 (FOTO)	Varias (Barbier <i>et al.</i> , 2012)

La segunda manera en que se relacionan los atributos estructurales de las comunidades vegetales con las métricas extraídas de la imagen, es a través de las métricas extraídas de las bandas por separado. De nuevo, en relación con este aspecto predomina la intención de describir o predecir como variable estructural a la biomasa o algún indicador de ésta. Las relaciones dentro de este grupo son más variadas debido a varios factores (Cuadro 2): (1) existen muchos métodos para extraer variables que cuantifiquen distintos

aspectos de una imagen (p.ej., GLCM, *wavelet decomposition*, FOTO), (2) las bandas se relacionan de distinta manera con alguna variable estructural de la comunidad vegetal (p.ej., cantidades altas de biomasa vegetal suelen aparecer en tonos oscuros en la banda roja, pero claros en la NIR), (3) las métricas extraídas de las imágenes caracterizan distintos aspectos de la imagen (p.ej., variables de contraste, correlación, entre otras), y (4) la variación de los tipos de imágenes que existen (p.ej., los satélites varían en número de bandas y longitudes de onda a la que son sensibles).

En la revisión bibliográfica realizada (Cuadro 2) se hace patente que existe una gran variedad de relaciones reportadas entre las métricas de la imagen y los atributos de la vegetación, y que no siempre son coincidentes. Dos relaciones relativamente constantes entre los estudios son: (1) la relación negativa entre el eje principal de la textura obtenida mediante el método FOTO de la pancromática, por un lado, y la biomasa o un indicador de ésta, y la altura promedio, por el otro; y (2) la relación negativa entre la biomasa o un indicador de ésta y alguna métrica de la banda NIR. Por el contrario, también observan patrones contradictorios, como la relación positiva entre el tono de NDVI y la biomasa o un indicador de ésta, así como los resultados encontrados por Eckert (2012), los cuales muestran que el tono de EVI se relaciona negativamente con una mayor biomasa. Asimismo, con frecuencia se presentan relaciones del mismo signo entre algunos atributos estructurales y determinadas métricas de una imagen, por ejemplo las relaciones negativas entre algunas métricas y el área basal (AB), por un lado, y la altura promedio de la vegetación (AP), por otro, mientras que esas mismas métricas guardan una relación positiva con la densidad de individuos (D).

Comunidades vegetales analizadas en estudios con enfoque de continuo de variación

En varios estudios se han modelado los atributos de bosques secundarios (menos diversos que sus contrapartes primarias) o de bosques con poca diversidad de especies (*i.e.*, plantaciones o manglares); otros trataron de abarcar tanto los sistemas secundarios como los primarios de determinado tipo de vegetación. Además, pocos trabajos han intentado modelar el continuo de variación de los atributos tanto de diversidad como estructurales únicamente de un BTC maduro (como fue el objetivo de esta tesis), pues los que existen se han realizado en BTC secundario o en secundario y maduro, o se han enfocado en modelar sólo los atributos estructurales o los de composición, o en hacer categorizaciones (Gillespie, 2005; Gillespie *et al.*, 2006; de la Barreda-Bautista *et al.*, 2011; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012).

Los sistemas tropicales maduros se encuentran entre los más diversos y con mayor cantidad de biomasa. A pesar de ello, casi todos están muy amenazados por las actividades humanas y sufren tasas de transformación y deforestación muy altas (Trejo y Dirzo, 2000; DeFries *et al.*, 2002; Bijalwan *et al.*, 2010). Esta situación ha motivado a numerosos investigadores a desarrollar herramientas que permitan modelar las características de estas comunidades vegetales a partir de las métricas extraídas de un imagen remota (Nagendra, 2001; Gillespie *et al.*, 2008; Nagendra *et al.*, 2010; de la Barreda-Bautista *et al.*, 2011).

Bosque tropical caducifolio

El bosque tropical caducifolio (BTC) es un tipo de vegetación que se desarrolla en zonas intertropicales con una estacionalidad marcada entre época de lluvias y secas, en donde predominan plantas que pierden su follaje durante esta última (Murphy y Lugo, 1986; Pennington y Sarukhán, 2005). En este tipo de vegetación dominan árboles ramificados cerca de la base y con copas abiertas y poco densas, cuyas alturas oscilan entre 4 y 10 m (Pennington y Sarukhán, 2005). Además, el BTC alberga un alto número de endemismos y un fuerte recambio espacial de especies (Murphy y Lugo, 1986; Quigley y Platt, 2003; Lott y Atkinson, 2006; Pennington *et al.*, 2009; Linares-Palomino *et al.*, 2011).

En México, este tipo de vegetación es uno de los más comunes en las regiones tropicales y se distribuye en toda la vertiente del Pacífico, partes de la Península de Yucatán y de los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí y Veracruz (Trejo y Dirzo, 2000, 2002; Lott y Atkinson, 2006), entre 0 y 1900 m s.n.m. (Pennington y Sarukhán, 2005; Rzedowski, 2006). El clima que prevalece en las regiones donde se presenta, según la clasificación de Koeppen (1948), es el Aw, con una temperatura mínima > 0 °C, temperaturas medias anuales entre 20 y 29 °C, y precipitación total anual entre 600 y 1800 mm (máximo 1600 mm [Gentry, 1988] o 1200 mm [Pennington y Sarukhán, 2005]), concentrada en su mayoría entre cuatro y ocho meses (Rzedowski, 2006).

El BTC mexicano es uno de los más diversos a nivel mundial (Bezaury, 2010), lo cual parece deberse a su historia biogeográfica, en combinación con la gran variedad de condiciones climáticas, edáficas, abióticas, topográficas en las que se desarrolla (Trejo y Dirzo, 2002; Trejo, 2010; Linares-Palomino *et al.*, 2011; Pérez-García *et al.* 2012). Además, este tipo de bosque está fuertemente amenazado por las actividades humanas y por

el cambio climático global (Trejo y Dirzo, 2000; DeFries *et al.*, 2002; Miles *et al.*, 2006; Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2011). A pesar de su gran diversidad biológica y su situación vulnerable, este tipo de vegetación está mal representado en los esfuerzos nacionales de conservación (Bezaury, 2010; Meave *et al.*, 2012).

Planteamiento del problema de investigación

La situación crítica que enfrenta el BTC ante las fuerzas que lo amenazan crea la necesidad de contar con herramientas, como la percepción remota, que permitan modelar sus atributos a una escala local y a la vez hacer un monitoreo a gran escala, así como identificar rápidamente zonas de alta diversidad que ameriten su conservación (Quesada *et al.*, 2009). El desarrollo de este tipo de modelos permitirá también hacer estimaciones de los servicios ambientales que ofrecen estos bosques (de la Barreda-Bautista *et al.*, 2011).

Estudios previos han modelado con exactitud atributos de la vegetación secundaria derivada del BTC evaluados en parcelas con diferentes edades de abandono a partir de métricas extraídas de imágenes satelitales (Arroyo-Mora *et al.*, 2005; Kalacska *et al.*, 2007; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012). Entre éstos destaca el de Gallardo-Cruz *et al.* (2012) por dos aspectos. En primer lugar, está dirigido a modelar el continuo de variación de los atributos de la vegetación y no se basa en el reconocimiento de categorías discretas. En segundo lugar, reporta varios modelos que permiten predecir con exactitud los atributos de la vegetación (sobre todo los relacionados con la estructural del BTC), a partir de métricas de tono y de textura extraídas de una imagen VHR.

A pesar del éxito de estos esfuerzos de modelación, reflejado en la exactitud tan alta obtenida en los modelos construidos, no está claro si esta estrategia de modelación

también puede ser exitosa en el caso de la vegetación madura, es decir, la que no está inmersa de forma evidente en un proceso de sucesión ecológica (o si lo está, ya ha llegado a una etapa muy avanzada de desarrollo). Esto es, al remover el eje de variación sucesional no hay duda de que la vegetación primaria sigue siendo heterogénea, pero esta heterogeneidad puede ser de menor magnitud y posiblemente mucho menos ordenada que la que caracteriza a la vegetación sucesional. Algunos intentos aislados por modelar atributos de una vegetación tropical mayoritaria o totalmente madura (*i.e.*, bosque no sucesional) han construido modelos que predicen dichos atributos con una exactitud relativamente baja (Gillespie, 2005; Gillespie *et al.*, 2006; Nagendra *et al.*, 2010). De estos antecedentes se desprenden las preguntas de esta investigación: ¿se pueden modelar los atributos de un BTC maduro a partir de métricas extraídas de una imagen satelital VHR a partir del análisis de la correspondencia entre la heterogeneidad espacial de las variables vegetacionales y la de las propiedades de la imagen? Si la respuesta es afirmativa, ¿cuál es la exactitud de estos modelos?

Objetivos

El objetivo central de este trabajo fue evaluar la capacidad de modelar la variación espacial de las características básicas de un bosque tropical caducifolio maduro (*i.e.*, riqueza y diversidad de especies, el área basal, la altura promedio y la cobertura de las copas) a partir de variables extraídas de una imagen de muy alta resolución (VHR). Los objetivos particulares fueron: (1) Evaluar la capacidad de modelar los atributos del BTC a partir de métricas extraídas de bandas e índices de vegetación con resolución espacial de 2 m y las extraídas de la banda pancromática con resolución de 0.5 m; (2) determinar si existen

patrones en las bandas y métricas incorporadas en los modelos que mejor describan y predigan los atributos del BTC; y (3) comparar los modelos construidos con algunos modelos nulos para verificar la existencia de una relación entre las métricas de la imagen y los atributos del BTC.

Hipótesis

En este estudio se hipotetizó que la heterogeneidad espacial de los atributos del BTC tiene una magnitud suficiente como para ser captada por una imagen de muy alta resolución (VHR). Por lo tanto, la expectativa era que las métricas de superficie (tonales y texturales) permitieran describir las diferencias locales en los atributos de la comunidad dentro de un paisaje. Sin embargo, también se hipotetizó que la capacidad para modelar los atributos del BTC maduro a partir de métricas de superficie estaría más limitada que en una modelación de un sistema sucesional, debido a una menor variación de los atributos vegetacionales en el espacio y a una mayor complejidad en su estructura y diversidad.

II. Método

Este capítulo está dividido en cuatro secciones. En la primera se señalan las características de la región donde se llevó a cabo el estudio. Después se presentan los métodos utilizados para obtener los datos necesarios para el cálculo de los atributos del BTC. En la tercera se explica el procedimiento de extracción de las variables de superficie de la imagen satelital. Finalmente, la cuarta sección explica el proceso de modelación de los atributos de la comunidad vegetal a partir de las variables extraídas de la imagen.

Región de estudio

El estudio se realizó en Nizanda, Oaxaca (16° 39' N, 95° 00' O; Pérez-García *et al.*, 2010; Figura 1). Esta localidad presenta una temperatura media anual de 26 °C y una precipitación anual de 900 mm, de la cual gran parte cae entre los meses de junio y octubre (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). La vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio, aunque también se encuentran parches de matorral xerófilo, bosque de galería, matorral espinoso, sabana, vegetación acuática y bosque tropical subcaducifolio (Pérez-García *et al.*, 2001). La topografía de la zona presenta varias elevaciones de alrededor de 250 m s.n.m. conformadas principalmente por filitas del Mesozoico (Pérez-García *et al.*, 2001). En la localidad se encuentran grandes áreas de bosque conservado, aunque también existen varios parches de vegetación secundaria (Gallardo-Cruz *et al.*, 2010).

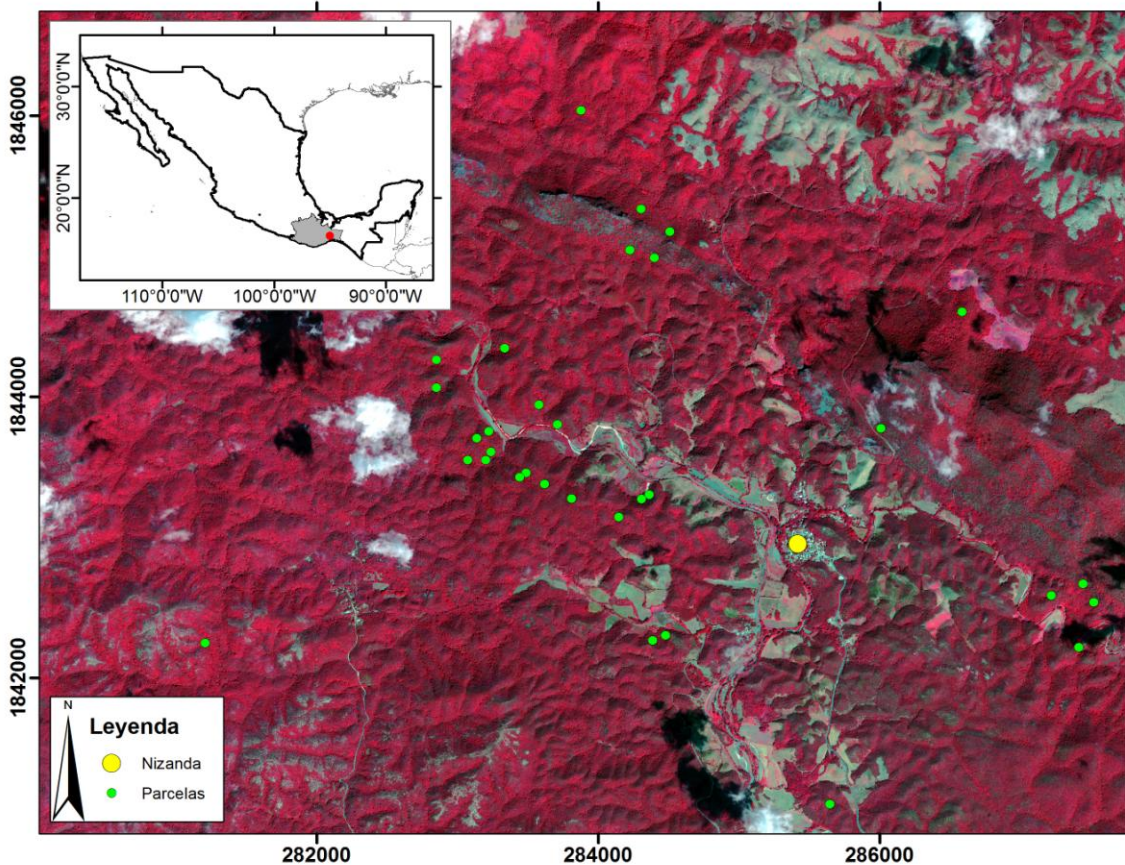


Figura 1. Ubicación geográfica de la localidad de estudio (Nizanda, Oaxaca) y de las parcelas muestreadas. Imagen compuesta de falso color (GeoEye-1), UTM 15 N.

Para el bosque tropical caducifolio (BTC) de Nizanda se cuenta con información acerca de su diversidad, estructura y otros aspectos (Pérez-García *et al.*, 2001, 2010; Pérez-García y Meave, 2004, 2006; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005, 2009, 2010). Este bosque presenta una altura promedio de aproximadamente 7 m, aunque algunos individuos de *Bursera* sp. pueden llegar a 15 m (Pérez-García *et al.*, 2001). No hay estratos bien definidos del dosel y su cobertura es $> 350 \%$ (Pérez-García *et al.*, 2001).

En este BTC las especies vegetales presentan una diversidad alta y una dominancia baja (Pérez-García y Meave, 2004; Gallardo Cruz *et al.*, 2005; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009;

Pérez-García *et al.*, 2010); además, el recambio espacial es grande y por ello la diversidad β (Pérez-García *et al.*, 2005; Gallardo-Cruz *et al.*, 2010). Como ocurre en otros bosques tropicales caducifolios del país (p.ej., Pineda-García *et al.*, 2007; Trejo, 2010), entre las familias más especiosas presentes en Nizanda están Fabaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Burseraceae, Malpighiaceae, Rubiaceae y Anacardiaceae (Gallardo Cruz *et al.*, 2005; Pérez-García *et al.*, 2010). Algunas especies particularmente frecuentes son *Amphipterygium simplicifolium*, *Apoplanesia paniculata*, *Bursera* spp., *Ceiba parvifolia*, *Euphorbia schlehtendalii*, *Lysiloma divaricatum*, *L. microphyllum*, *Krugiodendron ferreum*, *Pilosocereus collinsii*, *Quadrella incana*, *Q. verrucosa*, *Plumeria rubra*, *Cnidioscolus megacanthus* y *Malpighia emarginata*.

En esta localidad los atributos del bosque maduro varían considerablemente entre sitios (Pérez-García y Meave, 2004; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005). Además, algunas variables físicas, como la orientación de la ladera y la pendiente, afectan significativamente a los atributos de diversidad, mas no a los estructurales (Gallardo-Cruz *et al.*, 2009). Esta variación en los atributos del BTC maduro sugiere que sus atributos son potencialmente modelables por medio de la percepción remota (Cuadro 3).

Cuadro 3. Coeficientes de variación de algunos atributos de la comunidad vegetal del BTC de Nizanda, Oaxaca. Fuente: Gallardo-Cruz *et al.* (2005), con base en los datos de 30 cuadros de 10 × 10 m.

Atributo de la comunidad vegetal	CV (%)
Área basal (m ² /ha; DAP > 1 cm)	97.90
Cobertura (m ² /ha; DAP > 1 cm)	24.10
Densidad (m ² /ha; DAP > 1 cm)	26.80
Altura promedio (m)	14.10
Riqueza (S)	16.43
Índice de Shannon (H')	8.41
Índice de Simpson (D')	16.43

Evaluación de los atributos de la comunidad de BTC

Conjunto de datos utilizado

Para disponer de la información básica de la estructura y la diversidad de un número representativo de parcelas de BTC ($n = 32$), se utilizaron los datos obtenidos en otros dos proyectos anteriores pero además se generaron los propios (11 parcelas). Todos estos datos se registraron entre noviembre de 2012 y noviembre de 2013, sin muestrear durante el periodo de enero a junio de 2013 (época de secas). Para cada parcela se anotaron las coordenadas geográficas de su centro para poder ubicar su posición en la imagen satelital.

En todas las parcelas se registraron sólo los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP = 1.3 m desde la base del tallo) ≥ 5 cm. Éstos corresponden a los de mayor altura en la comunidad y por lo tanto representan los elementos estructurales con mayor probabilidad de ser registrados en la imagen satelital (Kalacska *et al.*, 2007; Castillo-Santiago *et al.*, 2010). Las medidas obtenidas de cada individuo fueron las siguientes: el

diámetro a la altura del pecho, la altura (tomada como la distancia entre la base del tallo y la rama más alejada de ésta), la cobertura (diámetro mayor de la copa y el diámetro ortogonal a éste), y su identidad específica (a nivel de morfoespecie).

El primer conjunto de parcelas correspondieron a 13 unidades de 500 m² cada una, distribuidos en cinco transectos paralelos de 20 × 5 m, separados por 1 m de distancia. Las otras 19 parcelas correspondieron a cuadros de 1024 m² (32 × 32 m). En 12 de estas únicamente se anotó la altura y el DAP, mientras que en las 20 restantes se registró la altura, el DAP, la cobertura y la identidad específica de los individuos.

Todas las parcelas fueron establecidas en BTC maduro, tomando en cuenta los siguientes criterios (Pérez-García y Meave, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008): (1) presencia de individuos arbóreos con DAP grandes (20–40 cm), (2) una baja dominancia de especies (muchas especies en el dosel superior), (3) presencia de individuos con alturas ≥ 6 m, y (4) sin usos agrícolas recientes (aprox. 60 años). Además, se utilizó el mapa de los tipos de vegetación en Nizanda (Gallardo-Cruz *et al.*, 2010), para encontrar las áreas de BTC maduro. Finalmente, para la ubicación de las parcelas se evitaron los sitios sobre los que apareció una nube en la imagen satelital. Esta imagen es la que se utilizará para modelar, a partir de su textura los atributos de la vegetación.

Cálculo de los atributos de la vegetación de cada parcela

Los atributos de la vegetación utilizados para caracterizar las parcelas se calcularon a partir de la suma de los datos obtenidos para cada individuo. Los diferentes tamaños de las parcelas utilizadas para el muestreo de la vegetación no afectan el cálculo de algunas de sus características, por lo que no fue necesario hacer ningún tipo de estandarización (p.ej., altura promedio o índices de diversidad). Por el contrario, los atributos de la vegetación que

no eran comparables entre los distintos conjuntos de datos se estandarizaron mediante la rarefacción o el reescalamiento a 1 ha (p.ej., suma del área basal y densidad de individuos). Los atributos utilizados para caracterizar a cada parcela fueron: (1) área basal total por ha (AB), (2) altura promedio (AP), (3) promedio de la altura de los 10 individuos más altos por parcela (AP_{10}), (4) densidad de individuos por ha (D), (5) cobertura total de las copas por ha (CC), (6) riqueza de especies rarificada a $n = 51$ (S_{51}), (7) índice de diversidad de Shannon (H' ; calculado con logaritmo natural), y (8) índice de dominancia de Simpson (IS ; Magurran, 2004). El área basal se calculó como el área de un círculo con diámetro equivalente al DAP de cada tallo o individuo (en el caso de los individuos policaulescentes se sumaron las áreas basales de cada tallo). La cobertura de las copa se calculó como el área de un elipse con diámetros equivalentes a los dos ejes ortogonales registrados en campo. Para tener una medida de la riqueza de especies comparable se aplicó el procedimiento de rarefacción propuesto por Hurlbert (1971), utilizando como referencia el menor número de individuos registrado en una parcela ($n = 51$). El material colectado se identificó mediante la comparación con ejemplares depositados en una colección de referencia resguardada en el Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal (Facultad de Ciencias, UNAM), y con la ayuda de Eduardo A. Pérez García, Jorge Arturo Meave y Gerardo L. Cervantes Jiménez.

En total se contó con 32 parcelas con información de AB, AP, AP_{10} y D, y 20 con datos de CC, S_{51} , IS y H' . El cálculo de todas estas variables se realizó en R 3.0.2 (R Core Team, 2014). Los índices de diversidad y la riqueza rarificada se calcularon utilizando el paquete “vegan” en R (Oksanen *et al.*, 2013). Por último, se calculó la media, la desviación estándar y el coeficiente de variación de cada atributo del BTC.

Procesamiento de la imagen y extracción de sus variables

Características de la imagen utilizada para el análisis

El análisis se basó en una imagen multiespectral de muy alta resolución (*very high resolution*, VHR) tomada el 10 de noviembre de 2012 a las 17:01, hora promedio de Greenwich (GMT), es decir, a las 11:01 hora local, por el satélite GeoEye-1. La resolución radiométrica de la imagen es de 11 bits por pixel (2,048 tonos de gris por banda) y su resolución espacial es de 0.5 m en la banda pancromática y de 2 m en las bandas de color. Las longitudes de onda que registra cada banda son las siguientes: pancromática ($\lambda = 450\text{--}800$ nm), azul ($\lambda = 450\text{--}510$ nm), verde ($\lambda = 510\text{--}580$ nm), roja ($\lambda = 655\text{--}690$ nm) e infrarroja cercana ($\lambda = 780\text{--}920$ nm). Todo el procesamiento de la imagen, incluyendo la extracción de las variables de la imagen se llevó a cabo en ENVI + IDL 4.7.

Todas las bandas fueron corregidas atmosféricamente (PAN: *log residuals*, Green y Craig, 1985; MS: QUAC, Bernstein *et al.*, 2005, 2006). Los números digitales de la imagen se transformaron a valores de reflectancia relativa en la superficie terrestre con la finalidad de que los datos tuvieran un significado físico. Además, la imagen fue ortocorregida (*i.e.*, se hizo la corrección topográfica de su ortogonalidad) utilizando un modelo de elevación digital, con resolución de 15 m, obtenido del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). El método de remuestreo utilizado fue el del vecino más cercano, ya que es el método más común y rápido (Franklin y Wulder, 2002).

Bandas de la imagen e índices de vegetación

Las variables de superficie de la imagen se calcularon para las bandas pancromática, roja e infrarroja cercana y para los índices de vegetación NDVI y EVI. Estos últimos índices se calcularon mediante las siguientes fórmulas (Matsushita *et al.*, 2007; Jiang *et al.*, 2008;

Wang *et al.*, 2011):

$$NDVI = \frac{NIR - R}{NIR + R} \qquad EVI = G \left(\frac{NIR - R}{NIR + C_1 \times R + C_2 \times B + L} \right)$$

Donde R corresponde a los valores de reflectancia de los píxeles en la banda roja, NIR a los valores en la banda infrarroja y B a los valores en la banda azul. Además, la fórmula del EVI incluye cuatro constantes empíricas: $G = 2.5$, $C_1 = 6$, $C_2 = 7.5$ y $L = 1$ (Huete *et al.*, 1997). Estas bandas e índices se utilizaron como indicadores de la condición de la vegetación.

Análisis de la imagen: procedimiento de ventanas móviles

Para extraer las distintas variables de superficie de la imagen se utilizó el procedimiento de ventanas móviles (Haralick *et al.*, 1973; Haralick, 1979). En este método se escogió un tamaño de ventana rectangular para definir con cuántos píxeles se calcularon las métricas de superficie. El resultado de la variable calculada para la ventana obtiene las coordenadas geográficas del centro de ésta, en una nueva imagen. La ventana se va moviendo sobre toda la escena para crear una nueva imagen, donde cada píxel tiene valores de alguna métrica de superficie. Al finalizar este proceso se obtuvo una nueva imagen por cada variable calculada, en la que cada píxel se interpreta como el resumen de los píxeles a su alrededor en la imagen original. Posteriormente se identificaron los píxeles (pix) que correspondían a la coordenada geográfica del centro de cada parcela medida en campo. Estos datos resumen el aspecto espectral y espacial de los píxeles que conciernen a estas parcelas y por lo tanto, éstos son los que se utilizaron como variables explicativas en los modelos para describir los atributos de la vegetación.

Debido a que la banda pancromática y las de color tienen distinta resolución de píxel (0.5 m y 2 m, respectivamente), se utilizaron distintos tamaños de ventana para

calcular sus variables de superficie. El tamaño de las ventanas debe ser de un número de píxeles impar para que el píxel central reciba el valor de la métrica resultante. Para las bandas roja e infrarroja y para los índices de vegetación (referidos de aquí en adelante de forma conjunta como MS) se utilizó una ventana de 17×17 pix, mientras que para la banda pancromática (de ahora en adelante abreviada como PAN) la ventana utilizada fue de 65×65 pix. En ambos casos, los tamaños de las ventanas corresponden a una extensión muy cercana a la de las parcelas de mayor tamaño utilizadas en campo, que fueron de 32×32 m (MS, 17×17 pix = 34×34 m; PAN, 65×65 pix = 32.5×32.5 m).

Las ventanas de 17×17 pix se movieron sobre toda la imagen de MS para calcular sus métricas de superficie. En el caso de la PAN, el programa fue incapaz de analizar en su totalidad la imagen, por lo que se cortó la imagen en cuadrados de acuerdo con la cercanía entre las parcelas. En este caso, se utilizó un rectángulo de 74×74 pix, alrededor del centro de cada parcela para definir las áreas mínimas de corte.

Métricas de superficie de la imagen

Se utilizaron dos tipos de variables para cuantificar los dos aspectos básicos de una imagen, según el enfoque de métricas de superficie (McGarigal *et al.*, 2009): el tono (variables de primer orden) y la textura (variables de segundo orden). La decisión de usar ambos tipos de métricas se basó en la expectativa de captar y resumir diferentes aspectos de la heterogeneidad de los píxeles de cada parcela medida en campo.

Medidas tonales: métricas de primer orden

Estas variables resumen la información del tono en la imagen. Debido a que son métricas basadas en la tonalidad de un solo píxel se les conoce como medidas de primer orden y constituyen un resumen estadístico de los tonos dentro de la ventana utilizada (Materka y

Strzelecki, 1998). Para calcular estas medidas se utilizaron los tonos de reflectancia relativa para cada banda o índice. Se calcularon las siguientes cinco métricas de primer orden (Anys *et al.*, 1998; Materka y Strzelecki, 1998; Cuadro 4): (1) media, (2) varianza, (3) sesgo, (4) diferencia entre el dato máximo y el mínimo (intervalo de datos), y (5) entropía.

En todas estas fórmulas N corresponde al número total de tonos de gris presentes dentro de la ventana en la banda utilizada, i es el valor de reflectancia de un pixel y P_i es la probabilidad de encontrar un pixel con valor i en la ventana utilizada. P_i es igual a la frecuencia de pixeles con valor i entre el total de pixeles de la ventana.

Cuadro 4. Fórmulas para el cálculo de las variables tonales o de primer orden.

Variable de tono	Fórmula
Media	$\text{med} = \sum_{i=0}^{N-1} iP_i$
Varianza	$\text{var} = \sum_{i=0}^{N-1} (i - \bar{x})^2 P_i$
Sesgo	$\text{ses} = \frac{1}{(\text{var}^2)^3} \sum_{i=0}^{N-1} (i - \bar{x})^3 P_i$
Intervalo de datos	$\text{int} = i_{\max} - i_{\min}$
Entropía	$\text{ent} = - \sum_{i=0}^{N-1} P_i \ln P_i$

Medidas texturales: métricas de segundo orden

Estas variables resumen la información de la variación del tono en el espacio en la imagen, y por ello permiten caracterizar su textura. Debido a que son métricas basadas en el tono de dos pixeles, se les conoce como medidas de segundo orden. Por razones prácticas, el

cálculo de estas métricas requiere la transformación inicial de los valores de cada banda o índice de la imagen a una escala de 64 tonos de gris. Este procedimiento reduce el tiempo de cómputo (Haralick, 1979). Estas métricas se calcularon siguiendo el método de matrices de presencia conjunta (GLCM) y utilizando una distancia (*offset*) de un pixel (Haralick *et al.*, 1973; Materka y Strzelecki, 1998). El uso de esta distancia permite que las variables de textura se calculen a partir de todos los pixeles que se encuentran dentro de la ventana. Cada entrada o celda de la GLCM corresponde a la probabilidad de encontrar dos tonos de gris (i y j) a una distancia de un pixel, dentro de la ventana utilizada.

Para obtener una medida de textura sin dirección, primero se calcularon las métricas de textura en cuatro direcciones (0° , 45° , 90° , 135°) y luego se promediaron. Una vez identificado el norte de la imagen, 0° equivale a las relaciones este-oeste (*i.e.*, se toma en cuenta el pixel ubicado a la derecha del pixel focal), 45° a las relaciones noreste-suroeste, 90° a las relaciones norte-sur (*i.e.*, con el pixel ubicado arriba del pixel focal), y 135° equivale a las relaciones noroeste-sureste (Haralick *et al.*, 1973). Este procedimiento aseguró que las medidas de textura no tengan un sesgo debido a que son evaluadas en una sola dirección.

De las catorce variables de textura propuestas por Haralick *et al.* (1973), se seleccionaron las ocho más utilizadas (Puissant *et al.*, 2005; Kayitakire *et al.*, 2006; Kim *et al.*, 2009; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012): la media, la varianza, la correlación, el contraste, la disimilitud, la homogeneidad, el segundo momento angular y la entropía. Estas variables se pueden agrupar en tres tipos de métricas: estadísticas, de contraste y de orden. Las fórmulas para su cálculo se muestran en el Cuadro 5 (Haralick *et al.*, 1973; Materka y Strzelecki, 1998).

Cuadro 5. Fórmulas para el cálculo de las variables de textura o de segundo orden.

Variable de textura	Fórmula
<i>Medidas estadísticas</i>	
Media	$\text{MED} = \sum_{ij=0}^{N-1} iP_{ij}$
Varianza	$\text{VAR} = \sum_{ij=0}^{N-1} P_{ij}(i - \text{MED})^2$
Correlación	$\text{COR} = \sum_{ij=0}^{N-1} P_{ij} \left[\frac{(i - \text{MED})(j - \text{MED})}{\text{VAR}} \right]$
<i>Medidas de contraste</i>	
Contraste	$\text{CON} = \sum_{ij=0}^{N-1} P_{ij} (i - j)^2$
Disimilitud	$\text{DIS} = \sum_{ij=0}^{N-1} P_{ij} i - j $
Homogeneidad	$\text{HOM} = \sum_{ij=0}^{N-1} \frac{P_{ij}}{1 + (i - j)^2}$
<i>Medidas de orden</i>	
Segundo momento angular	$\text{SMA} = \sum_{ij=0}^{N-1} P_{ij}^2$
Entropía	$\text{ENT} = - \sum_{ij=0}^{N-1} P_{ij} \ln P_{ij}$

Donde N se refiere al valor de intensidad del pixel (0–63, ya que se transformaron los valores originales de los pixeles a 64 tonos de gris). Las letras i y j corresponden al valor de

los píxeles en la escala de 64 grises de la GLCM. P_{ij} se refiere a la probabilidad de presencia conjunta (o adyacente) de un píxel con valor i y uno de valor j , y corresponde a cada una de las entradas (i,j) de la GLCM.

Conjunto total de variables extraídas de la imagen

En total se incluyeron 13 variables de superficie extraídas por banda o índice. De éstas, cinco corresponden a métricas de primer orden (tonales) y ocho a métricas de segundo orden (texturales). En total se obtuvieron 65 variables extraídas de la imagen satelital, ya que se usaron cinco bandas o índices derivados de éstas (R, NIR, NDVI, EVI y PAN). De este grupo, 52 métricas se analizaron en conjunto por un lado (las correspondientes a MS) y 13 por otro (las correspondientes a PAN), debido a la diferencia en la resolución espacial.

Correlaciones entre variables de superficie de la imagen

Se analizó la correlación entre las métricas de superficie de la imagen con el fin de identificar las que tenían un comportamiento similar, es decir, el grado de redundancia entre ellas. Debido a que se contó con dos conjuntos de métricas de superficie (las derivadas de MS y PAN), éstas se analizaron por separado.

Modelación

La fase de modelación del estudio comprendió dos etapas. En la primera se construyeron modelos cuya intención era describir de la mejor manera posible el conjunto total de datos (modelos descriptivos). En la segunda se construyeron modelos para predecir datos no registrados a partir de segmentos de la información obtenida (modelos predictivos). En todos los modelos las variables dependientes correspondieron a los atributos de la comunidad vegetal, mientras que las independientes fueron las métricas de superficie. Los

datos de todos los atributos del BTC se transformaron logarítmicamente (base natural) con el fin de homogeneizar los residuos de los datos.

Modelos descriptivos

Para cada atributo de la vegetación se ajustaron cuatro tipos de modelos (sin hacer distinciones entre métricas de primer o segundo orden), los cuales utilizaron como variables explicativas: (1) sólo una variable de la imagen, (2) dos variables, (3) dos variables con su interacción, y (4) tres variables. Utilizando las métricas de superficie extraídas de MS, para cada característica de la comunidad vegetal hubo en total 52 modelos posibles con una sola variable independiente, 2,652 que incluyeron dos métricas (1,326 sin interacción y 1,326 que sí la incluyeron), y 22,100, con tres variables independientes. Utilizando las métricas de superficie de PAN, para cada característica de la comunidad vegetal se ajustaron 13 modelos con una única variable independiente, 156 con dos de ellas (78 sin interacción y 78 con ésta), y 286 con tres variables.

La selección de los mejores modelos se basó en dos elementos: su coeficiente de determinación (R^2) y su valor del Criterio de Información de Akaike (AIC, siglas en inglés; Akaike, 1974). Con base en el coeficiente R^2 se eligió el mejor de los modelos que incorporaron un número igual de variables independientes. A su vez, el AIC permitió hacer comparaciones entre modelos que incorporaron distinto número de variables. Entre todos los modelos construidos para un mismo atributo del BTC se calculó el Δ AIC como la diferencia entre el modelo con menor valor de AIC (Δ AIC = 0) y los demás. Se utilizó como umbral una diferencia de AIC = 2 entre dos modelos para decidir si había diferencias entre ellos en su habilidad de describir los atributos de la vegetación.

Contraste contra modelos al azar

Debido al gran número de modelos posibles, se analizó si los modelos descriptivos obtenidos en la sección anterior tenían una R^2 más alta que la que se obtendría debido al azar. Para lograr esta comparación se aleatorizaron 1,000 veces las posiciones de los valores de los atributos de la vegetación y las métricas extraídas de la imagen. Para cada uno de estos conjuntos de datos aleatorizados se construyeron cuatro tipos de modelos nulos (siguiendo el mismo criterio que en la sección anterior), los cuales incorporaron como variables independientes: (1) sólo una variable de la imagen, (2) dos variables, (3) dos variables y su interacción, y (4) tres variables. Para cada aleatorización y tipo de modelo se seleccionó al que presentó el mayor valor de R^2 . De esta manera, se obtuvieron en total 1,000 datos de R^2 máxima por cada tipo de modelo, y a partir de éstos se construyó su correspondiente distribución empírica esperada al azar de R^2 máxima. De esta manera se determinó si los valores de R^2 de los mejores modelos descriptivos se ubicaban en el 5° percentil superior de la distribución de estos valores esperada al azar, lo cual permitió evaluar su significancia. Este procedimiento también esclareció las diferencias entre los valores de R^2 máximas de los modelos descriptivos que incluían distinto número de métricas de superficie y sus correspondientes modelos esperados al azar.

Una vez que se confirmó que los ajustes de los mejores modelos eran superiores los de los modelos nulos (*i.e.*, valores de R^2 significativamente más altos), se obtuvieron al final ocho modelos para describir los datos de cada atributo de la comunidad. De éstos, cuatro correspondieron a los modelos construidos con información de MS, y el resto a los construidos con la de la banda PAN. De esta manera se eligieron a los 64 modelos que describen mejor a las ocho variables de respuesta medidas en la comunidad vegetal.

Modelos predictivos

La segunda etapa de la modelación se llevó a cabo con la intención de analizar la capacidad de los modelos obtenidos en la etapa anterior para predecir los atributos de la comunidad. Para alcanzar esta meta se aplicó el procedimiento de validación cruzada conocido en inglés como *leave-two-out cross-validation*. Este procedimiento consiste en dejar dos datos fuera del análisis de manera iterativa para tratar de predecir los valores de esta pareja (datos de validación) mediante el ajuste del resto de los datos (datos de calibración). El poder predictivo de estos modelos se evaluó mediante el coeficiente de determinación modificado para la validación cruzada (R^2_{CV}). Este coeficiente permite comparar entre los modelos ajustados para distintos atributos de la comunidad vegetal y se calcula como:

$$R^2_{CV} = 1 - \frac{\frac{1}{d} \bar{S}\bar{S}}{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (y_i - \bar{y})^2}$$

En esta fórmula, N se refiere al número total de parcelas con las que se cuenta. La letra y corresponde a cada atributo de la comunidad vegetal, mientras que la letra i al número de parcela. La d equivale a 2, ya que se refiere al número de parcelas que se dejan fuera en el procedimiento de validación cruzada. $\bar{S}\bar{S}$ significa la suma de cuadrados promedio entre los datos reales y predichos del modelo. Esto equivale al promedio de las sumas de cuadrados de cada modelo posible dejando a dos parcelas fuera.

Sólo se construyeron modelos predictivos para los atributos que obtuvieron modelos descriptivos significativos, es decir para AB, AP, AP₁₀ y D. Además, no se construyeron todos los tipos de modelos predictivos (que incorporaron una, dos, dos y su interacción y tres métricas) para dichos atributos, sino que sólo los que incorporaron el mismo número de métricas que los modelos descriptivos significativos. Esto quiere decir que para el

atributo de D se construyeron todos los modelos predictivos posibles que incorporaron tanto el conjunto de métricas de MS como las de PAN. Para AP se construyeron todos los modelos predictivos posibles con las métricas de PAN, mientras que con las métricas de MS, se excluyó el modelo más complejo (tres métricas). En el caso de AB sólo se construyeron todos los modelos predictivos posibles, utilizando las métricas de MS. Por último, para AP₁₀, sólo se ajustó el modelo que incorporó una métrica de PAN. Los mejores modelos predictivos fueron los que presentaron los R^2_{CV} más altos.

III. Resultados

Atributos de la vegetación

El total de entidades taxonómicas de nivel de especie registradas en el estudio fue 137. La mayoría de ellas (108) fueron completamente identificadas hasta dicho nivel, es decir, de especie, mientras que 15 sólo fueron determinadas hasta género, 11 hasta familia y cinco más permanecieron reconocidas como morfoespecies, ya que no fue posible asignarles su pertenencia a nivel de familia. De todas maneras, de aquí en adelante se hará referencia a estas entidades taxonómicas como especies. Éstas representaron 45 familias, aunque debido a la adscripción familiar incierta de las morfoespecies, este número podría estar ligeramente subestimado. Algunas de las especies más comunes de acuerdo con el número de individuos registrados fueron *Pilosocereus collinsii* (141 individuos); *Apoplanesia paniculata* (128); *Handroanthus impetiginosus* (126); *Quadrella incana* (122); *Lysiloma* spp. (*L. divaricatum* y *L. microphyllum*; 106). Las familias más comunes por número de individuos fueron Fabaceae (500 individuos), Capparaceae (214), Sapindaceae (207), Cactaceae (194) y Euphorbiaceae (154 individuos).

El atributo de la vegetación más variable entre parcelas de acuerdo con su coeficiente de variación fue AB, seguido de D y AP₁₀, mientras que los menos variables fueron IS, H' y AP (Cuadro 6). Sin embargo, la variación de todos los atributos fue relativamente pequeña, ya que el CV más alto fue un poco más alto que 25 %. En términos generales, esto implica que los atributos del BTC son relativamente constantes en el espacio.

Cuadro 6. Estadísticos descriptivos de cada atributo de la vegetación evaluados en este estudio. $n = 32$ para altura promedio (AP), altura promedio de los 10 individuos más altos (AP₁₀), área basal (AB) y densidad de individuos (D); $n = 20$ para cobertura de las copas (CC), riqueza de especies rarificada a 51 individuos (S₅₁), índice de dominancia de Simpson (IS) e índice de Shannon calculado con $\ln(H')$. DE = desviación estándar; CV = coeficiente de variación.

Atributo de la comunidad	Media	DE	CV (%)
AP (m)	6.04	0.69	11.39
AP ₁₀ (m)	10.85	2.05	18.86
AB (m ² /ha)	32.49	8.14	25.06
D (ind./ha)	1701.80	397.51	23.36
CC (m ² /ha)	29135.78	4811.10	16.51
S ₅₁	21.17	3.26	15.49
IS	0.92	0.03	3.01
H'	2.91	0.26	9.01

Correlaciones entre métricas de superficie de la imagen

En general, las métricas extraídas de la misma banda estuvieron fuertemente correlacionadas entre sí (Apéndice 2 y 3). En particular, las tres métricas de contraste (CON, DIS, HOM), las dos de energía (SMA, ENT), así como las dos varianzas y las dos medias (primero y segundo orden) calculadas para una misma banda siempre estuvieron fuertemente correlacionadas entre sí dentro de cada uno de estos grupos ($r > |0.8|$). Otro patrón recurrente consistió en que hubo una fuerte correlación entre las métricas de textura de contraste y de energía, extraídas de una misma banda ($r > |0.66|$). Al comparar métricas extraídas de distintas bandas, se encontraron pocas correlaciones altas; entre las más importantes de éstas fueron las encontradas entre las métricas de NDVI y EVI, por un lado, y NIR y EVI, por otro (Apéndice 4).

Modelos descriptivos

En todos los modelos, los únicos que fueron significativamente mejores que los nulos fueron los construidos para describir AB, AP, D y AP₁₀ (Figura 2). En el caso de AP y D se obtuvieron modelos con ajustes mayores al esperado al azar utilizando las métricas extraídas de MS y de PAN. Por el contrario, para AB y AP₁₀, este resultado sólo se obtuvo para las métricas extraídas de MS y de PAN, respectivamente. Es importante destacar que el mejor modelo construido para describir AP y AP₁₀ fue el que incorporó las métricas de PAN, mientras que para los atributos D y AB, fue con el uso de las extraídas de MS.

Modelos que usan métricas de superficie de MS

Para los atributos AB y D, el modelo que incorporó tres variables de MS fue el mejor, de acuerdo con su AIC y su significancia (Cuadro 7). A pesar de que para AP, el modelo con menor AIC también fue el que incorporó tres métricas de MS, su ajuste no fue significativamente mejor que el de los modelos nulos. Esto dejó como candidatos a mejor modelo descriptivo de AP al de dos variables y al de dos variables con interacción, de acuerdo con su AIC, pero se seleccionó como mejor al que incorporó dos variables de MS debido a que tiene menos parámetros (Cuadro 7).

En los mejores modelos mencionados previamente se incorporaron por lo menos una métrica de la banda NIR, y en todos aparece una medida de contraste de la banda infrarroja (NIR_{DIS} o NIR_{HOM}). En dos de los tres modelos de AB y D, aparece una métrica de R y en otros dos, una métrica de EVI. El tipo de métricas más común en estos modelos significativos fueron las medidas de contraste (CON, DIS, HOM), seguidas de las métricas estadísticas de tono (var y med) y de la métrica de entropía de tono (ent).

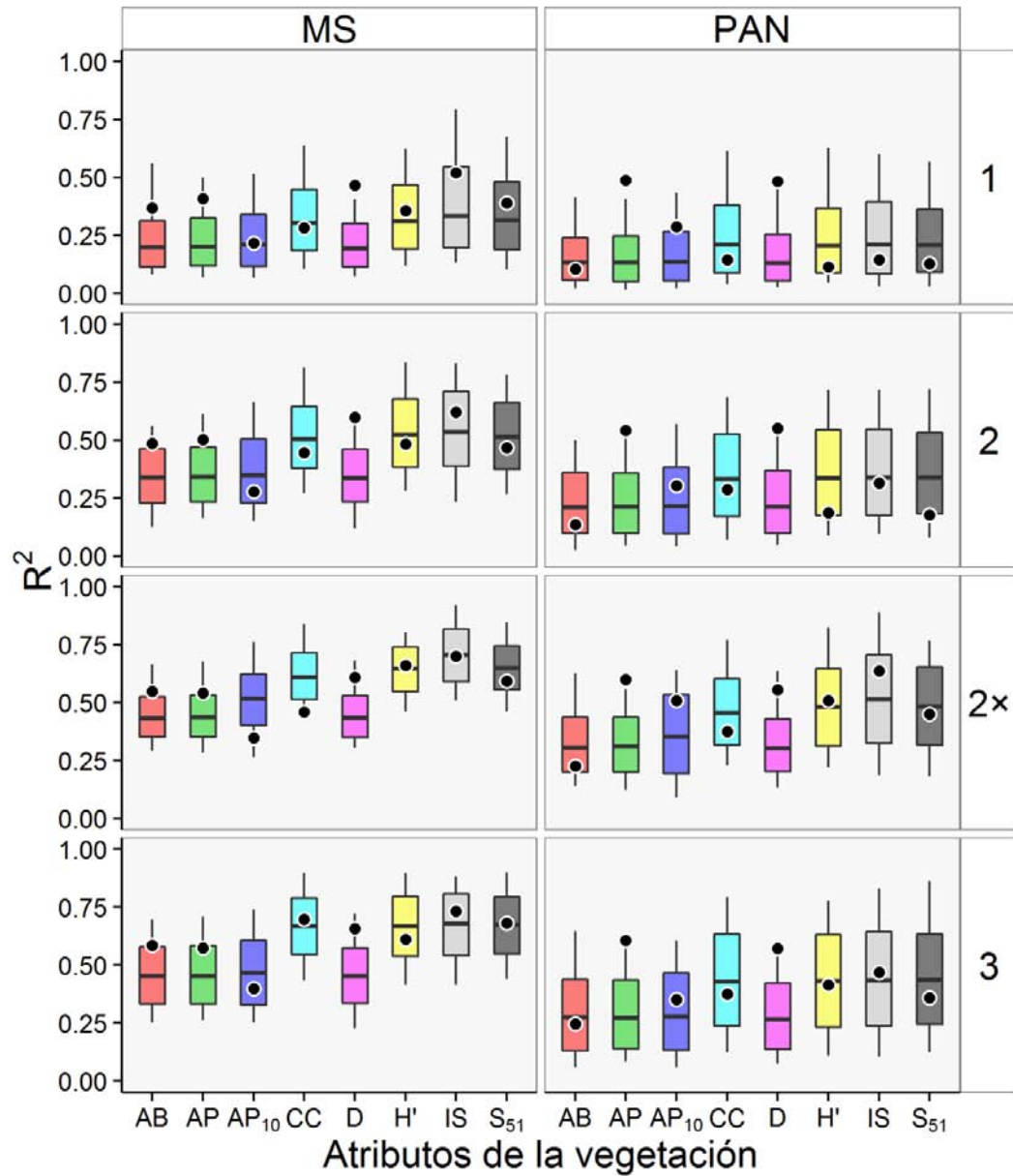


Figura 2. Comparación entre los ajustes (R^2) de los mejores modelos descriptivos y su correspondiente distribución de R^2 máxima esperada al azar (variables dependientes: atributos del BTC, variables independientes: métricas de MS o PAN). Cada punto señala el ajuste del mejor modelos descriptivo, las cajas representan el área donde se encuentra el 95 % de los valores de R^2 máximas calculadas al azar, mientras que las líneas muestran el intervalo total de datos de las R^2 obtenidas al azar. En el extremo superior de la gráfica se indican las bandas de las que se extrajeron las métricas incorporadas en cada modelo (MS y PAN) y en el extremo derecho el número de métricas integradas en ellos (una, dos, dos y su interacción (2 ×) y tres métricas).

Cuadro 7. Parámetros de los mejores modelos (mayor R^2) construidos para describir los atributos del BTC (variables dependientes) que incorporaron distinto número de métricas extraídas de MS (una, dos, dos y su interacción [$2 \times$] y tres métricas; variables independientes). Los datos de los atributos comunitarios se transformaron a logaritmo base natural. Las abreviaturas de las métricas se detallan en el Capítulo 2 (Métodos). Junto a cada métrica se señala el signo de su relación con el atributo de la vegetación y en negritas se resalta el modelo que se eligió como el mejor para describir cada atributo del BTC, con base en su Δ AIC y su valor de significancia (P).

Atributo	Tipo de modelo	Variables de la imagen			R^2	Δ AIC	P
AB	1	NDVI _{VAR} +			0.37	8.65	0.02
	2	NIR _{DIS} -	EVI _{var} +		0.48	4.44	0.02
	2 ×	NIR _{HOM} -	EVI _{var} -	× +	0.55	2.69	0.03
	3	NIR_{DIS} -	NIR_{ent} +	R_{var} +	0.58	0	0.04
AP	1	EVI _{med} +			0.41	5.62	< 0.01
	2	EVI_{med} +	NIR_{HOM} -		0.50	2.40	0.02
	2 ×	NDVI _{VAR} +	NIR _{HOM} -	× -	0.54	2.26	0.04
	3	NDVI _{COR} -	NIR _{HOM} -	NIR _{med} +	0.57	0	0.06
AP ₁₀	1	NIR _{DIS} +			0.22	3.67	0.39
	2	NIR _{DIS} +	NIR _{int} -		0.28	3.33	0.80
	2 ×	NIR _{var} +	EVI _{int} +	× -	0.35	2.56	0.99
	3	NIR _{HOM} -	R _{VAR} -	R _{int} +	0.40	0	0.77
CC	1	R _{COR} +			0.28	11.94	0.55
	2	R _{COR} +	R _{int} -		0.44	9.34	0.77
	2 ×	NIR _{CON} +	EVI _{ENT} +	× -	0.46	11.67	1.0
	3	R _{COR} +	R _{int} -	NDVI _{CON} +	0.70	0	0.32
D	1	NIR _{DIS} -			0.47	9.39	< 0.01
	2	NIR _{DIS} -	EVI _{CON} +		0.60	2.84	< 0.01
	2 ×	NIR _{DIS} -	EVI _{CON} +	× -	0.61	4.23	< 0.01
	3	NIR_{DIS} -	EVI_{DIS} +	R_{DIS} -	0.66	0	< 0.01
H'	1	NIR _{ses} -			0.36	7.38	0.26
	2	NIR _{ses} -	EVI _{ses} +		0.48	5.53	0.64

Atributo	Tipo de modelo	Variables de la imagen			R^2	ΔAIC	P
BTC	2 ×	NDVI _{med} +	NIR _{VAR} −	× −	0.66	0	0.41
	3	NIR _{ses} −	NDVI _{HOM} −	R _{COR} −	0.61	2.68	0.77
	IS	1	NIR _{ses} −		0.52	6.25	0.06
IS	2	NIR _{ses} −	R _{COR} −		0.62	4.05	0.18
	2 ×	NIR _{ses} −	NIR _{MED} −	× +	0.70	2.18	0.53
	3	NIR _{ses} −	R _{CON} +	R _{int} −	0.73	0	0.27
S ₅₁	1	NIR _{ses} −			0.39	7.57	0.19
	2	NIR _{ses} −	EVI _{ses} +		0.47	7.37	0.69
	2 ×	NIR _{var} −	NDVI _{med} −	× +	0.59	4.81	0.81
	3	NIR _{ses} −	NDVI _{ent} +	EVI _{ent} −	0.68	0	0.47

Modelos utilizando las métricas de superficie de PAN

Para AP, dos modelos fueron igualmente buenos: el que incorporó dos métricas de PAN con su interacción y el que incorporó tres variables (Cuadro 8). En el caso de D, los modelos de dos métricas de PAN con y sin interacción, y el que incorporó tres variables fueron igualmente buenos de acuerdo con el valor de ΔAIC . En ambos casos (*i.e.*, AP y D) se eligió como mejor modelo el que incorporó menos parámetros, ya que para AP fue el que incorporó dos métricas con interacción, mientras que para D, correspondió al de dos métricas (Cuadro 8). Para AP₁₀ el único modelo que fue significativamente mejor que los nulos fue el que incorporó una variable de la imagen.

En los mejores modelos para describir AP y AP₁₀ quedó incorporada una o las dos métricas estadísticas de tono, es decir, PAN_{var} (AP y AP₁₀) y PAN_{med} (AP), mientras que para el atributo D quedaron incorporadas dos métricas de energía, una de tono (PAN_{ent}) y otra de textura (PAN_{SMA}).

Cuadro 8. Parámetros de los mejores modelos (mayor R^2) construidos para describir los atributos del BTC (variables dependientes) que incorporaron distinto número de métricas extraídas de PAN (una, dos, dos y su interacción [$2 \times$] y tres métricas; variables independientes). Los datos de los atributos comunitarios se transformaron a logaritmo base natural. Las abreviaturas de las métricas se detallan en el Capítulo 2 (Métodos). Junto a cada métrica se señala el signo de su relación con el atributo de la vegetación y en negritas se resalta el modelo que se eligió como el mejor para describir cada atributo del BTC, con base en su Δ AIC y su valor de significancia (p).

Atributo BTC	Tipo de modelo	Variables de la imagen	R^2	Δ AIC	P
AB	1	PAN _{CON} -	0.10	0.76	0.62
	2	PAN _{VAR} - PAN _{COR} +	0.14	1.91	0.81
	2 ×	PAN _{CON} - PAN _{SMA} + × -	0.22	0.44	0.88
	3	PAN _{HOM} - PAN _{ENT} - PAN _{COR} +	0.22	0	0.58
AP	1	PAN _{ent} +	0.49	3.53	< 0.01
	2	PAN _{var} + PAN _{med} +	0.54	2.33	< 0.01
	2 ×	PAN_{var} + PAN_{med} + × -	0.60	0.01	< 0.01
	3	PAN _{var} + PAN _{med} + PAN _{COR} -	0.60	0	< 0.01
AP ₁₀	1	PAN_{var} +	0.29	7.54	0.03
	2	PAN _{var} + PAN _{COR} -	0.30	9.05	0.16
	2 ×	PAN _{var} + PAN _{ses} - × -	0.51	0	0.09
	3	PAN _{var} + PAN _{VAR} - PAN _{CON} +	0.35	9.31	0.23
CC	1	PAN _{MED} +	0.14	0.90	0.74
	2	PAN _{MED} + PAN _{ses} +	0.26	0.35	0.68
	2 ×	PAN _{DIS} + PAN _{HOM} + × -	0.37	0	0.84
	3	PAN _{VAR} + PAN _{HOM} - PAN _{ENT} -	0.37	0.01	0.66
D	1	PAN _{ent} -	0.48	2.28	< 0.01
	2	PAN_{ent} - PAN_{SMA} -	0.55	0	< 0.01
	2 ×	PAN _{ent} - PAN _{ses} + × +	0.55	1.78	< 0.01
	3	PAN _{ent} - PAN _{ses} + PAN _{int} -	0.57	1.00	< 0.01
H'	1	PAN _{med} -	0.11	6.40	0.86

Atributo	Tipo de modelo	Variables de la imagen			R^2	Δ AIC	P
BTC	2	PAN _{med} -	PAN _{ses} -		0.21	6.67	0.85
	2 ×	PAN _{ent} +	PAN _{COR} +	× -	0.51	0	0.37
	3	PAN _{med} -	PAN _{ent} +	PAN _{var} -	0.42	3.45	0.53
IS	1	PAN _{ent} +			0.14	11.79	0.73
	2	PAN _{ent} +	PAN _{ses} -		0.33	9.39	0.53
	2 ×	PAN _{ent} +	PAN _{COR} +	× -	0.64	0	0.16
	3	PAN _{ent} +	PAN _{var} -	PAN _{med} -	0.47	7.63	0.37
S ₅₁	1	PAN _{ses} -			0.13	3.85	0.81
	2	PAN _{ses} -	PAN _{ent} +		0.24	3.52	0.79
	2 ×	PAN _{COR} +	PAN _{ent} +	× -	0.45	0	0.61
	3	PAN _{int} -	PAN _{ent} +	PAN _{var} -	0.36	3.08	0.72

Modelos predictivos

Sólo se construyeron los modelos predictivos cuyos modelos descriptivos resultaron significativos, de acuerdo con lo planteado en la sección de Métodos (MS, Cuadro 9; PAN, Cuadro 10).

Cuadro 9. Parámetros de los mejores modelos (mayor R^2) construidos para predecir los atributos del BTC (variables dependientes), que incorporaron distinto número de métricas extraídas de MS (una, dos, dos y su interacción [2 ×] y tres métricas; variables independientes) cuyos respectivos modelos descriptivos tuvieron un ajuste mayor al esperado al azar. Los datos de los atributos comunitarios se transformaron a logaritmo base natural. Las abreviaturas de las métricas se detallan en el Capítulo 2 (Métodos). Se señala junto a cada métrica de la imagen el signo de su relación con el atributo de la vegetación, y en negritas se resalta el modelo predictivo equivalente al que se eligió como el mejor modelo descriptivo para cada atributo del BTC.

Atributo del BTC	Tipo de Modelo	Variables de la imagen			R^2_{CV}
AB	1	NDVI _{var} +			0.32
	2	NDVI _{var} + NIR _{COR} +			0.39
	2 ×	NIR _{HOM} - EVI _{var} - × +			0.41
	3	NIR_{DIS} - NIR_{ent} + R_{var} +			0.46
AP	1	EVI _{med} +			0.35
	2	NDVI_{med} + R_{ses} -			0.41
	2 ×	NDVI _{var} + NIR _{HOM} - × -			0.43
D	1	NIR _{DIS} -			0.39
	2	NIR _{DIS} - EVI _{CON} +			0.49
	2 ×	NIR _{MED} - NIR _{SMA} - × +			0.47
	3	NIR_{DIS} - EVI_{DIS} + R_{DIS} -			0.52

Cuadro 10. Parámetros de los mejores modelos (mayor R^2) construidos para predecir los atributos del BTC (variables dependientes), que incorporaron distinto número de métricas extraídas de PAN (una, dos, dos y su interacción [2 ×] y tres métricas; variables independientes) cuyos respectivos modelos descriptivos tuvieron un ajuste mayor al esperado al azar. Los datos de los atributos comunitarios se transformaron a logaritmo base natural. Las abreviaturas de las métricas se detallan en el Capítulo 2 (Métodos). Junto a cada métrica se señala el signo de su relación con el atributo de la vegetación, y en negritas se resalta el modelo predictivo equivalente al que se eligió como el mejor modelo descriptivo para cada atributo del BTC.

Atributo del BTC	Tipo de Modelo	Variables de la imagen			R^2_{CV}
AP	1	PAN _{ent} +			0.41
	2	PAN _{ent} +	PAN _{COR} –		0.42
	2 ×	PAN_{var} +	PAN_{med} +	× –	0.44
	3	PAN _{var} +	PAN _{med} +	PAN _{COR} –	0.48
AP ₁₀	1	PAN_{var} +			0.06
D	1	PAN _{ent} –			0.40
	2	PAN_{ent} –	PAN_{ses} +		0.48
	2 ×	PAN _{ent} –	PAN _{ses} +	× +	0.44
	3	PAN _{ent} –	PAN _{ses} +	PAN _{int} –	0.47

Comparación entre los modelos descriptivos y predictivos

Debido a que los modelos predictivos se calcularon mediante el procedimiento de validación cruzada, los valores de su ajuste (R^2_{CV}) no son directamente comparables con los valores de R^2 obtenidos para los modelos descriptivos. Los valores del R^2_{CV} siempre son menores a los de su contraparte descriptiva (R^2), incluso en los casos en los que se trataba del mismo modelo, es decir, que incorporaban las mismas métricas de la imagen (modelos descriptivos: Cuadros 7 y 8, modelos predictivos: Cuadros 9 y 10; mejores modelos

significativos para AP y D: Figura 3, para AB y AP₁₀: Figura 4). En la mayoría de los modelos elegidos como mejores descriptivos, sus correspondientes mejores modelos predictivos incorporaron las mismas métricas de la imagen, y aunque sus coeficientes no fueron iguales, sí fueron muy similares (Apéndice 1). Una excepción a esto se presentó en los modelos construidos para D utilizando las métricas de PAN, y para AP utilizando las métricas de MS, donde las métricas incorporadas en los mejores modelos fueron distintas (Cuadros 7 y 8, Cuadros 9 y 10). En general, dentro de los mejores modelos descriptivos y predictivos se observaron relaciones tanto negativas como positivas entre las métricas de MS y PAN y los atributos del BTC (Cuadro 11).

Cuadro 11. Para cada atributo del BTC (con modelos significativos), se presentan las métricas incorporadas en los mejores modelos descriptivos y predictivos, que utilizaron las métricas de tono y textura de MS (R, NIR, EVI, NDVI) y PAN. El mejor modelo descriptivo fue el que presentó menor AIC y R^2 significativamente mayores a lo esperado al azar, mientras que el mejor modelo predictivo correspondió al que incorporó el mismo número de métricas que el mejor descriptivo. Las variables dependientes correspondieron a los atributos del BTC, mientras que las variables independientes fueron las métricas de MS o PAN). El símbolo \times denota la interacción entre las métricas indicadas, mientras que el signo $-$ significa que no se obtuvo un modelo significativo para el correspondiente atributo e incorporando las métricas indicadas. Las letras d y p denotan que dicha métrica se incorporó en el mejor modelo descriptivo y predictivo, respectivamente.

Atributo del BTC	MS		PAN	
	Coeficiente		Coeficiente	
	positivo	negativo	positivo	negativo
AB	$NIR_{ent}^{dp}, R_{var}^{dp}$	NIR_{DIS}^{dp}	–	–
AP	$EVI_{med}^d,$ $NDVI_{med}^p$	NIR_{HOM}^d, R_{ses}^p	$PAN_{var}^{dp},$ PAN_{med}^{dp}	$PAN_{var}^{dp} \times PAN_{med}^{dp}$
AP ₁₀	–	–	PAN_{var}^{dp}	–
D	EVI_{DIS}^{dp}	$NIR_{DIS}^{dp}, R_{DIS}^{dp}$	PAN_{ses}^p	$PAN_{ent}^{dp}, PAN_{SMA}^d$

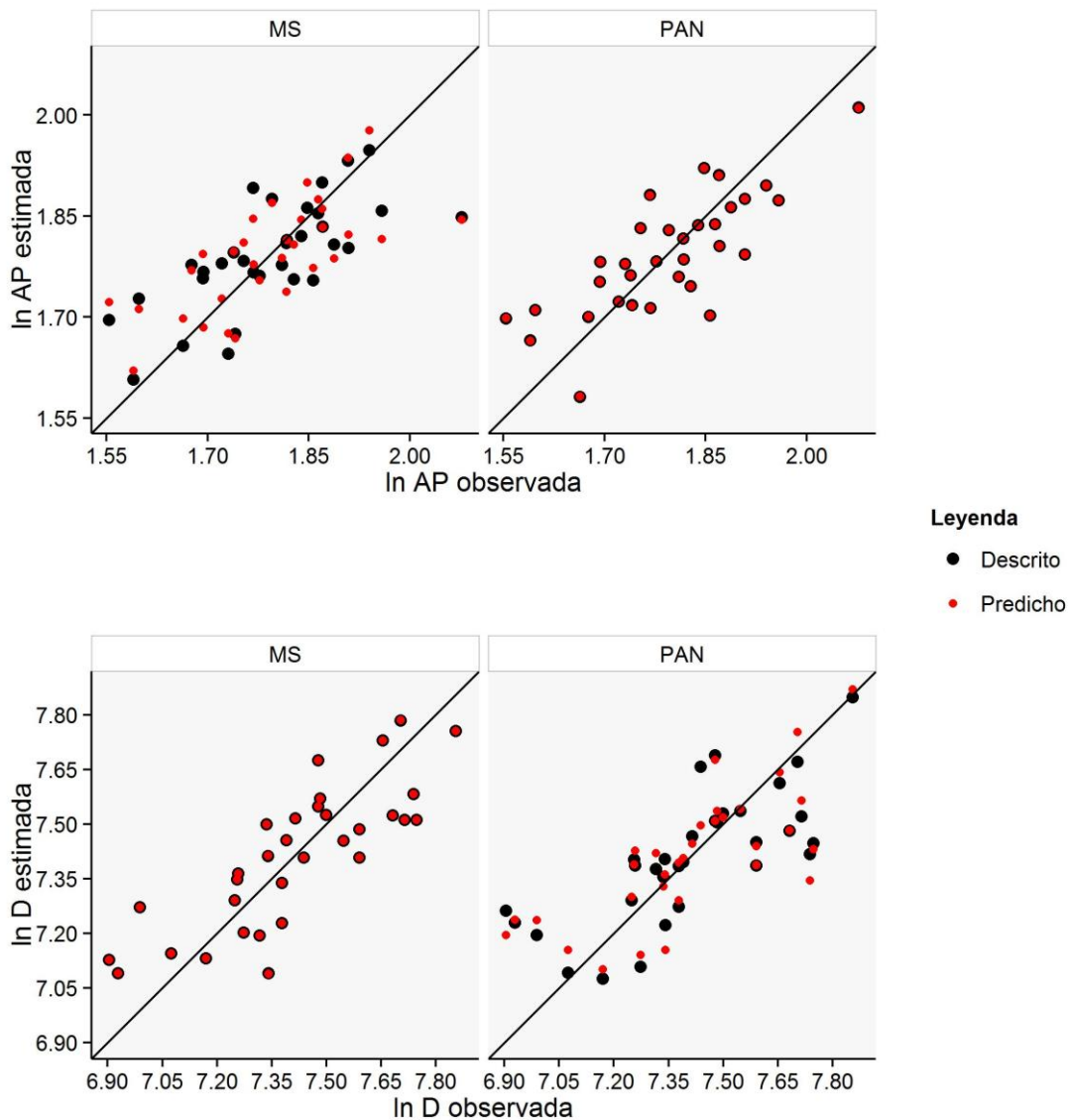


Figura 3. Comparación entre los valores observados contra los estimados por los mejores modelos descriptivos y predictivos (variables dependientes: atributos del BTC, variables independientes: métricas de MS o PAN), para los atributos de AP (altura promedio) y D (densidad). Todos los valores se transformaron logarítmicamente (ln). Ambos atributos obtuvieron modelos significativos utilizando las métricas de MS y las de PAN. Para AP el modelo con mayor ajuste de ambos tipos de modelos fue el que incorporó dos métricas de PAN y su interacción, mientras que para D, éste fue el caso con el que incorporó tres métricas de MS. En los modelos donde el mejor modelo descriptivo incorporó métricas no incorporadas en el mejor predictivo, los valores estimados por ambos tipos de modelos no coinciden (AP con métricas de MS y D con métricas de PAN).

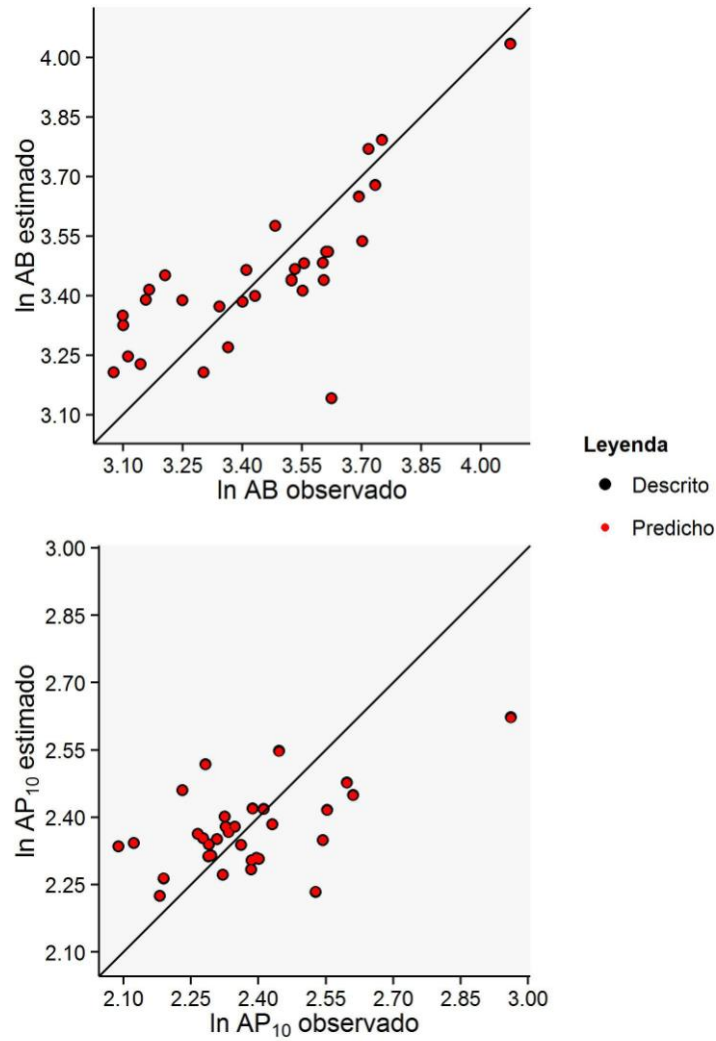


Figura 4. Comparación entre los valores observados contra los estimados por los mejores modelos descriptivos y predictivos (variables dependientes: atributos del BTC, variables independientes: métricas de MS o PAN), para los atributos de AB (área basal) y AP₁₀ (altura promedio de los diez individuos más altos). Todos los valores se transformaron logarítmicamente (ln). Estos dos atributos sólo obtuvieron modelos significativos al utilizar un solo conjunto de métricas extraídas de la imagen (MS para AB y PAN para AP₁₀).

IV. Discusión

¿Es posible modelar los atributos del BTC maduro a partir de imágenes de satélite?

En la búsqueda de herramientas que permitan estimar con rapidez la variación continua de los atributos de los bosques del planeta, el uso de métricas extraídas de imágenes de satélite ha permitido obtener buenos resultados en distintas comunidades vegetales. Actualmente se está poniendo especial énfasis en estudiar con estas técnicas a los bosques tropicales, debido a su alta riqueza de especies y la gran cantidad de biomasa presente en ellos. Sin embargo, se cree que su complejidad hace que sus atributos de estructura y diversidad sean más difíciles de modelar que los de otros sistemas más sencillos (Nagendra, 2001; Lu, 2005, 2006; Proisy *et al.*, 2007; Gillespie *et al.*, 2008; Nagendra *et al.*, 2010). A pesar de que algunos esfuerzos iniciales han tenido resultados relativamente buenos en bosques tropicales, se ha observado que la exactitud para modelar los atributos de bosques primarios es en general menor que la encontrada en bosques que incluyan un gradiente sucesional (Couteron *et al.*, 2005; Lu, 2005; Proisy *et al.*, 2007; Eckert, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). Esto coincide con los hallazgos de esta tesis, ya que se encontró que el uso de las métricas de tono y textura extraídas de una imagen satelital: (1) sí permiten modelar con una exactitud moderadamente alta algunos de los atributos de un BTC primario, y (2) los atributos del BTC maduro (este trabajo) resultaron ser menos modelables en número y exactitud que los del BTC secundario (Gallardo-Cruz *et al.*, 2012).

Atributos con potencial de ser modelados a partir de métricas de tono y textura

Sin duda, una de las aportaciones más valiosas de este estudio fue la posibilidad de modelar el área basal (AB) de un BTC mediante este método, ya que esta variable guarda una relación muy estrecha con la biomasa del sistema (Brown, 2002; Chave *et al.*, 2005). A su vez, la biomasa es un atributo que ha adquirido mucho interés en el contexto actual de cambio climático, ya que su cuantificación permite estimar cuánto carbono está almacenado en los bosques (Lu, 2006; Zheng *et al.*, 2007; Putz *et al.*, 2008; Maselli *et al.*, 2009; Bijalwan *et al.*, 2010; Barbosa *et al.*, 2014). Además, el AB también puede utilizarse como un indicador del grado de conservación o de recuperación de un bosque (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

En general, el AB, junto con otros indicadores indirectos equivalentes de la biomasa (o la biomasa misma), son atributos que han podido ser bien modelados en sistemas de vegetación secundaria (Proisy *et al.*, 2007; Ozdemir y Karnieli, 2011; Sarker y Nichol, 2011; Beguet *et al.*, 2012; Eckert, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Ploton *et al.*, 2012; Barbosa *et al.*, 2014), aunque no siempre es el caso (Kayitakire *et al.*, 2006). En fuerte contraste, numerosos estudios han mostrado que la biomasa o indicadores indirectos de ésta son atributos generalmente mal modelados en bosques maduros (Couteron *et al.*, 2005; Lu y Batistella, 2005; Gillespie *et al.*, 2006), e incluso cuando se han reportado ajustes altos para modelarlos, siempre presentan un valor menor al del bosque secundario (Eckert, 2012).

Una consideración importante sobre los resultados de AB obtenidos en esta tesis es que éstos incluyen las aportaciones de lianas y cactus, dos conjuntos de plantas que ameritan una reflexión aparte. Las lianas son plantas que suelen tener densidades bajas de

madera, lo cual puede provocar una sobreestimación en la cantidad de biomasa, calculada mediante formulas generales a partir del AB, para los bosques donde son frecuentes (Addo-Fordjour y Rahmad, 2013). A pesar de ello, en el presente estudio, las plantas con esta forma de crecimiento no fueron tan abundantes ($n = 28$) debido a la regla de inclusión utilizada en el muestreo (individuos con $DAP \geq 5$ cm), por lo cual no sería esperable que pudieran sesgar las estimaciones de biomasa a partir del AB.

Por otro lado, el grupo de las cactáceas incluye especies cuyos individuos pueden contener gran cantidad de agua almacenada en sus tallos. Por lo tanto, es razonable considerarlas como especies con cantidades bajas de carbono almacenado en sus tallos en comparación con otras especies leñosas propias del BTC maduro (Huang *et al.*, 2007; Búrquez *et al.*, 2010). Los pocos estudios que han relacionado la biomasa con otros atributos estructurales de los cactos reportan una densidad de madera similar entre cactos y euforbiáceas, ya que ambos grupos de plantas presentan altos contenidos de agua en sus tallos (Sampaio y Silva, 2005). A diferencia de las lianas, las cactáceas fueron muy abundantes en el muestreo ($n = 476$), y de hecho la especie más abundante fue *Pilosocereus collinsii*. Por lo tanto, si se desea calcular de forma más precisa la biomasa a partir del AB de la comunidad, se debería considerar el cálculo particular de los cactos y de otras especies pertenecientes a familias con bajos valores de densidad de madera como Euphorbiaceae (también abundantes en el sitio de estudio), Burseraceae, Cochlospermaceae y Caricaceae, para evitar sobrestimar la biomasa del BTC maduro.

Otro resultado de gran relevancia de este estudio fue la posibilidad de modelar la altura promedio (AP) del BTC maduro a partir de métricas de una imagen satelital. Junto con el AB, la AP permite hacer estimaciones de biomasa más precisas y por lo tanto lleva a

una mejor cuantificación del carbono secuestrado en un bosque (Chave *et al.*, 2005; Eckert, 2012). Además, la AP es un atributo estructural que junto con el AB podría utilizarse para identificar zonas con un buen grado de conservación. Por otra parte, una estimación precisa de la AP de una comunidad vegetal permite hacer evaluaciones más adecuadas de las propiedades de la aspereza aerodinámica de la superficie y los intercambios concomitantes de energía y agua, los cuales constituyen información muy útil en estudios hidrometeorológicos (Sprintsin *et al.*, 2013). En términos generales, la AP se ha podido modelar mediante algunas métricas extraídas de imágenes satelitales en sistemas secundarios (Hyypa *et al.*, 2000; Kayitakire *et al.*, 2006; Beguet *et al.*, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Sprintsin *et al.*, 2013). En otros bosques tropicales maduros se han encontrado resultados similares, aunque un poco menores, a los de esta tesis (bosque tropical húmedo: $R^2 = 0.57$, Coutron *et al.*, 2005; BTC: $r = -0.45$, Gillespie *et al.*, 2006).

Asimismo, la AP (y en algunos casos también el AB) han sido modelados con alta exactitud a partir de variables extraídas de una percepción remota activa (p.ej., LiDAR; Lefsky *et al.*, 1999, 2002; Means *et al.*, 2000). Sin embargo, esta información requiere de un gasto monetario mucho más elevado que el necesario para obtener una imagen multiespectral que abarque la misma extensión de terreno (Lu, 2006; Asner *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2010; Proisy *et al.*, 2011; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2014). Por ello, la posibilidad de modelar la AP a partir de las métricas de una imagen multiespectral es de suma importancia, ya que ofrecen una opción más económica y disponible, debido a la enorme ausencia de datos de LiDAR para muchos bosques de México y del mundo.

Los modelos desarrollados para la D fueron los que presentaron los ajustes más altos en este estudio. Específicamente, el conocer la D tiene especial importancia para

estudios enfocados en la modelación de la evapotranspiración en una comunidad vegetal (Torio, 2007), así como para estudios interesados en fenómenos denso-dependientes como la competencia o la herbivoría (Oliver *et al.*, 1996).

En bosques sucesionales, la D suele ser un atributo que se puede modelar bien (Hyypä *et al.*, 2000; Kayitakire *et al.*, 2006; Beguet *et al.*, 2012; Ploton *et al.*, 2012), aunque existen también excepciones al respecto (Ozdemir y Karnieli, 2011; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). El resultado de esta tesis es coincidente con varios trabajos realizados en bosques maduros, ya que D suele ser bien modelado en estos bosques (Couteron *et al.*, 2005; Gillespie *et al.*, 2006).

Un punto importante que debe tomarse en cuenta es que entre los atributos que sí fueron modelables mediante las métricas de tono y textura de una imagen multiespectral, se encontraron diferencias importantes en términos de su potencial para ser modelados, a juzgar por la variación en los valores de R^2 , tanto de los modelos descriptivos como de los predictivos. Específicamente, este potencial es relativamente alto para tres atributos (D: $R^2 = 0.66$ y $R^2_{CV} = 0.52$; AP: $R^2 = 0.60$ y $R^2_{CV} = 0.44$; AB: $R^2 = 0.58$ y $R^2_{CV} = 0.46$), mientras que los resultados fueron mucho más pobres para el caso de AP₁₀ ($R^2 = 0.29$ y $R^2_{CV} = 0.06$). La exactitud de los modelos de los tres primeros atributos se encuentran dentro, o un poco debajo, del intervalo de valores reportados recientemente para atributos estructurales en bosques maduros, pero siempre por debajo de los reportados para bosques secundarios (Gillespie, 2005; Kayitakire *et al.*, 2006; Kalacska *et al.*, 2007; Beguet *et al.*, 2012; Eckert, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Ploton *et al.*, 2012). En síntesis, a pesar de estas diferencias, cabe enfatizar el hecho de que en esta tesis se obtuvieron los ajustes más altos reportados hasta ahora para describir estos tres atributos (AB, AP y D) de un BTC maduro

a partir de alguna técnica de percepción remota.

¿Por qué hay atributos que no son modelables con esta técnica?

Entre los atributos de la comunidad que resultaron no ser modelables en este estudio, llama la atención el caso de la cobertura de las copas (CC), ya que éste fue el único atributo estructural no modelable a partir de las métricas de la imagen (Cuadros 7 y 8). En principio, parecería que la CC se debería poder modelar bien a partir de la percepción remota porque guarda una relación muy cercana con la superficie del dosel. Sin embargo, la imposibilidad de modelarla puede deberse a que: (1) realmente la señal captada por el sensor remoto tiene que ver más con una superficie continua y no tanto con los tamaños de las copas de cada árbol, o (2) las copas de algunos individuos (especialmente los que se encuentran en las orillas de las parcelas) rebasan los límites de la parcela y por ende también los de la ventana de análisis de la imagen, por lo cual el método empleado no es capaz de registrarlas en su totalidad. En realidad, ha habido pocos intentos de cuantificar la CC a partir de la percepción remota; sin embargo, en contraste con este estudio, los resultados de los trabajos en los que esto sí se ha hecho suelen indicar que es un atributo con potencial para ser modelado de esta manera (Barbier *et al.*, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). Por lo tanto, este resultado sugiere que el atributo CC no se puede modelar en el contexto del BTC maduro mediante esta técnica.

El otro conjunto de atributos comunitarios importantes que no pudieron ser modelados con este enfoque metodológico fueron los de diversidad. Este resultado es inesperado ya que en estudios previos estos atributos han sido modelados con éxito a partir de alguna técnica de percepción remota aunque con ajustes variables, desde algunos

relativamente altos (Levin *et al.*, 2007; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012), hasta otros francamente bajos (Feeley *et al.*, 2005; Gillespie, 2005; Foody y Cutler, 2006; Gillespie *et al.*, 2008; Nagendra *et al.*, 2010; Hall *et al.*, 2012; Rocchini *et al.*, 2014). No obstante, cabe enfatizar que en los estudios donde los atributos de diversidad fueron modelables no se registraron valores tan altos como los reportados para algunos atributos estructurales. En el caso particular del BTC maduro la capacidad para modelar la riqueza de especies ha sido baja (Gillespie, 2005), no así en el bosque secundario (Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012; pero véase Nagendra *et al.*, 2010 para algunas excepciones).

A pesar de que los modelos creados para estimar los atributos de diversidad no fueron significativos, en el caso del índice de diversidad de Simpson (*IS*), el modelo descriptivo más sencillo utilizando las métricas de MS obtuvo un ajuste casi significativamente mejor que el de los nulos ($P = 0.06$). Esto sugiere que a pesar de su falta de significancia, no se puede descartar de manera definitiva la posibilidad de obtener en el futuro modelos con un mejor ajuste, aunque las investigaciones sobre este punto seguramente enfrentarán dificultades técnicas. Por ejemplo, la identificación de especies utilizando métricas extraídas de imágenes VHR hasta el día de hoy ha sido imposible debido a dos razones: (1) la resolución espectral de las imágenes VHR (*i.e.*, 4–8 bandas) no suele ser tan alta como para registrar las diferencias de reflectancia entre distintas especies, y (2) cada pixel de una imagen satelital incorpora la señal lumínica de todos los estratos del dosel e inclusive parte del suelo, por lo cual resulta imposible obtener sólo la señal lumínica de un individuo (Nagendra, 2001; Pons y de Jong-van Berkel, 2004; Clark y Roberts, 2012). Por esta razón se suele utilizar alguna medida de la productividad del sistema, como

el NDVI, como *proxy* de la riqueza de especies, y la heterogeneidad de esta señal como *proxy* de la diversidad (Gould, 2000; Hall *et al.*, 2012; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012; Viedma *et al.*, 2012; López-Martínez *et al.*, 2013).

Hay razones que hacen sospechar que las relaciones entre las métricas de la imagen y los atributos de diversidad no son tan directas como las que existen entre éstas y los atributos estructurales. Esto podría deberse en parte a que existen ciertos supuestos detrás de las relaciones donde están involucrados los atributos de diversidad que pueden vulnerar en mayor o menor grado su validez. Por ejemplo, para la posible relación directa entre la riqueza de especies y la productividad (medida mediante un índice de vegetación), el supuesto subyacente es que un mayor número de especies podrán coexistir en sitios con mayor productividad primaria (O'Brien, 1998; Gaston, 2000; Mittelbach *et al.*, 2001; Fairbanks y McGwire, 2004; Evans *et al.*, 2005). Sin embargo, este patrón no es evidente en todos los sistemas y depende de la escala de estudio y de algunas condiciones ambientales (Waide *et al.*, 1999; Venterink *et al.*, 2003; Šímová *et al.*, 2013). Además, no se sabe con certeza si este patrón se mantiene para un subgrupo de la comunidad, como es el caso de esta tesis (estrato arbóreo con $DAP \geq 5$ cm).

En el caso de los atributos de diversidad de la comunidad, las variables utilizadas como explicativas con frecuencia corresponden a métricas de heterogeneidad espectral de una banda o índice de vegetación. En este caso, el supuesto detrás de esta relación es que existe una correspondencia entre la diversidad de microhábitats (medida a través de métricas de heterogeneidad o textura de alguna banda o índice de vegetación) y la diversidad de especies presente en un sistema (Gould, 2000). Nuevamente, en el presente estudio esta relación potencial no fue detectada, quizá debido a que la medida de

heterogeneidad de microhábitats corresponde a una escala más pequeña que a la que posiblemente respondan los individuos incluidos en las muestras de vegetación (árboles y lianas con $DAP \geq 5$ cm). Esta posibilidad deberá ser analizada en el futuro; sin embargo, en varios trabajos se discute el posible efecto negativo de una falta de correspondencia entre el tamaño de los píxeles y las copas de las plantas (tanto en exceso como en déficit) sobre la fuerza de la relación entre las métricas extraídas de una imagen satelital y los atributos de la vegetación (Meyer *et al.*, 1996; Nagendra y Rocchini, 2008; Nagendra *et al.*, 2010).

Comparación de las métricas de los modelos: PAN vs MS

Un punto relevante en términos del potencial de modelación de los atributos de la comunidad está relacionado con la disyuntiva en el uso de métricas extraídas de diferentes bandas de las imágenes. En este estudio se usaron básicamente dos conjuntos de bandas, el de PAN, cuyos píxeles tienen una resolución de 0.5 m, y el de MS (bandas del rojo, infrarrojo y los índices EVI y NDVI), con resolución de 2 m en sus píxeles. Pocos estudios han utilizado ambos conjuntos de bandas y por ello resulta interesante que el potencial de modelación de algunos atributos de la comunidad dependieran en cierta medida del tipo de banda, mientras que en otros no.

Para los atributos de AB y AP_{10} sólo se obtuvieron modelos significativos utilizando un solo conjunto de bandas. Es decir, AB únicamente fue modelable con el uso las métricas extraídas de MS mientras que para AP_{10} se obtuvo un solo modelo significativo utilizando las métricas de PAN. Debido al ajuste tan bajo de los modelos descriptivos de AP_{10} , no se profundizará en su potencial de modelación. Es probable que la modelación del AB dependa fuertemente de la señal que capta la banda NIR y R (o índices de vegetación

calculados a partir de estas dos bandas), como lo han confirmado los resultados de varios estudios que utilizan métricas espectrales y de textura extraídas mediante GLCM (Lu y Batistella, 2005; Kayitakire *et al.*, 2006; Kalacska *et al.*, 2007; Ozdemir y Karnieli, 2011; Sarker y Nichol, 2011; Beguet *et al.*, 2012; Eckert, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012; Viedma *et al.*, 2012). A diferencia de este trabajo, muchas de las investigaciones mencionadas no analizan simultáneamente el potencial de las métricas extraídas de PAN para modelar el AB. En contraste, los estudios que sí lo han hecho sorprendentemente han encontrado capacidades similares para modelar el AB a partir de métricas de textura de PAN y MS (Proisy *et al.*, 2007; Beguet *et al.*, 2012). La obtención de resultados que difieren tanto de los de este trabajo podría tener su causa en las características de la comunidad vegetal estudiada (bosque de pino marítimo; Beguet *et al.*, [2012]) o el tipo de imagen utilizado, o inclusive en el método de textura utilizado (FOTO; Proisy *et al.*, [2007]). Sin embargo, se requieren de más estudios que permitan conocer cuál es el mecanismo que explique esto.

Al diferencia de los modelos obtenidos para los atributos AB y AP₁₀, en el caso de AP y D se encontró que tanto las métricas extraídas de MS como las métricas de PAN permitieron describir y predecir con un ajuste similar dichos atributos ($\Delta R^2 \leq 0.1$; $\Delta R^2_{CV} \leq 0.04$; Cuadros 7, 8, 9 y 10). Esta similitud en la capacidad para modelar los atributos de un bosque a partir de las métricas extraídas de las bandas pancromática y las de color ya ha sido reportado para los atributos de AP y D de un bosque sucesional (Beguet *et al.*, 2012). Sin embargo, todavía se desconoce la razón de que ambos tipos de métricas, a pesar de diferir en su resolución espacial y espectral, presentan capacidades similares para modelar algunos de los atributos de la vegetación (*i.e.*, AP y D).

La similitud para modelar AP y D por parte de las métricas de PAN y MS, a pesar su diferencia en resolución espacial, podría deberse a que ambos tamaños de pixel son menores que el tamaño promedio de las copas del BTC maduro (cobertura promedio = 9.68 m², mientras que los tamaños de pixeles corresponden a 4 m² para MS y 0.25 m² para PAN). La falta de correspondencia entre los tamaños de las copas y los pixeles haría que la heterogeneidad captada por las métricas correspondiera en mayor medida a la variación de la reflectancia dentro de una sola copa o entre mosaicos de copas, en lugar de la variación que se presenta entre copas de distintos árboles; por esta razón las métricas podrían ser incapaces de captar con exactitud las relaciones medidas a nivel de copas individuales (Meyer *et al.*, 1996; Coburn y Roberts, 2004; Nagendra y Rocchini, 2008).

Sorprendentemente, la diferencia de resolución espectral entre ambos tipos de bandas (MS y PAN) tampoco afectó sustancialmente sus capacidades para modelar AP y D. Considerando la baja resolución espectral de PAN en comparación con la que presenta cada banda de MS, se esperaba que las métricas del primer conjunto tuvieran menores capacidades para modelar los atributos del BTC que las del segundo (PAN, $\lambda = 450\text{--}800$ nm; R, $\lambda = 655\text{--}690$ nm; NIR, $\lambda = 780\text{--}920$ nm). Además, no debe olvidarse que PAN ignora prácticamente todo el espectro de la banda infrarroja, una de las bandas más importantes para modelar los atributos del BTC.

Integrando estas diferencias, una explicación plausible al respecto es que las métricas extraídas de todo el espectro visible de la luz (PAN) fueron capaces de resumir propiedades de la vegetación a una escala de 0.5 m fuertemente relacionadas con los atributos de AP y D. A su vez, las medidas extraídas de MS fueron capaces de hacer lo mismo pero mediante mecanismos distintos, ya que lo hicieron a una escala espacial menor

(2 m), pero con mayor resolución espectral (se separa el espectro del rojo de los demás de la luz visible e incorpora el infrarrojo). Dos resultados apoyan esta explicación: (1) las métricas que se incorporaron en los mejores modelos de MS fueron de distinto tipo de las incluidas en PAN (sólo med se compartió en los modelos para AP), y (2) NIR, banda que corresponde a una longitud de onda ignorada por completo en PAN, fue una de las bandas más importantes de MS para describir AP y D (Cuadro 11). Todo esto sugiere que tal vez para algunos atributos de la comunidad vegetal (p.ej., AP y D) no exista una única escala espacial (tamaño de pixel) ni una sola resolución espectral, cuyas métricas permitan modelarlos con una exactitud moderadamente alta, mientras que para otros atributos esta condición sí se presente (p.ej., AB). Este componente del enfoque metodológico de este estudio no ha sido discutido ampliamente en la literatura y valdría la pena abordarlo en estudio futuros.

Incorporación de las métricas de la imagen en los modelos descriptivos y predictivos

La decisión de construir y comparar los modelos descriptivos con los predictivos permitió hacer una evaluación más realista de su potencial para estimar valores de puntos no cuantificados en el estudio. Este aspecto metodológico suele ser ignorado en este tipo de estudios a pesar de sus fuertes implicaciones sobre el potencial real para predecir los atributos de sitios no muestreados (pero Hernández-Stefanoni *et al.* [2009, 2011] y Gallardo-Cruz *et al.* [2012]). Si estudios futuros comparan ambos tipos de modelos será posible evaluar la consistencia de las métricas y sugerir cuáles tendrán el mayor potencial para estimar los valores de cada atributo del BTC maduro.

Entre todos los modelos descriptivos ajustados para describir cada atributo del BTC

se eligió uno como el más adecuado para describir el atributo correspondiente (mediante los criterios de menor AIC y mayor significancia). A partir de este modelo se eligió a su correspondiente modelo predictivo, o sea el que incorpora el mismo número de métricas de la imagen y mismo número de parámetros. En los siguientes párrafos, a estos dos modelos se les llamará modelos óptimos. Cabe resaltar que para la mayoría de los atributos comunitarios, sus dos respectivos modelos óptimos incorporaron exactamente las mismas métricas. Esto sugiere que las métricas que tienen la mayor capacidad para describir los atributos del BTC también son los que tienen la mayor capacidad predictiva. Este resultado difiere de lo encontrado en el BTC sucesional, donde la incorporación de las mismas métricas en los modelos óptimos descriptivos y predictivos fue infrecuente (Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). Probablemente las relaciones entre métricas y atributos del BTC son más fuertes en el bosque primario que en el secundario, a pesar de que los modelos ajustados para este último fueron más precisos.

Los únicos dos atributos del BTC en cuyos dos modelos óptimos no se incorporaron exactamente las mismas métricas fueron AP con las métricas de MS, y D con las métricas de PAN. Sin embargo, estos modelos no fueron los que presentaron el máximo ajuste para estimar dichos atributos, ya que para estimar AP los modelos con mayor ajuste fueron los que incorporaron a las métricas de PAN, mientras que para D fueron los basados en métricas de MS; estos últimos modelos incorporaron exactamente las mismas métricas en sus modelos óptimos (Cuadro 11).

La identificación de cuáles bandas y métricas tienen el mayor potencial para modelar los atributos del BTC, ayudará a dirigir futuras investigaciones. Es por ello que se trató de identificar los patrones más generales acerca de las bandas y métricas más

importantes para modelar los atributos del BTC. El conjunto de métricas de PAN sólo constó de métricas extraídas de ésta, por lo cual no fue viable comparar su frecuencia con la de otras bandas en los modelos óptimos. En cambio, en los modelos construidos con las métricas de MS, sí fue posible hacer esta comparación.

Las bandas más frecuentes en los modelos óptimos de AP, AB y D construidos con las métricas de MS fueron, en primer lugar, las métricas extraídas de la banda NIR, seguidas de las de R y EVI. Esto quiere decir que la banda NIR es una de las más importantes para captar de la variación de los atributos estructurales antes mencionados de un BTC. Este resultado es consistente con trabajos similares que encontraron que dicha banda suele estar entre las más importantes, junto con la banda R y algún índice de vegetación (Lu y Batistella, 2005; Lu, 2005; Ozdemir y Karnieli, 2011; Beguet *et al.*, 2012; Eckert, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). Este hallazgo llama la atención ya que existen varios trabajos que reportan que las métricas de tono (o espectrales) extraídas de los índices de vegetación son las mejores descriptoras de la biomasa de una comunidad vegetal o de algún indicador de éste (Tucker, 1980; Arroyo-Mora *et al.*, 2005; Pettorelli *et al.*, 2005; Reeves *et al.*, 2006; Zheng *et al.*, 2007; Zhao y Running, 2008; Bijalwan *et al.*, 2010; Psomas *et al.*, 2011). Sin embargo, muchas de estas investigaciones presentan una o varias de las siguientes cuatro características que permiten explicar las diferencias respecto a esta tesis: (1) no evalúan simultáneamente las capacidades de modelación de métricas extraídas de bandas sencillas e índices de vegetación, (2) utilizan sólo métricas espectrales o de tono, omitiendo las métricas texturales, (3) utilizan imágenes con una resolución espacial menor a las VHR (p.ej., Landsat o AVHRR), y (4) no utilizan modelos que incorporen más de una métrica extraída de una imagen. Este último punto es especialmente relevante ya que

implica que dos o tres métricas de NIR y R pueden tener mejores capacidades para modelar los atributos del BTC que una sola métrica de un índice de vegetación (p.ej., modelos descriptivos de AB en Cuadro 7). A pesar de esto, para algunos atributos de la vegetación también se encontraron mejores capacidades de modelación con las métricas extraídas de índice de vegetación (p.ej., modelos descriptivos de AP y D en Cuadro 7; Beguet *et al.*, 2012; Eckert, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). Por lo tanto, sería recomendable que estudios futuros utilicen ambos tipos de bandas, es decir, por sí solas o combinadas en índices de vegetación, para intentar modelar los atributos comunitarios.

Respecto al tipo de métricas más comunes en los modelos óptimos construidos con las métricas extraídas de MS y PAN, éstas correspondieron, en primer lugar, a las métricas de textura de contraste (CON, DIS, HOM), seguidas de las medidas de tono estadísticas (med, var, ses), y de dos métricas de energía, una de tono (ent) y otra de textura (SMA). Es difícil evaluar si este patrón es el mismo que en otros trabajos ya que no en todos se utilizan las mismas bandas, ni métricas equivalentes o imágenes similares (Cuadros 1 y 2). Sin embargo, en varios trabajos las métricas más capaces de modelar la variación en los atributos estructurales corresponden en primer lugar a métricas estadísticas de textura (MED, VAR, COR, aunque se suelen omitir las métricas estadísticas de tono), seguidas de las de textura de contraste (CON, DIS, HOM) y las de textura de energía (ASM, ENT; Kayitakire *et al.*, 2006; Ozdemir y Karnieli, 2011; Beguet *et al.*, 2012; Eckert, 2012; Gallardo-Cruz *et al.*, 2012). Si las métricas estadísticas de textura de MED y VAR de los trabajos arriba citados presentan una correlación tan fuerte con sus respectivas métricas de tono como las que mostraron en este estudio ($r \approx 1$, Apéndice 2 y 3), se podría esperar que estas métricas de tono también fueran de las más importantes (pero fueron omitidas en esas

investigaciones). Por lo tanto, de manera general, entre las métricas que probablemente sean más capaces de modelar la variación de los atributos de un bosque se encuentran las métricas estadísticas —tanto de tono como de textura—, las de contraste y por último las de energía de textura.

Ninguna métrica extraída de una banda determinada apareció en todos los modelos óptimos de AP, AB y D. Sin embargo, en todos ellos sí se incorporó alguna métrica de contraste de la banda NIR, NIR_{DIS} o NIR_{HOM}. Esta incorporación de métricas tan similares en los modelos óptimos permitió identificar, a grandes rasgos, relaciones entre estos tres atributos del BTC y su señal remota. Por su parte, NIR_{DIS} presentó una relación negativa con AB y D, mientras que NIR_{HOM} guardó una relación negativa con AP. Ya que NIR_{DIS} y NIR_{HOM} son métricas que guardan una relación inversa entre sí, estos resultados implican que, en términos generales, los sitios con valores altos de AB fueron sitios con valores altos de densidad de individuos y alturas promedio bajas. Esta relación entre atributos estructurales del BTC maduro ya ha sido reportada en otros estudios, aunque todavía no está clara la razón que permita explicarla (Couteron *et al.*, 2005, Ploton, 2010).

A pesar de la escasez de trabajos donde se examine la relación entre las métricas de la imagen y los atributos de los bosques, se han hecho esfuerzos para tratar de esclarecerla con ayuda de simulaciones y construcción de modelos de tipo *forward modelling* (Bruniquel-Pinel y Gastellu-Etchegorry, 1998; Gastellu-Etchegorry *et al.*, 2004; Proisy *et al.*, 2011; Ploton *et al.*, 2012). Sin embargo, casi todos estos trabajos usan un método diferente del utilizado en esta tesis para extraer la textura de la imagen, por lo que no existe una propuesta sólida acerca de la relación entre la textura extraída mediante GLCM y los atributos del bosque. Los modelos óptimos para describir y predecir el AB, o sea los

construidos con tres métricas extraídas de MS, incorporaron exactamente las mismas variables explicativas. Según las relaciones encontradas en estos modelos, los sitios con valores de AB más altos fueron espacialmente homogéneos en NIR ($NIR_{DIS} -$) y espectralmente heterogéneos en NIR ($NIR_{ent} +$) y R ($R_{var} +$). Esto probablemente significa que los sitios con valores altos de AB estaban dominados por copas grandes y continuas (homogéneas espacialmente), y si bien en todos los sitios hubo variaciones espectrales relativamente grandes en el espectro del NIR y R, esto no tiene una explicación clara.

Los modelos óptimos de AP utilizando las métricas de MS, incorporaron dos métricas. Este par de modelos difirieron poco en el primer término, ya que ambos incorporaron la media espectral (de tono) de un índice de vegetación y éste presentó una relación positiva con AP. En el caso del modelo descriptivo, éste incorporó la media espectral de EVI ($EVI_{med} +$), mientras que el predictivo, a la media espectral de NDVI ($NDVI_{med} +$). Por otro lado, el segundo término de estos modelos sí fue distinto, ya que el descriptivo incorporó la métrica de homogeneidad del NIR ($NIR_{HOM} -$), mientras que el predictivo, al sesgo de R ($R_{ses} -$), ambas con relación negativa con AP. Esto implica que los sitios con mayores valores de AP son los que tenían valores altos de reflectancia en un índice de vegetación, y que o eran espacialmente heterogéneos en NIR o tenían una distribución desigual de tonos en R (carga de valores raros en una sola dirección). Cabe destacar que R_{ses} y NIR_{HOM} presentan una correlación débil ($r = 0.25$, Apéndice 4).

Los modelos óptimos de AP utilizando las métricas de PAN, es decir, los construidos con dos métricas y su interacción, incorporaron exactamente las mismas métricas. Los modelos óptimos utilizando las métricas de PAN fueron los que presentaron el ajuste más alto para estimar AP, en comparación con los construidos utilizando las

métricas de MS. Los sitios con valores altos de AP fueron los que tenían valores altos de tonos en PAN ($PAN_{med} +$) y valores altos de varianza de tono en PAN ($PAN_{var} +$). El hecho de que la interacción entre estas dos métricas se haya relacionado de manera negativa con AP quiere decir que los valores mayores de AP se presentaron en sitios con sólo un valor alto de una de estas dos métricas, pero no de ambas. Es decir, los sitios con mayores valores de AP fueron los que presentaron alta reflectancia en la mayoría de sus píxeles en el espectro visible de la luz (PAN) o bien alta variación en los valores de éstos.

La métrica que mejor describió y predijo AP_{10} fue PAN_{var} . Esto quiere decir que sitios con mayor variación tonal (mayor heterogeneidad espectral) en PAN fueron los que también presentaron mayor AP_{10} . Esta relación con el AP_{10} es consistente con la encontrada en los modelos de AP.

Los modelos óptimos de D utilizando las métricas de MS, o sea los construidos con tres métricas, incorporaron exactamente las mismas métricas. Estos modelos fueron los que presentaron los ajustes más altos para estimar D, en comparación con los modelos que incorporaron las métricas de PAN. Las relaciones encontradas entre las métricas de MS y D son las siguientes: sitios con altos valores de D correspondieron a sitios con menor heterogeneidad espacial en NIR ($NIR_{DIS} -$) y R ($R_{DIS} -$), pero mayor heterogeneidad espacial en EVI ($EVI_{DIS} +$). Esto significa que los sitios con mayores valores de D probablemente estaban dominados por un dosel espacialmente homogéneo (copas grandes y continuas, lo cual fue resumido por NIR_{DIS} y R_{DIS}). El hecho de que D se relacionara de manera positiva con EVI_{DIS} parece ser contradictorio con la relación negativa entre NIR_{DIS} y R_{DIS} , ya que el índice de vegetación se calcula a partir de NIR y R. Sin embargo, EVI también incorpora en su cálculo al espectro del azul y las métricas de textura no

necesariamente obedecen los patrones esperados (EVI_{DIS} se relaciona positivamente tanto con NIR_{DIS} como R_{DIS} , Apéndice 4).

Los modelos óptimos de D utilizando las métricas de PAN (los construidos con dos métricas) difirieron en una sola métrica. PAN_{ent} fue incorporada tanto en el modelo descriptivo como en el predictivo y guardó una relación negativa con D. La segunda métrica sí difirió entre los dos tipos de modelos, ya que el descriptivo incorporó a PAN_{SMA} , mientras que el predictivo incorporó a PAN_{ses} . Usando el modelo descriptivo, los sitios con mayores valores de D fueron los sitios con menor heterogeneidad espectral ($PAN_{ent} -$) y menor homogeneidad espacial de PAN ($PAN_{SMA} -$). Por otro lado, utilizando el modelo predictivo, los sitios con valores mayores de D presentaron menor heterogeneidad espectral ($PAN_{ent} -$) y una distribución desigual de tonos de PAN ($PAN_{ses} +$).

Comparación del potencial de modelación entre los atributos del bosque maduro y sucesional

Debido a que esta tesis y el trabajo de Gallardo-Cruz *et al.* (2012) fueron realizados en la misma localidad (por lo tanto en las mismas condiciones de clima y sustratos geológicos) y tipo de vegetación (BTC), la comparación directa entre estos dos estudios es posible, permitiendo profundizar en las diferencias para modelar los atributos de un bosque maduro y uno sucesional. A pesar de que hubo pequeñas diferencias metodológicas entre estos dos trabajos, como la imagen utilizada, el diseño y la extensión de las unidades de muestreo, y las métricas utilizadas para modelar los atributos del bosque (*i.e.*, en Gallardo-Cruz *et al.* [2012] se excluyeron del análisis a las métricas de PAN), la diferencia más importante entre ambos es la remoción de la variación de los atributos del BTC provocada por el eje

sucesional, así como la riqueza y complejidad de ambos bosques (mayor en el BTC maduro). A estas diferencias se les atribuyen la obtención de resultados menos precisos en bosques maduros (Lu, 2005; Proisy *et al.*, 2007). Al comparar los resultados obtenidos para modelar mediante percepción remota los atributos del BTC maduro (esta tesis) contra los obtenidos en BTC secundario (Gallardo-Cruz *et al.*, 2012), se aprecian dos diferencias notables.

La primera es que los atributos del BTC maduro presentaron una menor capacidad para ser modelados que los de un BTC sucesional ($\Delta R^2 \approx 0.3$), lo cual ya había sido reportado en estudios realizados en bosques tropicales húmedos (Cuadro 12; Couteron *et al.*, 2005; Lu y Batistella, 2005; Lu, 2005; Proisy *et al.*, 2007; Eckert, 2012). Una primera explicación al respecto es que las métricas extraídas de una imagen satelital son incapaces de captar los niveles bajos de variación presentes en los bosques maduros (Proisy *et al.*, 2007). Como la variación en los atributos de un BTC maduro es menor que la correspondiente a los atributos de uno sucesional, ésta parece ser una explicación sensata para los resultados obtenidos (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005, 2012; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Cuadro 13). Sin embargo, los resultados de este trabajo no puede ser adjudicados exclusivamente a una variabilidad insuficiente, ya que la variación AP fue menor que la de otros atributos que fueron mal modelados (o no modelados), como CC, AP₁₀ o S₅₁ (Cuadro 6). Es decir, el potencial para modelar los atributos de un BTC maduro parece depender más de la naturaleza de éstos y su relación con las métricas extraídas de una imagen satelital, que de la magnitud de su variación presente en el sistema.

Cuadro 12. Comparación entre los mejores modelos que incorporaron el mismo número de métricas para describir los atributos de un BTC maduro y uno sucesional que fueron modelables mediante las métricas de tono y textura en el BTC maduro (variables dependientes: atributos del BTC, variables independientes: métricas de MS o PAN). Los modelos del BTC sucesional con el que se compararon fueron los que incluyeron a todos los individuos con $DAP \geq 1$ cm.

Atributo del BTC	Bosque maduro		Bosque sucesional	
	Modelo descriptivo	R^2	Modelo descriptivo	R^2
D	NIR_{DIS}^- , EVI_{DIS}^+ , R_{DIS}^-	0.66	NIR_{MED}^- , R_{VAR}^- , R_{int}^+	0.78 ^{n.s.}
AP	EVI_{med}^+ , NIR_{HOM}^-	0.60	R_{VAR}^- , NIR_{int}^+	0.89 [~]
AB	NIR_{DIS}^- , NIR_{ent}^+ , R_{var}^+	0.58	R_{MED}^- , R_{VAR}^- , R_{CON}^+	0.96

^{n.s.} No significativo

[~] AP₈. Altura promedio de los ocho individuos más altos que se encontraban entre dos cuadrados de muestreo.

Cuadro 13. Coeficientes de variación (%) de los atributos de un BTC maduro (este estudio) y uno sucesional (Gallardo-Cruz *et al.*, 2012).

Atributos de la comunidad	Bosque maduro $DAP \geq 5$ cm	Bosque sucesional $DAP \geq 1$ cm
AP	11.39	–
AP ₁₀	18.86	28.86 ²
AB	23.46	60.69
D	23.36	35.69
CC	16.51	35.60
S ₅₁	15.49 ¹	60.85
H'	3.01	41.57
IS	9.01	76.34

¹ Riqueza rarificada a 51 individuos.

² Altura promedio de los ocho individuos más altos que se encontraban entre dos cuadrados de muestreo (AP₈).

La segunda explicación tiene que ver con la saturación de las métricas de la imagen, es decir, con su incapacidad para detectar variaciones en los valores de algún atributo más allá de cierto umbral. Este fenómeno se ha reportado sobre todo para métricas de tono y utilizando resoluciones medianas o bajas de pixel, pero también para métricas de textura (Huete *et al.*, 1997; Lu, 2005). En el presente estudio, la saturación no parece ser una explicación factible, ya que los mejores modelos no presentan un umbral más allá del cual fueran incapaces de detectar mayores valores de algún atributo. De hecho, se observa que dichos modelos sí permiten distinguir, de manera general, valores mayores y menores de AB, AP y D, pero no permiten identificar exactamente el valor de un sitio (*i.e.*, una fracción de la variación de cada atributo no se pudo modelar y corresponde a la distancia entre el valor real del punto y el estimado por el modelo).

Una tercera explicación, la cual parece tener validez únicamente para el caso del BTC tanto maduro y sucesional (pero no para otros tipos de bosques) y que parecería ser la más factible, tiene que ver con la gran abundancia de cactus en el BTC maduro. En el bosque sucesional los cactus no son abundantes y cuando están presentes, sus tallas son pequeñas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Por el contrario, en sus estadios maduros la especie más abundante como se mencionó previamente fue *Pilosocereus collinsii* y en varias parcelas se encontraron individuos masivos de la especie *Neobuxbaumia scoparia*. Es probable que la señal de reflectancia de los cactus sea muy distinta de la de los árboles, ya que en los primeros no existe una copa como tal y el tejido fotosintético está organizado espacialmente de manera muy distinta a la de un árbol (*i.e.*, los cactus sólo presentan tejido fotosintético en los tallos, mientras que los árboles tienen tejido fotosintético en toda la

superficie de la copa). Además, debido al alto contenido de agua de las cactáceas, éstas deberían presentar menor reflectancia en el NIR que el de especies con forma de crecimiento arbóreo típico (Schowengerdt, 2007). Entonces, la abundancia de cactus representa potencialmente una fuente de variación en la señal lumínica de los sitios adicional a la variación en los niveles de un atributo. La implicación de esto sería que las métricas de la imagen son incapaces de captar con buena exactitud esas diferencias en los valores de los atributos, como es el caso de los modelos del presente trabajo.

Otra diferencia entre la capacidad de modelar ambos tipos de bosque corresponde a cuáles atributos fueron o no modelables mediante las métricas extraídas de una imagen satelital. Las principales diferencias en este sentido, entre los dos trabajos fueron las siguientes: (1) todos los modelos para describir los atributos de BTC secundario, a excepción de D, tuvieron ajustes mayores a los esperados al azar, mientras que en el BTC maduro éste fue el caso sólo de AP, AB, AP₁₀ y D; (2) en el BTC maduro, el atributo con mayor potencial para ser descrito y predicho fue D, mientras que en el BTC secundario éste fue el único atributo no modelable; (3) no se encontraron modelos significativamente mejores que los nulos para describir los atributos de diversidad de un BTC maduro, mientras que esto sí fue posible para el BTC secundario; y (4) a pesar de que la altura es un atributo que presentó ajustes altos y significativos en ambos trabajos, en ellos este atributo no corresponde exactamente a la misma variable. El atributo AP₁₀ de la comunidad madura, que correspondería al atributo de altura más cercano al cuantificado en el bosque secundario (AP₈), presentó un potencial bajo para ser modelado, mientras que el AP del BTC maduro se colocó como el segundo atributo con mayor potencial a ser modelado.

Si bien en Gallardo-Cruz *et al.* (2012) no se evaluó el potencial de las métricas de

PAN para modelar los atributos del BTC sucesional, ni se incluyeron las métricas de tono de media (med), varianza (var) y entropía (ent) en el análisis, se pueden encontrar algunas similitudes en las métricas incorporadas en los mejores modelos descriptivos y predictivos. En ambos trabajos, las métricas de las bandas R y NIR fueron las que aparecieron con más frecuencia en los mejores modelos para describir los atributos del BTC. Tanto en el BTC maduro como sucesional, las métricas de EVI y NDVI aparecen en varios modelos, pero suelen ser menos frecuentes que las métricas extraídas de las bandas R o NIR. Esto sugiere que las bandas de R y NIR son las que tienen mayor capacidad de captar las variaciones de los atributos de ambos tipos de BTC. Lo anterior se puede deber a que al utilizar las bandas sin previa transformación o alteración, éstas no pierden información y por lo tanto pueden captar con mayor fidelidad dichas variaciones (Schowengerdt, 2007).

A pesar de que para ambos tipos de BTC las bandas más informativas fueron NIR y R, los tipos de métricas que se incorporaron en sus mejores modelos descriptivos fueron distintas. Las métricas más frecuentes en los mejores modelos para los atributos del BTC sucesional fueron las estadísticas de textura (MED y VAR, aunque en el ejercicio de modelación no se incluyeron las estadísticas de tono, med y var), seguidas del intervalo de datos (métrica de tono) y contraste (textura). Para el caso del BTC maduro las métricas más frecuentes fueron las de contraste (DIS y HOM; métricas de textura), seguida de las estadísticas de tono (med y var) y por último la de energía de tono (ent; Cuadro 11).

Las métricas de la imagen que mejor describieron la variación de AB, AP y D del bosque primario son distintas de las que lo hacen en el bosque secundario. Los resultados de esta tesis sugieren que se deben utilizar dos modelos distintos para estudiar el BTC maduro y el sucesional a partir de métricas extraídas de una imagen satelital. Esta misma

conclusión fue planteada para un bosque tropical húmedo (Eckert, 2012). A pesar de ello, en varios trabajos se suele construir un solo modelo para estimar los atributos del bosque maduro y sucesional (Ingram *et al.*, 2005; Lu y Batistella, 2005; Proisy *et al.*, 2007; Ploton *et al.*, 2012). Esta tesis muestra que este procedimiento no debería utilizarse para el BTC y tampoco para otros bosques.

Consideraciones generales sobre el enfoque metodológico

La mayor ventaja de utilizar las métricas de tono y textura de una imagen satelital para modelar los atributos del BTC maduro radica en la rapidez y facilidad para obtener los valores de AB, AP y D del bosque a una escala local (parcelas de 500 y 1,024 m²) sobre una gran extensión de tierra (*i.e.*, extensión de la imagen de aprox. 90 km²). Aunque podría considerarse que el ajuste de los modelos encontrado fue modesto, éstos no deben ser minimizados, ya que pueden ser el único medio para conocer los valores de los AB, AP y D del BTC maduro en algunas áreas de estudio, dados los costos y demanda de tiempo que requieren estos estudios. La posibilidad de modelar estos atributos mediante la percepción remota da pie a que estos modelos puedan ser utilizados en aplicaciones que van desde la realización de inventarios forestales, la cuantificación de servicios ambientales (captura de carbono), la identificación de zonas prioritarias para la conservación, estudios hidrometeorológicos y de fenómenos denso-dependientes (Oliver *et al.*, 1996; Vitousek *et al.*, 1997; Nagendra, 2001; Nagendra y Rocchini, 2008; de la Barreda-Bautista *et al.*, 2011; Sprintsin *et al.*, 2013). Por ello, la creación y refinación de estos modelos tiene un potencial enorme para el estudio futuro de los bosques maduros y en particular del BTC.

Debido a que la mayoría de los sitios de muestreo se encontraron en zonas

montañosas, es probable que el efecto de la topografía sobre las métricas extraídas de la imagen sea importante (Matsushita *et al.*, 2007; Ploton, 2012). Sin embargo, en este estudio no se realizó ninguna corrección topográfica sobre la reflectancia de la escena. En un futuro sería interesante analizar si estas correcciones permiten obtener mejores resultados.

La comparación del ajuste de los mejores modelos descriptivos contra la distribución de ajustes obtenidas de los modelos nulos es un acercamiento metodológico, retomado de Gallardo-Cruz *et al.* (2012), muy importante aunque poco utilizado en este tipo de trabajos. La relevancia de esta comparación radica en que frecuentemente se cuenta con un conjunto muy grande de variables explicativas y por lo tanto la obtención de ajustes altos al azar es probable. En varios trabajos, este aspecto es ignorado totalmente y por ello no se puede asegurar que las relaciones entre los atributos del BTC y las métricas de la imagen sean o no producto únicamente del azar (p.ej., Gillespie, 2005; Gillespie *et al.*, 2006; Kalacska *et al.*, 2007; Nagendra *et al.*, 2010; Eckert, 2012).

En esta tesis ningún atributo de diversidad obtuvo un modelo con un ajuste mayor al esperado al azar, a pesar de que los ajustes de los mejores modelos descriptivos fueron altos (algunos con $R^2 \geq 0.6$). Se recomienda usar este acercamiento en este tipo de estudios para certificar que en efecto exista una relación entre las métricas y los atributos de la vegetación y que no se reporten falsos positivos. Otra posibilidad de análisis no incluida en este trabajo fue la de explorar si existe una relación entre la señal remota de la vegetación y la composición determinada especies en distintos sitios. A partir de los resultados de esta línea de investigación se podría definir si más bien existe una relación entre la señal lumínica de la vegetación y la composición determinada de ciertas especies, más que con sus índices de diversidad.

El método de modelación utilizado requirió de más tiempo que otros métodos como el procedimiento de regresión por pasos (*stepwise regression*; p.ej., Kalacska *et al.*, 2007; Torio, 2007; Sarker y Nichol, 2011; Beguet *et al.*, 2012; Eckert, 2012; Wellenreuther *et al.*, 2012; Ediriweera, 2013). A pesar de ello, existe certeza de que este acercamiento metodológico permitió encontrar el mejor modelo con mayor ajuste para cada tipo de modelo ajustado, un resultado que no se puede asegurar con el otro método. Además, los métodos de regresión por pasos, muy utilizados en este tipo de estudios, presentan problemas cuando existe colinearidad entre variables. A juzgar por los resultados de la presente investigación, la colinearidad entre las variables extraídas de las imágenes es muy fuerte en numerosos casos (Apéndices 2, 3 y 4). Por ello, se recomienda la aplicación del método utilizado en esta tesis en futuros estudios y así poder explorar absolutamente todas las combinaciones de modelos descriptivos posibles.

Otra consideración importante acerca del método utilizado en este trabajo es el de la escala. Se ha reportado que dependiendo del valor de esta variable, las relaciones entre las métricas de la imagen y los atributos de diversidad o estructurales de una comunidad vegetal se pueden hacer más o menos evidentes (Plotnick *et al.*, 1993; Palmer *et al.*, 2002; Hernández-Stefanoni y Dupuy, 2007; Hernández-Stefanoni *et al.*, 2012; Rocchini *et al.*, 2014). La escala de análisis de la imagen tiene tres componentes: la resolución del pixel, el tamaño de la ventana de análisis y la distancia entre píxeles. Cada uno de estos factores puede hacer que las relaciones entre las métricas de la imagen y los atributos de la comunidad sean evidentes en mayor o menor medida (Franklin *et al.*, 2001a; Coburn y Roberts, 2004; Kayitakire *et al.*, 2006; Nagendra y Rocchini, 2008; Feilhauer y Schmidtlein, 2009; Nagendra *et al.*, 2010). En el presente trabajo sólo se utilizó una escala

de análisis, por lo cual no se evaluó la influencia de la escala de análisis en los resultados. Por lo tanto, no se puede descartar que exista otra escala de análisis más adecuada para extraer las métricas utilizadas en la modelación.

Conclusiones

El creciente número de trabajos que intentan modelar los atributos de bosques tropicales a partir de métricas extraídas de imágenes satelitales ha arrojado nuevas perspectivas para crear en un futuro una herramienta que permita el estudio de los bosques sin necesidad de realizar medidas directas. Varias investigaciones, incluida ésta, indican que el estudio de los bosques tropicales primarios mediante la percepción remota presentan un reto aún mayor que el de sus contrapartes secundarias. No obstante, no se debe olvidar la gran relevancia de estos bosques primarios, la cual radica en su enorme diversidad y biomasa vegetal. Por lo tanto, el desarrollo de estudios enfocados en la modelación de los atributos de estos bosques a partir de la percepción remota constituye una línea de investigación sumamente atractiva que contribuirá de manera importante a su conocimiento, monitoreo y conservación futura.

Referencias

- Addo-Fordjour, P., Rahmad, Z.B. (2013) Allometric equations for estimating above-ground liana biomass in tropical primary and secondary forests, Malaysia. *International Journal of Ecology*, 2013, 1–8.
- Akaike, H. (1974) A new look at the statistical model identification. *Proceedings of the Institute of Electrical and Electronics Engineers Transactions on Automatic Control*, 19, 716–723.
- Anys, H., Bannari, A., He, D.C., Morin, D. (1998) Cartographie des zones urbaines a l'aide des images aeroportees MEIS-II. *International Journal of Remote Sensing*, 19, 883–894.
- Aplin, P. (2005) Remote sensing: ecology. *Progress in Physical Geography*, 29, 104–113.
- Arroyo-Mora, J., Sánchez-Azofeifa, G.A., Kalacska, M.E.R., Rivard, B., Calvo-Alvarado, J., Janzen, D. (2005) Secondary forest detection in a neotropical dry forest landscape using Landsat 7 ETM+ and IKONOS imagery. *Biotropica*, 37, 497–507.
- Asner, G.P., Flint Hughes, R., Varga, T.A., Knapp, D.E., Kennedy-Bowdoin, T. (2009) Environmental and biotic controls over aboveground biomass throughout a tropical rain forest. *Ecosystems*, 12, 261–278.
- Atkinson, P., Aplin, P. (2004) Spatial variation in land cover and choice of spatial resolution for remote sensing. *International Journal of Remote Sensing*, 25, 3687–3702.
- Barbier, N., Couteron, P., Gastelly-Etchegorry, J.-P., Proisy, C. (2012) Linking canopy images to forest structural parameters: potential of a modeling framework. *Annals of Forest Science*, 69, 305–311.
- Barbier, N., Couteron, P., Proisy, C., Malhi, Y., Gastellu-Etchegorry, J.-P. (2010) The variation of apparent crown size and canopy heterogeneity across lowland Amazonian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 72–84.
- Barbosa, J.M., Broadbent, E.N., Bitencourt, M.D. (2014) Remote sensing of aboveground biomass in tropical secondary forests: a review. *International Journal of Forestry Research*, 2014, 1–14.
- Bawa, K., Rose, J., Ganeshiah, K.N., Barve, N., Kiran, M.C., Umashaanker, R. (2002) Assessing biodiversity from space : an example from the Western Ghats , India. *Conservation Ecology*, 6, 7.
- Beguet, B., Chehata, N., Boukir, S., Guyon, D. (2012) Retrieving forest structure variables from very high resolution satellite images using an automatic method. *International Society for Photogrammetry and Remote Sensing Annals of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, I-7, 1–6.
- Bernstein, L.S., Adler-Golden, S.M., Sundberg, R.L., Ratkowski, A.J. (2006) Improved reflectance retrieval from hyper- and multispectral imagery without prior scene or sensor information. *En: Remote Sensing of Clouds and the Atmosphere XI Vol. 6362*, (eds. Slusser, J.R., Schäfer, K., Comerón, A.). pp. 636221–636228. Proceedings of Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers. Bellingham, EUA.
- Bernstein, L.S., Adler-golden, S.M., Sundberg, R.L., Levine, R.Y., Perkins, T.C., Berk, A., Ratkowski, A.J., Felde, G., Hoke, M.L. (2005) Validation of the QUick Atmospheric Correction (QUAC) algorithm for VNIR-SWIR multi- and hyperspectral imagery. *En: Algorithms and Technologies for Multispectral, Hyperspectral, and Ultraspectral Imagery XI Vol. 5806*, (eds. Shen, S.S., Lewis, P.E.). pp. 668–678. Proceedings of Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers. Bellingham, EUA.
- Bezaury, J. (2010) Las selvas secas del Pacífico mexicano en el contexto mundial. *En: Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México* (eds. Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J., Dirzo, R.). pp. 21–40. Fondo de Cultura Económica. México, México.

- Bijalwan, A., Swamy, S.L., Sharma, C.M., Sharma, N.K., Tiwari, A.K. (2010) Land-use, biomass and carbon estimation in dry tropical forest of Chhattisgarh region in India using satellite remote sensing and GIS. *Journal of Forestry Research*, 21, 161–170.
- Brown, S. (2002) Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environmental pollution*, 116, 363–372.
- Bruniquel-Pinel, V., Gastellu-Etchegorry, J. (1998) Sensitivity of texture of high resolution images of forest to biophysical and acquisition parameters. *Remote Sensing of Environment*, 65, 61–85.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Núñez, S., Quintero, T., Aparicio, A. (2010) Aboveground biomass in three Sonoran Desert communities: Variability within and among sites using replicated plot harvesting. *Journal of Arid Environments*, 74, 1240–1247.
- Camps-Valls, G., Tuia, D., Gómez-Chova, L., Jiménez, S., Malo, J. (2012) *Remote Sensing Image Processing*. (ed. Bovik, A.C.). pp. 1–17. Morgan & Claypool Publishers. San Rafael, EUA.
- Castillo-Santiago, M.A., Ricker, M., de Jong, B.H.J. (2010) Estimation of tropical forest structure from SPOT-5 satellite images. *International Journal of Remote Sensing*, 31, 2767–2782.
- Cayuela, L., Rey Benayas, M.J., Justel, A., Salas-Rey, J. (2006) Modelling tree diversity in a highly fragmented tropical montane landscape. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 602–613.
- Chambers, J.Q., Asner, G.P., Morton, D.C., Anderson, L.O., Saatchi, S.S., Espírito-Santo, F.D.B., Palace, M., Souza Jr, C. (2007) Regional ecosystem structure and function: ecological insights from remote sensing of tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 414–423.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. a, Chambers, J.Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145, 87–99.
- China, D.J. (2001) Teledetección del bosque. *En: Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales* (eds. Guariguata, M., Kattan, G.). pp. 625–646. Editorial Libro Universitario Regional. San José, Costa Rica.
- Cingolani, A., Renison, D., Zak, M.R., Cabido, M.R. (2004) Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote Sensing of Environment*, 92, 84–97.
- Clark, M.L., Roberts, D.A. (2012) Species-level differences in hyperspectral metrics among tropical rainforest trees as determined by a tree-based classifier. *Remote Sensing*, 4, 1820–1855.
- Coburn, C.A., Roberts, A.C.B. (2004) A multiscale texture analysis procedure for improved forest stand classification. *International Journal of Remote Sensing*, 25, 4287–4308.
- Couteron, P., Pelissier, R., Nicolini, E.A., Paget, D. (2005) Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1121–1128.
- Couturier, S., Núñez, J.M., Kolb, M. (2012) Measuring tropical deforestation with error margins: a method for REDD monitoring in south-eastern Mexico. *En: Tropical Forests* (ed. Sudarshana, P.). pp. 269–296. InTech. Rijeka, Croacia.
- Crawley, M. (1997) *Plant Ecology*. Segunda edición. Blackwell Publishing. Oxford, Reino Unido. pp. 475.
- De Blois, S., Domon, G., Bouchard, A. (2002) Landscape issues in plant ecology. *Ecography*, 25, 244–256.
- De la Barreda-Bautista, B., López-Caloca, A.A., Couturier, S., Silván-Cárdenas, J.L. (2011) Tropical Dry Forests in the Global Picture: The challenge of remote sensing-based change detection in tropical dry environments. *En: Planet Earth 2011 - Global Warming Challenges and Opportunities for Policy and Practice* (ed. Carayannis, E.). pp. 231–256. InTech. Rijeka, Croacia.
- DeFries, R.S., Houghton, R., Hansen, M.H., Field, C.B., Skole, D., Townshend, J. (2002) Carbon

- emissions from tropical deforestation and regrowth based on satellite observations for the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 14256–14261.
- Delcourt, H.R. (2002) Creating landscape pattern. *En: Learning landscape ecology: A practical guide to concepts and techniques* (eds. Gergel, S. E., Turner, M. G.). pp. 63–82. Springer. Nueva York, EUA.
- Eckert, S. (2012) Improved Forest biomass and carbon estimations using texture measures from WorldView-2 satellite data. *Remote Sensing*, 4, 810–829.
- Ediriweera, S. (2013) Refinement of predictions of forest structure using remote sensing techniques in a topographically complex landscape. 208.
- Evans, K.L., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J. (2005) Dissecting the species-energy relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 2155–2163.
- Fairbanks, D.H.K., McGwire, K.C. (2004) Patterns of floristic richness in vegetation communities of California: regional scale analysis with multi-temporal NDVI. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 221–235.
- Feeley, K., Gillespie, T.W., Terborgh, J. (2005) The utility of spectral indices from Landsat ETM+ for measuring the structure and composition of tropical dry forests. *Biotropica*, 37, 508–519.
- Feilhauer, H., Schmidlein, S. (2009) Mapping continuous fields of forest alpha and beta diversity. *Applied Vegetation Science*, 12, 429–439.
- Foody, G.M. (2003) Remote sensing of tropical forest environments: Towards the monitoring of environmental resources for sustainable development. *International Journal of Remote Sensing*, 24, 4035–4046.
- Foody, G.M., Cutler, M. (2001) Mapping the biomass of Bornean tropical rain forest from remotely sensed data. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 379–387.
- Foody, G.M., Cutler, M.E.J. (2006) Mapping the species richness and composition of tropical forests from remotely sensed data with neural networks. *Ecological Modelling*, 195, 37–42.
- Franklin, S.E., Wulder, M.A. (2002) Remote sensing methods in medium spatial resolution satellite data land cover classification of large areas. *Progress in Physical Geography*, 26, 173–205.
- Franklin, S.E., Maudie, A., Lavigne, M. (2001)a Using spatial co-occurrence texture to increase forest structure and species composition classification accuracy. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 849–855.
- Franklin, S.E., Wulder, M., Gerylo, G. (2001)b Texture analysis of IKONOS panchromatic data for Douglas-fir forest age class separability in British Columbia. *International Journal of Remote Sensing*, 22, 2627–2632.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Pérez-García, E.A. (2005) Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 76, 19–35.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A., Meave, J.A. (2009) β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24, 473–482.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Pérez-García, E.A., Hernández-Stefanoni, J.L. (2010) Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for β -diversity. *Community Ecology*, 11, 202–210.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., González, E.J., Lebrija-trejos, E., Romero-Romero, M.A., Pérez-García, E.A., Gallardo-Cruz, R., Hernández-Stefanoni, J.L., Martorell, C. (2012) Predicting tropical dry forest successional attributes from space: is the key hidden in image texture? *PloS one*, 7, e30506.
- Gao, X., Huete, A.R., Ni, W., Miura, T. (2000) Optical–biophysical relationships of vegetation spectra without background contamination. *Remote Sensing of Environment*, 74, 609–620.
- Garrigues, S., Allard, D., Baret, F., Weiss, M. (2006)a Quantifying spatial heterogeneity at the

- landscape scale using variogram models. *Remote Sensing of Environment*, 103, 81–96.
- Garrigues, S., Allard, D., Baret, F., Weiss, M. (2006)b Influence of landscape spatial heterogeneity on the non-linear estimation of leaf area index from moderate spatial resolution remote sensing data. *Remote Sensing of Environment*, 105, 286–298.
- Gastellu-Etchegorry, J.P., Martin, E., Gascon, F. (2004) DART: a 3D model for simulating satellite images and studying surface radiation budget. *International Journal of Remote Sensing*, 25, 73–96.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gentry, A.H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 1–34.
- Gillespie, T.W. (2005) Predicting woody-plant species richness in tropical dry forests: a case study from South Florida, USA. *Ecological Applications*, 15, 27–37.
- Gillespie, T.W., Zutta, B.R., Early, M.K., Saatchi, S. (2006) Predicting and quantifying the structure of tropical dry forests in South Florida and the Neotropics using spaceborne imagery. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 225–236.
- Gillespie, T.W., Foody, G.M., Rocchini, D., Giorgi, A.P., Saatchi, S. (2008) Measuring and modelling biodiversity from space. *Progress in Physical Geography*, 32, 203–221.
- Glenn, E., Huete, A.R., Nagler, P., Nelson, S. (2008) Relationship between remotely-sensed vegetation indices, canopy attributes and plant physiological processes: what vegetation indices can and cannot tell us about the landscape. *Sensors*, 8, 2136–2160.
- Gould, W. (2000) Remote sensing of vegetation, plant species richness, and regional biodiversity hotspots. *Ecological Applications*, 10, 1861–1870.
- Green, A., Craig, M. (1985) Analysis of aircraft spectrometer data with logarithmic residuals. *En: Proceedings of the Airborne Imaging Spectrometer Data Analysis Workshop Vol. 41*, (eds. Alexander, G.V., Goetz, F.H.). pp. 111–119. Pasadena, EUA.
- Gustafson, E. (1998) Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems*, 1, 143–156.
- Hall, K., Reitalu, T., Sykes, M.T., Prentice, H.C. (2012) Spectral heterogeneity of QuickBird satellite data is related to fine-scale plant species spatial turnover in semi-natural grasslands. *Applied Vegetation Science*, 15, 145–157.
- Haralick, R.M. (1979) Statistical and structural approaches to texture. *Proceedings of the Institute of Electrical and Electronics Engineers*, 67, 786–804.
- Haralick, R.M., Shanmugam, K., Dinstein, I. (1973) Textural features for image classification. *Proceedings of the Institute of Electrical and Electronics Engineers Transactions on Systems, Man and Cybernetics*, 3, 610–621.
- Hayek, L.C., Buzas, M.A. (1997) *Surveying Natural Populations*. Columbia University Press. Nueva York, EUA.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M. (2007) Mapping species density of trees, shrubs and vines in a tropical forest, using field measurements, satellite multiespectral imagery and spatial interpolation. *Biodiversity and Conservation*, 16, 3817–3833.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., Castillo-Santiago, M.A. (2009) Assessing species density and abundance of tropical trees from remotely sensed data and geostatistics. *Applied Vegetation Science*, 12, 398–414.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Alberto Gallardo-Cruz, J., Meave, J.A., Dupuy, J.M. (2011) Combining geostatistical models and remotely sensed data to improve tropical tree richness mapping. *Ecological Indicators*, 11, 1046–1056.
- Hernández-Stefanoni, J.L., Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Rocchini, D., Bello-Pineda, J., López-Martínez, J.O.O. (2012) Modeling α - and β -diversity in a tropical forest from remotely sensed and spatial data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 19, 359–368.

- Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J., Johnson, K., Birdsey, R., Tun-Dzul, F., Peduzzi, A., Caamal-Sosa, J., Sánchez-Santos, G., López-Merlín, D. (2014) Improving species diversity and biomass estimates of tropical dry forests using airborne LiDAR. *Remote Sensing*, 6, 4741–4763.
- Huang, C., Marsh, S., McClaran, M., Archer, S. (2007) Postfire stand structure in a semiarid savanna: cross-scale challenges estimating biomass. *Ecological Applications*, 17, 1899–1910.
- Huete, A.R., HuiQing, L., van Leeuwen, W.J.D. (1997) The use of vegetation indices in forested regions: issues of linearity and saturation. 1997 *Institute of Electrical and Electronics Engineers. International Geoscience and Remote Sensing Symposium Proceedings. Remote Sensing - A Scientific Vision for Sustainable Development*, 4, 1966–1968.
- Hurlbert, S. (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52, 577–586.
- Hyypä, J., Hyypä, H., Inkinen, M., Engdahl, M., Linko, S., Zhu, Y.-H. (2000) Accuracy comparison of various remote sensing data sources in the retrieval of forest stand attributes. *Forest Ecology and Management*, 128, 109–120.
- Ingram, J.C., Dawson, T.P., Whittaker, R.J. (2005) Mapping tropical forest structure in southeastern Madagascar using remote sensing and artificial neural networks. *Remote Sensing of Environment*, 94, 491–507.
- Jiang, Z., Huete, a, Didan, K., Miura, T. (2008) Development of a two-band enhanced vegetation index without a blue band. *Remote Sensing of Environment*, 112, 3833–3845.
- Jorgensen, S.E., Fath, B. (2011) *Ecological Modelling: Applications in environmental management and research*. 4^a edición. Elsevier. Amsterdam, Holanda.
- Kah, E.F., Tchindjang, M., Tonye, E., Talla, T.N. (2008) Combined supervised classification methods in remote sensing for the evaluation of forest dynamics along the slopes of Mount Cameroon. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences.*, 37, 1171–1176.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Rivard, B., Caelli, T., White, H.P., Calvo-Alvarado, J.C. (2007) Ecological fingerprinting of ecosystem succession: Estimating secondary tropical dry forest structure and diversity using imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, 108, 82–96.
- Kayitakire, F., Hamel, C., Defourny, P. (2006) Retrieving forest structure variables based on image texture analysis and IKONOS-2 imagery. *Remote Sensing of Environment*, 102, 390–401.
- Kent, M., Coker, P. (1992) *Vegetation Description and Analysis, A Practical Approach*. John Wiley & Sons. Londres, Reino Unido. pp. 363.
- Kim, M., Madden, M., Warner, T. (2009) Forest type mapping using object-specific texture measures from multispectral Ikonos imagery : segmentation quality and image classification issues. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 75, 819–829.
- Koepfen. (1948) *Climatología: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica. México, México.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A., Meave, J.A. (2008) Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40, 422–431.
- Leempoel, K., Bourgeois, C., Zhang, J., Wang, J., Chen, M., Satyanarayana, B., Bogaert, J., Dahdouh-Guebas, F. (2013) Spatial heterogeneity in mangroves assessed by GeoEye-1 satellite data: a case-study in Zhanjiang Mangrove National Nature Reserve (ZMNNR), China. *Biogeosciences Discussions*, 10, 2591–2615.
- Lefsky, M.A., Cohen, W.B., Parker, G.G., Harding, D.J. (2002) Lidar remote sensing for ecosystem studies. *BioScience*, 52, 19–30.
- Lefsky, M.A., Harding, D., Cohen, W., Parker, G., Shugart, H. (1999) Surface Lidar remote sensing of basal area and biomass in deciduous forests of eastern Maryland, USA. *Remote*

- Sensing of Environment*, 67, 83–98.
- Legendre, P., Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*. Segunda edición. Elsevier. Amsterdam, Holanda. pp. 1–8.
- Levin, N., Shmida, A., Levanoni, O., Tamari, H., Kark, S. (2007) Predicting mountain plant richness and rarity from space using satellite-derived vegetation indices. *Diversity and Distributions*, 13, 692–703.
- Li, H., Reynolds, J. (1994) A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology*, 75, 2446–2455.
- Li, H., Reynolds, J. (1995) On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73, 280–284.
- Li, H., Wu, J. (2004) Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology*, 19, 389–399.
- Lillesand, T.M., Kiefer, R.W. (2000) *Remote sensing and image interpretation*. (ed. John Wiley & Sons, I.). Cuarta edición. Nueva York, EUA. pp. 499–503.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A.T., Pennington, R.T. (2011) Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. *En: Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (eds. Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G.). pp. 3–21. Island Press. Washington, DC, EUA.
- López-Martínez, J.O., Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., Meave, J.A. (2013) Partitioning the variation of woody plant β -diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 24, 33–45.
- Lott, E., Atkinson, T. (2006) Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: chamela-cuixmala, jalisco, as a focal point for comparison. *En: Neotropical Savannas and Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation* (eds. Pennington, R. T., Ratter, J. A., Greenwald, R. A., Diamond, H. S.). pp. 307–334. CRC Press Inc. Edinburgo, Reino Unido.
- Lu, D. (2005) Aboveground biomass estimation using Landsat TM data in the Brazilian Amazon. *International Journal of Remote Sensing*, 26, 2509–2525.
- Lu, D. (2006) The potential and challenge of remote sensing based biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing*, 27, 1297–1328.
- Lu, D., Batistella, M. (2005) Exploring TM image texture and its relationships with biomass estimation in Rondônia, Brazilian Amazon. *Acta Amazonica*, 35, 249–257.
- Lu, D., Batistella, M., Li, G., Moran, E., Hetrick, S., Freitas, C.D.C., Dutra, L.V., Sant'Anna, S.J.S. (2012) Land use/cover classification in the Brazilian Amazon using satellite images. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47, 1185–1208.
- Magurran, A.E. (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing. Oxford, Reino Unido. pp. 106–115.
- Malhi, Y., Román-Cuesta, R.M. (2008) Analysis of lacunarity and scales of spatial homogeneity in IKONOS images of Amazonian tropical forest canopies. *Remote Sensing of Environment*, 112, 2074–2087.
- Maselli, F., Moriondo, M., Chiesi, M., Chirici, G., Puletti, N., Barbati, A., Corona, P. (2009) Evaluating the effects of environmental changes on the gross primary production of Italian forests. *Remote Sensing*, 1, 1108–1124.
- Materka, A., Strzelecki, M. (1998) Texture analysis methods - A review. *Technical University of Lodz, Institute of Electronics, COST B11*, 1–33.
- Matsushita, B., Yang, W., Chen, J., Onda, Y., Qiu, G. (2007) Sensitivity of the Enhanced Vegetation Index (EVI) and Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) to topographic effects: a case study in high-density cypress forest. *Sensors*, 7, 2636–2651.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. (2005) The gradient concept of landscape structure. *En: Issues and Perspectives in Landscape Ecology* (eds. Wiens, J., Moss, M.). pp. 112–119. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- McGarigal, K., Tagil, S., Cushman, S.A. (2009) Surface metrics: an alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. *Landscape Ecology*, 24, 433–450.

- Means, J., Acker, S., Fitt, B., Renslow, M., Emerson, L., Hendrix, C. (2000) Predicting forest stand characteristics with airborne scanning lidar. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 66, 1367–1371.
- Meave, J.A., Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A. (2001) Diferenciación florística y diversidad β en un paisaje tropical complejo. 1–8.
- Meave, J.A., Romero-Romero, M.A., Salas-Morales, S.H., Pérez-García, E.A., Gallardo-Cruz, J.A. (2012) Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*, 21, 85–100.
- Meyer, P., Staenz, K., Itten, K.I. (1996) Semi-automated procedures for tree species identification in high spatial resolution data from digitized colour infrared-aerial photography. *The International Society for Photogrammetry and Remote Sensing Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 51, 5–16.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E. (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491–505.
- Miller, J., Rogan, J. (2007) Using GIS and remote sensing for ecological mapping and monitoring. *En: Integration of GIS and Remote Sensing* (ed. Mesev, V.). pp. 233–268. John Wiley & Sons. Chichester, Reino Unido.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I., Gough, L. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82, 2381–2396.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H. (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons. Nueva York, EUA.
- Murphy, P., Lugo, A. (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67–88.
- Myneni, R., Maggion, S., Iaquinta, J., Privette, J.L., Gobron, N., Pinty, B., Kimes, D.S., Verstraete, M.M., Williams, D.L. (1995) Optical remote sensing of vegetation: modeling, caveats, and algorithms. *Remote Sensing of Environment*, 51, 169–188.
- Nagendra, H. (2001) Using remote sensing to assess biodiversity. *International Journal of Remote Sensing*, 22, 2377–2400.
- Nagendra, H., Rocchini, D. (2008) High resolution satellite imagery for tropical biodiversity studies: the devil is in the detail. *Biodiversity and Conservation*, 17, 3431–3442.
- Nagendra, H., Rocchini, D., Ghate, R., Sharma, B., Pareeth, S. (2010) Assessing plant diversity in a dry tropical forest: comparing the utility of Landsat and Ikonos satellite images. *Remote Sensing*, 2, 478–496.
- Newton, A.C., Hill, R.A., Echeverria, C., Golicher, D., Rey Benayas, J.M., Cayuela, L., Hinsley, S.A. (2009) Remote sensing and the future of landscape ecology. *Progress in Physical Geography*, 33, 528–546.
- Nixon, M.S., Aguado, A.S. (2012) *Feature Extraction & Image Processing for Computer Vision*. 3ª edición. Academic Press. Oxford, Reino Unido.
- O'Brien, E. (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, 25, 379–398.
- Oindo, B., Skidmore, A. (2002) Interannual variability of NDVI and species richness in Kenya. *International Journal of Remote Sensing*, 23, 285–298.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Roeland Kindt, P., Legendre, P.R., O'Hara, M.R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H. (2013) *vegan: Community Ecology Package*. .
- Oliver, W., Ferrell, G., Tappeiner, J. (1996) Density management of Sierra Nevada Forests. *En: Sierra Nevada Ecosystem Project: Final report to Congress, vol. III* pp. 491–500. University of California. Redding, EUA.
- Omo-Irabor, O.O., Olobaniyi, S.B., Akunna, J., Venus, V., Maina, J.M., Paradzayi, C. (2011)

- Mangrove vulnerability modelling in parts of Western Niger Delta, Nigeria using satellite images, GIS techniques and Spatial Multi-Criteria Analysis (SMCA). *Environmental Monitoring and Assessment*, 178, 39–51.
- Ozdemir, I., Karnieli, A. (2011) Predicting forest structural parameters using the image texture derived from WorldView-2 multispectral imagery in a dryland forest, Israel. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 13, 701–710.
- Palmer, M.W., Earls, P.G., Hoagland, B.W., White, P.S., Wohlgemuth, T. (2002) Quantitative tools for perfecting species lists. *Environmetrics*, 13, 121–137.
- Pau, S., Gillespie, T.W., Wolkovich, E.M. (2012) Dissecting NDVI-species richness relationships in Hawaiian dry forests. *Journal of Biogeography*, 39, 1678–1686.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Oliveira-Filho, A. (2009) Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437–457.
- Pennington, T.D., Sarukhán, J. (2005) *Arboles tropicales de México. Manual para identificación de las principales especies*. 3ª edición. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica. México, México. pp. 523.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A. (2004) Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology*, 175, 147–163.
- Pérez-García, E.A., Gallardo-Cruz J.A., Meave, J.A., (2005) Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma (eds. Halfiter, G., Soberón, J., Koleff, P., Melic, A.). pp. 123–142. m3m-Monografías 3er Milenio, vol. 4. Zaragoza, España.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A. (2006) Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography*, 33, 438–447.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Gallardo, C. (2001) Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56, 19–88.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Villaseñor, J.L., Gallardo-Cruz, J.A., Lebrija-trejos, E.E. (2010) Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica*, 45, 143–161.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Cevallos-Ferriz, S.R.S. (2006) Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botanica Mexicana*, 100, 149–193.
- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J., Stenseth, N.C. (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 503–510.
- Pineda-García, F., Arredondo-Amezcu, L., Ibarra-Manríquez, G. (2007) Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 129–139.
- Plotnick, R.E., Gardner, R.H., O'Neill, R. V. (1993) Lacunarity indices as measures of landscape texture. *Landscape Ecology*, 8, 201–211.
- Ploton, P. (2010) Analyzing canopy heterogeneity of the tropical forests by texture analysis of very-high resolution images—a case study in the Western Ghats of India. *Pondy Papers in Ecology*, 10, 1–68.
- Ploton, P., Péliissier, R., Proisy, C., Flavenot, T., Barbier, N., Rai, S.N., Coueron, P. (2012) Assessing aboveground tropical forest biomass using Google Earth canopy images. *Ecological applications*, 22, 993–1003.
- Pons, T.L., de Jong-van Berkel, Y.E.M. (2004) Species-specific variation in the importance of the spectral quality gradient in canopies as a signal for photosynthetic resource partitioning.

- Annals of Botany*, 94, 725–732.
- Proisy, C., Couteron, P., Fromard, F. (2007) Predicting and mapping mangrove biomass from canopy grain analysis using Fourier-based textural ordination of IKONOS images. *Remote Sensing of Environment*, 109, 379–392.
- Proisy, C., Barbier, N., Guérout, M., Pélissier, R., Gastellu-Etchegorry, J.-P., Grau, E., Couteron, P. (2011) Biomass prediction in tropical forests: the canopy grain approach. *En: Remote Sensing of Biomass: Principles and Applications* (ed. Fatoyinbo, L.). pp. 59–76. InTech. Rijeka, Croatia.
- Psomas, A., Kneubühler, M., Huber, S., Itten, K., Zimmermann, N. (2011) Hyperspectral remote sensing for estimating aboveground biomass and for exploring species richness patterns of grassland habitats. *International Journal of Remote Sensing*, 32, 9007–9031.
- Puissant, A., Hirsch, J., Weber, C. (2005) The utility of texture analysis to improve per-pixel classification for high to very high spatial resolution imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 26, 733–745.
- Putz, F.E., Zuidema, P.A., Pinard, M.A., Boot, R.G.A., Sayer, J.A., Sheil, D., Sist, P., Elias, Vanclay, J.K. (2008) Improved tropical forest management for carbon retention. *PLoS Biology*, 6, e166.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espirito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L.P.C., Powers, J.S., Neves, F.D.S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R., Sanchez-Montoya, G. (2009) Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014–1024.
- Quigley, M., Platt, W. (2003) Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. *Ecological Monographs*, 73, 87–106.
- R Core Team. (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Rao, P.V.N., Sai, M.V.R.S., Sreenivas, K., Rao, M.V.K., Rao, B.R.M., Dwivedi, R.S., Venkataratnam, L. (2002) Textural analysis of IRS-1D panchromatic data for land cover classification. *International Journal of Remote Sensing*, 23, 3327–3345.
- Reeves, M.C., Zhao, M., Running, S.W. (2006) Applying Improved Estimates of MODIS Productivity to Characterize Grassland Vegetation Dynamics. *Rangeland Ecology & Management*, 59, 1–10.
- Richards, J.A. (2013) *Remote Sensing Digital Image Analysis*. Springer. Nueva York, EUA.
- Ricker, M., Ramírez-Krauss, I., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Ramos, C.H., González-Medellín, G., Gómez-Rodríguez, G., Palacio-Prieto, J.L., Hernández, H.M. (2007) Optimizing conservation of forest diversity: a country-wide approach in Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16, 1927–1957.
- Rocchini, D. (2013) Seeing the unseen by remote sensing: satellite imagery applied to species distribution modelling. *Journal of Vegetation Science*, 24, 209–210.
- Rocchini, D., Balkenhol, N., Carter, G.A., Foody, G.M., Gillespie, T.W., He, K.S., Kark, S., Levin, N., Lucas, K., Luoto, M., Nagendra, H., Oldeland, J., Ricotta, C., Southworth, J., Neteler, M. (2010) Remotely sensed spectral heterogeneity as a proxy of species diversity: Recent advances and open challenges. *Ecological Informatics*, 5, 318–329.
- Rocchini, D., Vannini, A. (2010) What is up? Testing spectral heterogeneity versus NDVI relationship using quantile regression. *International Journal of Remote Sensing*, 31, 2745–2756.
- Rocchini, D., Chiarucci, A., Loisel, S.A. (2004) Testing the spectral variation hypothesis by using satellite multispectral images. *Acta Oecologica*, 26, 117–120.
- Rocchini, D., McGlenn, D., Ricotta, C., Neteler, M., Wohlgemuth, T. (2011) Landscape complexity

- and spatial scale influence the relationship between remotely sensed spectral diversity and survey-based plant species richness. *Journal of Vegetation Science*, 22, 688–698.
- Rocchini, D., Dadalt, L., Delucchi, L., Neteler, M., Palmer, M.W. (2014) Disentangling the role of remotely sensed spectral heterogeneity as a proxy for North American plant species richness. *Community Ecology*, 15, 37–43.
- Ruiz, L., Fdez-Sarría, A., Recio, J. (2004) Texture feature extraction for classification of remote sensing data using wavelet decomposition: a comparative study. *International Archives of Photogrammetry and Remote Sensing*, 35, 1682–1750.
- Running, S., Loveland, T., Pierce, L. (1994) A vegetation classification logic based on remote sensing for use in global biogeochemical models. *Ambio*, 23, 77–81.
- Rzedowski, J. (2006) *Vegetación de México*. Primera edición. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México. pp. 200–214.
- Sampaio, E., Silva, G. (2005) Biomass equations for Brazilian semiarid caatinga plants. *Acta Botanica Brasílica*, 19, 935–943.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Portillo-Quintero, C. (2011) extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. *En: Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (eds. Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G.). pp. 45–57. Island Press. Washington, DC, EUA.
- Sarker, L.R., Nichol, J.E. (2011) Improved forest biomass estimates using ALOS AVNIR-2 texture indices. *Remote Sensing of Environment*, 115, 968–977.
- Schowengerdt, R.A. (2007) *Remote Sensing: Models and Methods for Image Processing*. 3ª edición. Academic Press. Londres, Reino Unido.
- Shaw, G., Burke, H.K. (2003) Spectral imaging for remote sensing. *Lincoln Laboratory Journal*, 14, 3–28.
- Shuman, C.S., Ambrose, R.F. (2003) A comparison of remote sensing and ground-based methods for monitoring wetland restoration success. *Restoration Ecology*, 11, 325–333.
- Šimová, I., Li, Y.M., Storch, D. (2013) Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. *Journal of Ecology*, 101, 161–170.
- Slik, J.W.F., Aiba, S.-I., Brearley, F.Q., Cannon, C.H., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J., Paoli, G., Poulsen, A.D., Raes, N., Sheil, D., Sidiyasa, K., Suzuki, E., van Valkenburg, J.L.C.H. (2010) Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 50–60.
- Sobrino, J.A., Raissouni, N. (2000) Toward remote sensing methods for land cover dynamic monitoring: Application to Morocco. *International Journal of Remote Sensing*, 21, 353–366.
- Solberg, A.H.S. (1999) Contextual data fusion applied to forest map revision. *Proceedings of the Institute of Electrical and Electronics Engineers Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 37, 1234–1243.
- Song, C., Gray, J.M., Gao, F. (2011) Remote sensing of vegetation with landsat imagery. *En: Advances in Environmental Remote Sensing: Sensors, Algorithms, and Applications* (ed. Weng, Q.). pp. 3–29. CRC Press. Boca Raton, EUA.
- Spiegelberger, T., Gillet, F., Amiaud, B., Thébault, A., Mariotte, P., Buttler, A. (2012) How do plant community ecologists consider the complementarity of observational, experimental and theoretical modelling approaches? *Plant Ecology and Evolution*, 145, 4–12.
- Sprintsin, M., Berliner, P., Cohen, S., Karnieli, A. (2013) Using multispectral spaceborne imagery to assess mean tree height in a dryland plantation. *International Scholarly Research Notices Forestry*, 2013, 1–8.
- Srinivasan, G.N., Shobha, G. (2008) Statistical texture analysis. *Proceedings of World Academy of Science, Engineering and Technology*, 36, 1264–1269.

- Terkenli, T.S. (2005) New landscape spatialities: the changing scales of function and symbolism. *Landscape and Urban Planning*, 70, 165–176.
- Thorhallsdottir, T. (1990) The dynamics of a grassland community: a simultaneous investigation of spatial and temporal heterogeneity at various scales. *The Journal of Ecology*, 78, 884–908.
- Torio, D.D. (2007) Modelling canopy density variations from remotely sensed data: implication on monitoring floristic and macro-benthic properties of mangrove ecosystems. 62.
- Trejo, I. (2010) Las selvas secas del Pacífico mexicano. *En: Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México* (eds. Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Dirzo, R., Bezaury, J.). pp. 41–51. Fondo de Cultura Económica. México, México.
- Trejo, I., Dirzo, R. (2000) Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94, 133–142.
- Trejo, I., Dirzo, R. (2002) Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2063–2084.
- Tucker, C., Sellers, P. (1986) Satellite remote sensing of primary production. *International Journal of Remote Sensing*, 7, 1395–1416.
- Tucker, C.J. (1980) A spectral method for determining the percentage of green herbage material in clipped samples. *Remote Sensing of Environment*, 9, 175–181.
- Turner, M. (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 171–197.
- Turner, M.G., Donato, D.C., Romme, W.H. (2012) Consequences of spatial heterogeneity for ecosystem services in changing forest landscapes: priorities for future research. *Landscape Ecology*, 28, 1081–1097.
- Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., Steininger, M. (2003) Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 306–314.
- Van der Maarel, E. (2005) Vegetation ecology: an overview. *En: Vegetation Ecology* (ed. van der Maarel, E.). pp. 1–51. Blackwell Publishing. Oxford, Reino Unido.
- Van der Meer, F. (2012) Remote-sensing image analysis and geostatistics. *International Journal of Remote Sensing*, 33, 5644–5676.
- Venterink, H.O., Wassen, M., Verkroost, A., De Ruiter, P. (2003) Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, 84, 2191–2199.
- Viedma, O., Torres, I., Pérez, B., Moreno, J.M. (2012) Modeling plant species richness using reflectance and texture data derived from QuickBird in a recently burned area of Central Spain. *Remote Sensing of Environment*, 119, 208–221.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. (1997) human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277, 494–499.
- Wagner, H., Fortin, M. (2005) Spatial analysis of landscapes: concepts and statistics. *Ecology*, 86, 1975–1987.
- Waide, R., Willig, M., Steiner, C., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S., Juday, G., Parmenter, R. (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 257–300.
- Wang, H.-Q., Tuominen, L.K., Tsai, C.-J. (2011) SLIM: a sliding linear model for estimating the proportion of true null hypotheses in datasets with dependence structures. *Bioinformatics*, 27, 225–231.
- Wang, J.-W., Chen, C., Chien, W.-M., Tsai, C.-M. (1998) Texture classification using non-separable two-dimensional wavelets. *Pattern Recognition Letters*, 19, 1225–1234.
- Wang, K., Franklin, S.E., Guo, X., Cattet, M. (2010) Remote sensing of ecology, biodiversity and conservation: a review from the perspective of remote sensing specialists. *Sensors*, 10, 9647–9667.

- Wang, K., Xiang, W.-N., Guo, X., Liu, J. (2012) Remote sensing of forestry studies. *En: Global Perspectives on Sustainable Forest Management* (ed. Okia, C.A.). pp. 205–216. InTech. Shanghai, China.
- Watt, A. (1947) Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology*, 35, 1–22.
- Wellenreuther, M., Larson, K.W., Svensson, E.I. (2012) Climatic niche divergence or conservatism? Environmental niches and range limits in ecologically similar damselflies. *Ecology*, 93, 1353–1366.
- Xie, Y., Sha, Z., Yu, M. (2008) Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review. *Journal of Plant Ecology*, 1, 9–23.
- Zhang, X., Friedl, M.A., Schaaf, C.B., Strahler, A.H., Hodges, J.C.F., Gao, F., Reed, B.C., Huete, A.R. (2003) Monitoring vegetation phenology using MODIS. *Remote Sensing of Environment*, 84, 471–475.
- Zhao, M., Running, S. (2008) Remote sensing of terrestrial primary production and carbon cycle. *En: Advances in Land Remote Sensing: System, Modeling, Inversion and Application* (ed. Liang, S.). pp. 423–444. Springer. Amsterdam, Holanda.
- Zheng, G., Chen, J.M., Tian, Q.J., Ju, W.M., Xia, X.Q. (2007) Combining remote sensing imagery and forest age inventory for biomass mapping. *Journal of Environmental Management*, 85, 616–623.
- Zhu, C., Yang, X. (1998) Study of remote sensing image texture analysis and classification using wavelet. *International Journal of Remote Sensing*, 19, 3197–3203.

Apéndices

Apéndice 1. Coeficientes de los mejores modelos descriptivos y predictivos obtenidos para los atributos de área basal (AB), altura promedio (AP), altura promedio de los diez individuos más altos (AP₁₀) y densidad de individuos (D) del BTC. Se muestran sólo los mejores modelos descriptivos (Desc.) y su correspondiente modelo predictivo (Pred.). El símbolo × denota la interacción entre las métricas incluidas en el modelo, mientras que las letras negritas señalan al modelo con mayor ajuste para cada atributo del BTC que resultó modelable.

Atributo del BTC	Modelo	Intercepto	Coefficiente	Métrica	Coefficiente	Métrica	Coefficiente	Métrica	R ²
AB	Desc.	-7.130	-0.425	NIR_{DIS}	2.201	NIR_{ent}	0.028	R_{var}	0.58
	Pred.	-7.121	-0.425	NIR_{DIS}	2.199	NIR_{ent}	0.028	R_{var}	0.52
AP	Desc.	1.858	-1.104	NIR _{HOM}	0.580	EVI _{med}			0.50
	Pred.	0.944	-2.15×10 ⁻⁷	R _{ses}	1.287	NDVI _{med}			0.41
	Desc.	0.003	3.961	PAN_{med}	204.833	PAN_{var}	-425.053	PAN_{med} × PAN_{var}	0.60
	Pred.	0.009	3.948	PAN_{med}	203.918	PAN_{var}	-423.028	PAN_{med} × PAN_{var}	0.44
AP ₁₀	Desc.	2.058	49.763	PAN_{var}					0.29
	Pred.	2.059	49.457	PAN_{var}					0.06
D	Desc.	8.148	-0.304	R_{DIS}	-0.920	NIR_{DIS}	0.978	EVI_{DIS}	0.66
	Pred.	8.148	-0.303	R_{DIS}	-0.920	NIR_{DIS}	0.978	EVI_{DIS}	0.52
	Desc.	15.496	-1.573	PAN _{ent}	-54.821	PAN _{SMA}			0.55
	Pred.	14.462	-1.396	PAN _{ent}	9.5×10 ⁻⁵	PAN _{ses}			0.48

Apéndice 2. Matrices de correlaciones entre las métricas extraídas de la misma banda ($n = 32$), del conjunto de MS (R, NIR, NDVI, EVI). Los asteriscos representan la significancia de las correlaciones: el símbolo *** denota correlaciones altamente significativas ($p < 0.001$), ** correlaciones muy significativas ($p < 0.01$) y * correlaciones significativas ($p < 0.05$). Las correlaciones que no presentan ninguno de estos tres símbolos corresponden a correlaciones no significativas.

Métricas	R _{int}	R _{med}	R _{var}	R _{ent}	R _{ses}	R _{MED}	R _{VAR}	R _{HOM}	R _{CON}	R _{DIS}	R _{ENT}	R _{SMA}
R _{int}	–											
R _{med}	0.52**	–										
R _{var}	0.95***	0.59***	–									
R _{ent}	0.75***	0.56***	0.75***	–								
R _{ses}	-0.35*	-0.52**	-0.43*	-0.56***	–							
R _{MED}	0.52**	1.00***	0.59***	0.56***	-0.51**	–						
R _{VAR}	0.95***	0.59***	1.00***	0.76***	-0.43*	0.59***	–					
R _{HOM}	-0.59***	-0.56***	-0.56***	-0.75***	0.39*	-0.56***	-0.56***	–				
R _{CON}	0.87***	0.62***	0.85***	0.79***	-0.43*	0.62***	0.86***	-0.85***	–			
R _{DIS}	0.75***	0.62***	0.73***	0.82***	-0.44*	0.62***	0.74***	-0.96***	0.96***	–		
R _{ENT}	0.68***	0.58***	0.66***	0.95***	-0.54**	0.58***	0.66***	-0.89***	0.83***	0.91***	–	
R _{SMA}	-0.59***	-0.51**	-0.57***	-0.9***	0.46**	-0.51**	-0.57***	0.88***	-0.75***	-0.86***	-0.96***	–
R _{COR}	0.80***	0.42*	0.83***	0.82***	-0.42*	0.42*	0.83***	-0.36*	0.59***	0.49**	0.64***	-0.58***

Métricas	NIR _{int}	NIR _{med}	NIR _{var}	NIR _{ent}	NIR _{ses}	NIR _{MED}	NIR _{VAR}	NIR _{HOM}	NIR _{CON}	NIR _{DIS}	NIR _{ENT}	NIR _{SMA}
NIR _{int}	–											
NIR _{med}	0.56***	–										
NIR _{var}	0.93***	0.52**	–									
NIR _{ent}	0.62***	0.36*	0.76***	–								
NIR _{ses}	-0.14	-0.34	-0.19	-0.18	–							
NIR _{MED}	0.56***	1***	0.52**	0.37*	-0.33	–						
NIR _{VAR}	0.93***	0.52**	1***	0.77***	-0.19	0.52**	–					
NIR _{HOM}	-0.7***	-0.4*	-0.72***	-0.74***	0.25	-0.41*	-0.73***	–				
NIR _{CON}	0.8***	0.53**	0.84***	0.72***	-0.19	0.53**	0.84***	-0.9***	–			
NIR _{DIS}	0.78***	0.49**	0.81***	0.75***	-0.22	0.49**	0.81***	-0.96***	0.98***	–		
NIR _{ENT}	0.8***	0.39*	0.87***	0.87***	-0.23	0.39*	0.88***	-0.9***	0.87***	0.9***	–	
NIR _{SMA}	-0.7***	-0.31	-0.8***	-0.87***	0.27	-0.31	-0.8***	0.88***	-0.81***	-0.85***	-0.98***	–
NIR _{COR}	0.61***	0.26	0.68***	0.53**	-0.05	0.26	0.69***	-0.16	0.22	0.2	0.5**	-0.47**

Métricas	NDVI _{int}	NDVI _{med}	NDVI _{var}	NDVI _{ent}	NDVI _{ses}	NDVI _{MED}	NDVI _{VAR}	NDVI _{HOM}	NDVI _{CON}	NDVI _{DIS}	NDVI _{ENT}	NDVI _{SMA}
NDVI _{int}	–											
NDVI _{med}	-0.73***	–										
NDVI _{var}	0.91***	-0.65***	–									
NDVI _{ent}	0.02	-0.07	0.11	–								
NDVI _{ses}	0.57***	-0.61***	0.39**	-0.12	–							
NDVI _{MED}	-0.72***	1***	-0.65***	-0.06	-0.6***	–						
NDVI _{VAR}	0.91***	-0.66***	1***	0.1	0.4*	-0.65***	–					
NDVI _{HOM}	-0.73***	0.84***	-0.57***	0.11	-0.77***	0.85***	-0.58***	–				
NDVI _{CON}	0.8***	-0.8***	0.69***	-0.15	0.53**	-0.8***	0.7***	-0.87***	–			
NDVI _{DIS}	0.79***	-0.84***	0.65***	-0.14	0.66***	-0.84***	0.66***	-0.96***	0.97***	–		
NDVI _{ENT}	0.81***	-0.82***	0.65***	-0.09	0.84***	-0.82***	0.66***	-0.96***	0.86***	0.94***	–	
NDVI _{SMA}	-0.66***	0.71***	-0.47**	0.13	-0.96***	0.71***	-0.48**	0.89***	-0.66***	-0.79***	-0.93***	–
NDVI _{COR}	0.68***	-0.26	0.73***	0.21	0.39*	-0.25	0.72***	-0.25	0.28	0.28	0.46**	-0.37*

Métricas	EVI _{int}	EVI _{med}	EVI _{var}	EVI _{ent}	EVI _{ses}	EVI _{MED}	EVI _{VAR}	EVI _{HOM}	EVI _{CON}	EVI _{DIS}	EVI _{ENT}	EVI _{SMA}
EVI _{int}	–											
EVI _{med}	0.37*	–										
EVI _{var}	0.79***	0.06	–									
EVI _{ent}	-0.01	0.09	0.07	–								
EVI _{ses}	0.08	-0.38*	0.12	-0.25	–							
EVI _{MED}	0.37*	1***	0.07	0.1	-0.38*	–						
EVI _{VAR}	0.8***	0.06	1***	0.06	0.13	0.07	–					
EVI _{HOM}	-0.59***	-0.22	-0.47**	0	-0.2	-0.22	-0.48**	–				
EVI _{CON}	0.7***	0.18	0.63***	-0.09	0.17	0.18	0.64***	-0.89***	–			
EVI _{DIS}	0.68***	0.19	0.57***	-0.08	0.18	0.19	0.58***	-0.95***	0.98***	–		
EVI _{ENT}	0.78***	0.15	0.75***	-0.07	0.31	0.15	0.76***	-0.81***	0.87***	0.87***	–	
EVI _{SMA}	-0.72***	-0.17	-0.71***	0.06	-0.32	-0.17	-0.72***	0.79***	-0.81***	-0.83***	-0.98***	–
EVI _{COR}	0.66***	0.1	0.82***	0.12	0.11	0.1	0.82***	-0.18	0.28	0.24	0.63***	-0.63***

Apéndice 3. Correlaciones entre las métricas extraídas de PAN ($n = 32$). Los asteriscos representan la significancia de las correlaciones: el símbolo *** denota correlaciones altamente significativas ($p < 0.001$), ** correlaciones muy significativas ($p < 0.01$) y * correlaciones significativas ($p < 0.05$). Las correlaciones que no presentan ninguno de estos tres símbolos corresponden a correlaciones no significativas.

Métricas	PAN _{int}	PAN _{med}	PAN _{var}	PAN _{ent}	PAN _{ses}	PAN _{MED}	PAN _{VAR}	PAN _{HOM}	PAN _{CON}	PAN _{DIS}	PAN _{ENT}	PAN _{SMA}
PAN _{int}	–											
PAN _{med}	0.5**	–										
PAN _{var}	0.7***	0.05	–									
PAN _{ent}	0.84***	0.34	0.92***	–								
PAN _{ses}	0.45*	-0.41*	0.65***	0.58***	–							
PAN _{MED}	0.57***	0.88***	0.1	0.4*	-0.19	–						
PAN _{VAR}	0.75***	0.24	0.83***	0.83***	0.56***	0.45**	–					
PAN _{HOM}	-0.59***	-0.17	-0.49**	-0.59***	-0.57***	-0.49**	-0.79***	–				
PAN _{CON}	0.6***	0.25	0.54**	0.63***	0.49**	0.55**	0.87***	-0.94***	–			
PAN _{DIS}	0.6***	0.22	0.52**	0.62***	0.52**	0.54**	0.85***	-0.97***	0.99***	–		
PAN _{ENT}	0.72***	0.19	0.7***	0.77***	0.65***	0.5**	0.93***	-0.94***	0.94***	0.96***	–	
PAN _{SMA}	-0.66***	-0.02	-0.67***	-0.73***	-0.79***	-0.34	-0.81***	0.91***	-0.83***	-0.87***	-0.95***	–
PAN _{COR}	0.48**	0.46**	0.15	0.34	0.13	0.7***	0.58***	-0.72***	0.73***	0.74***	0.68***	-0.58***

Apéndice 4. Matrices de correlaciones entre métricas extraídas de distintas bandas ($n = 32$) del conjunto de MS (R, NIR, NDVI, EVI). Los asteriscos representan la significancia de las correlaciones: el símbolo *** denota correlaciones altamente significativas ($p < 0.001$), ** correlaciones muy significativas ($p < 0.01$) y * correlaciones significativas ($p < 0.05$). Las correlaciones que no presentan ninguno de estos tres símbolos corresponden a correlaciones no significativas.

Métricas	R _{int}	R _{med}	R _{var}	R _{ent}	R _{ses}	R _{MED}	R _{VAR}	R _{HOM}	R _{CON}	R _{DIS}	R _{ENT}	R _{SMA}	R _{COR}
NIR _{int}	0.18	-0.02	0.21	0.16	-0.2	-0.01	0.2	-0.05	0.19	0.14	0.11	-0.01	0.2
NIR _{med}	0.01	0.23	0.03	0	-0.3	0.24	0.04	0.08	0.05	0.01	-0.02	0.16	0
NIR _{var}	0.23	-0.05	0.28	0.18	-0.24	-0.04	0.27	-0.02	0.2	0.13	0.1	0	0.27
NIR _{ent}	0.07	-0.2	0.11	0.05	-0.19	-0.2	0.09	0.01	0.06	0.03	-0.02	0.07	0.07
NIR _{ses}	-0.02	0.27	0.01	0.23	-0.22	0.26	0	-0.28	0.07	0.18	0.28	-0.32	0.09
NIR _{MED}	0.01	0.23	0.03	0	-0.3	0.24	0.04	0.08	0.05	0.01	-0.02	0.16	0
NIR _{VAR}	0.23	-0.06	0.27	0.18	-0.24	-0.05	0.26	-0.02	0.2	0.12	0.1	0	0.27
NIR _{HOM}	0.01	0.3	-0.05	0.01	0.25	0.3	-0.04	0.04	-0.12	-0.1	-0.02	-0.05	0.08
NIR _{CON}	0.01	-0.27	0.05	0.02	-0.3	-0.26	0.04	0.07	0.06	0.02	-0.01	0.13	0.01
NIR _{DIS}	-0.01	-0.3	0.03	-0.01	-0.26	-0.3	0.03	0.03	0.07	0.04	-0.01	0.12	-0.04
NIR _{ENT}	0.1	-0.29	0.13	0.07	-0.16	-0.28	0.12	-0.05	0.15	0.11	0.05	0.01	0.05
NIR _{SMA}	-0.1	0.34	-0.13	-0.08	0.13	0.34	-0.12	0.04	-0.14	-0.1	-0.05	0	-0.06
NIR _{COR}	0.44*	0.24	0.44*	0.34	-0.14	0.24	0.43*	-0.17	0.33	0.25	0.24	-0.22	0.49**

Métricas	R_{int}	R_{med}	R_{var}	R_{ent}	R_{ses}	R_{MED}	R_{VAR}	R_{HOM}	R_{CON}	R_{DIS}	R_{ENT}	R_{SMA}	R_{COR}
NDVI_{int}	0.76***	0.35*	0.78***	0.58***	-0.12	0.34	0.78***	-0.42*	0.64***	0.54***	0.5**	-0.5**	0.66***
NDVI_{med}	-0.37*	-0.46**	-0.41*	-0.39*	0.16	-0.45**	-0.41*	0.39*	-0.36*	-0.37*	-0.4*	0.47**	-0.35**
NDVI_{var}	0.71***	0.33	0.82***	0.48**	-0.21	0.32	0.81***	-0.34	0.58***	0.46**	0.38*	-0.37*	0.65***
NDVI_{ent}	-0.01	0.25	0.1	0.09	-0.35*	0.25	0.08	-0.06	0.05	0.05	0.05	-0.02	0.05
NDVI_{ses}	0.37*	0.33	0.36*	0.55**	0.07	0.33	0.35*	-0.59***	0.49**	0.56***	0.61***	-0.71***	0.33
NDVI_{MED}	-0.37*	-0.46**	-0.41*	-0.39*	0.16	-0.45*	-0.4*	0.39*	-0.36*	-0.37*	-0.4*	0.47**	-0.35*
NDVI_{VAR}	0.72***	0.34	0.82***	0.49**	-0.22	0.33	0.81***	-0.34	0.59***	0.47**	0.39*	-0.38*	0.65***
NDVI_{HOM}	-0.4*	-0.25	-0.37*	-0.52**	0.03	-0.24	-0.37*	0.6***	-0.48**	-0.55**	-0.58***	0.67***	-0.34
NDVI_{CON}	0.39*	0.04	0.37*	0.37*	-0.03	0.03	0.37*	-0.3	0.33	0.31	0.35	-0.41*	0.38*
NDVI_{DIS}	0.4*	0.13	0.38*	0.45**	-0.03	0.12	0.38*	-0.45**	0.41*	0.43*	0.47**	-0.55**	0.37*
NDVI_{ENT}	0.5**	0.3	0.49**	0.62***	-0.08	0.29	0.49**	-0.62***	0.56***	0.6***	0.64***	-0.71***	0.45**
NDVI_{SMA}	-0.4*	-0.33	-0.38*	-0.58***	-0.01	-0.32	-0.38*	0.63***	-0.52**	-0.6***	-0.64***	0.75***	-0.36*
NDVI_{COR}	0.74***	0.38*	0.82***	0.65***	-0.34	0.38*	0.82***	-0.39*	0.66***	0.55**	0.52**	-0.45**	0.72***

Métricas	R_{int}	R_{med}	R_{var}	R_{ent}	R_{ses}	R_{MED}	R_{VAR}	R_{HOM}	R_{CON}	R_{DIS}	R_{ENT}	R_{SMA}	R_{COR}
EVI_{int}	0.39*	0.07	0.44*	0.28	-0.18	0.08	0.43*	-0.12	0.35	0.26	0.20	-0.10	0.37*
EVI_{med}	-0.12	0.01	-0.12	-0.15	-0.16	0.02	-0.11	0.21	-0.09	-0.13	-0.17	0.30	-0.12
EVI_{var}	0.67***	0.28	0.78***	0.45**	-0.26	0.27	0.76***	-0.30	0.60***	0.46***	0.35**	-0.27	0.59***
EVI_{ent}	-0.04	0.23	0.05	0.06	-0.38*	0.23	0.04	-0.02	-0.01	0.00	0.02	0.02	0.03
EVI_{ses}	0.09	-0.14	0.08	0.26	-0.03	-0.15	0.08	-0.27	0.16	0.22	0.28	-0.35*	0.14
EVI_{MED}	-0.12	0.01	-0.11	-0.15	-0.16	0.02	-0.11	0.21	-0.09	-0.13	-0.17	0.30	-0.12
EVI_{VAR}	0.67***	0.27	0.77***	0.45**	-0.26	0.27	0.76***	-0.30	0.60***	0.46***	0.35**	-0.26	0.59***
EVI_{HOM}	-0.14	0.15	-0.16	-0.24	0.27	0.15	-0.15	0.31	-0.31	-0.33	-0.30	0.25	-0.05
EVI_{CON}	0.25	-0.16	0.28	0.27	-0.28	-0.15	0.28	-0.18	0.30	0.26	0.25	-0.16	0.22
EVI_{DIS}	0.20	-0.17	0.22	0.25	-0.28	-0.17	0.22	-0.22	0.29	0.28	0.26	-0.19	0.14
EVI_{ENT}	0.37**	-0.07	0.40*	0.38*	-0.21	-0.06	0.39*	-0.30	0.41*	0.38*	0.35*	-0.27	0.31
EVI_{SMA}	-0.31	0.15	-0.34	-0.31	0.15	0.15	-0.33	0.26	-0.35*	-0.32	-0.28	0.21	-0.25
EVI_{COR}	0.63***	0.31	0.67***	0.46**	-0.13	0.31	0.66***	-0.29	0.53**	0.43**	0.35*	-0.29	0.57***

Métricas	NIR_{int}	NIR_{med}	NIR_{var}	NIR_{ent}	NIR_{ses}	NIR_{MED}	NIR_{VAR}	NIR_{HOM}	NIR_{CON}	NIR_{DIS}	NIR_{ENT}	NIR_{SMA}	NIR_{COR}
NDVI_{int}	-0.11	-0.49**	-0.04	-0.04	0.10	-0.49**	-0.04	0.17	-0.26	-0.24	-0.08	0.02	0.28
NDVI_{med}	0.46**	0.73***	0.42*	0.40*	-0.50**	0.73***	0.43*	-0.53**	0.60***	0.59***	0.49**	-0.45**	0.00
NDVI_{var}	0.01	-0.40*	0.10	0.10	0.13	-0.40*	0.10	0.02	-0.12	-0.10	0.06	-0.11	0.33
NDVI_{ent}	-0.03	0.13	0.06	0.30	0.03	0.13	0.05	-0.04	0.02	0.00	-0.02	0.01	0.09
NDVI_{ses}	-0.32	-0.50**	-0.30	-0.28	0.28	-0.50**	-0.30	0.37*	-0.49**	-0.47**	-0.26	0.21	0.11
NDVI_{MED}	0.46**	0.73***	0.42*	0.40*	-0.50**	0.73***	0.43*	-0.54**	0.60***	0.59***	0.49**	-0.45**	0.00
NDVI_{VAR}	0.01	-0.40**	0.10	0.09	0.14	-0.40*	0.09	0.03	-0.12	-0.10	0.06	-0.10	0.33
NDVI_{HOM}	0.35	0.76***	0.34	0.26	-0.39*	0.76***	0.34	-0.33	0.46**	0.42*	0.27	-0.21	-0.02
NDVI_{CON}	-0.23	-0.78***	-0.17	-0.10	0.33	-0.78***	-0.17	0.17	-0.27	-0.23	-0.10	0.03	0.08
NDVI_{DIS}	-0.29	-0.79***	-0.25	-0.18	0.38*	-0.79***	-0.25	0.24	-0.35*	-0.32	-0.17	0.11	0.04
NDVI_{ENT}	-0.28	-0.69***	-0.24	-0.16	0.38*	-0.68***	-0.24	0.28	-0.40*	-0.37*	-0.18	0.12	0.12
NDVI_{SMA}	0.35	0.61***	0.33	0.27	-0.33	0.61***	0.33	-0.37*	0.50**	0.47**	0.27	-0.21	-0.08
NDVI_{COR}	0.14	0.05	0.27	0.29	-0.05	0.05	0.27	-0.10	0.07	0.07	0.24	-0.29	0.46**

Métricas	NIR_{int}	NIR_{med}	NIR_{var}	NIR_{ent}	NIR_{ses}	NIR_{MED}	NIR_{VAR}	NIR_{HOM}	NIR_{CON}	NIR_{DIS}	NIR_{ENT}	NIR_{SMA}	NIR_{COR}
EVI_{int}	0.89***	0.39*	0.85***	0.65***	-0.17	0.39*	0.85***	-0.62***	0.64***	0.65***	0.77***	-0.72***	0.69***
EVI_{med}	0.57***	0.97***	0.52**	0.41*	-0.4*	0.97***	0.53**	-0.48**	0.59***	0.57***	0.46**	-0.38*	0.19
EVI_{var}	0.6***	0.13	0.7***	0.58***	-0.07	0.14	0.69***	-0.45**	0.43*	0.44*	0.61***	-0.59***	0.69***
EVI_{ent}	0	0.15	0.08	0.28	0.03	0.15	0.07	-0.05	0.05	0.02	-0.01	0.01	0.09
EVI_{ses}	0.02	-0.41*	-0.01	0.07	0.53**	-0.4*	0	-0.03	-0.03	0	0.16	-0.21	0.16
EVI_{MED}	0.57***	0.97***	0.53**	0.41*	-0.4*	0.97***	0.53**	-0.48**	0.59***	0.57***	0.46**	-0.38*	0.19
EVI_{VAR}	0.61***	0.13	0.7***	0.58***	-0.07	0.14	0.7***	-0.46**	0.44*	0.45*	0.62***	-0.6***	0.69***
EVI_{HOM}	-0.62***	-0.18	-0.6***	-0.66***	0.02	-0.18	-0.61***	0.86***	-0.75***	-0.81***	-0.79***	0.77***	-0.17
EVI_{CON}	0.71***	0.16	0.76***	0.67***	-0.02	0.16	0.76***	-0.81***	0.84***	0.85***	0.82***	-0.79***	0.29
EVI_{DIS}	0.69***	0.16	0.71***	0.68***	-0.01	0.16	0.71***	-0.85***	0.82***	0.86***	0.83***	-0.8***	0.24
EVI_{ENT}	0.68***	0.15	0.75***	0.78***	0	0.15	0.75***	-0.72***	0.69***	0.72***	0.87***	-0.87***	0.54**
EVI_{SMA}	-0.61***	-0.14	-0.7***	-0.81***	0.08	-0.15	-0.71***	0.73***	-0.66***	-0.71***	-0.87***	0.91***	-0.51**
EVI_{COR}	0.43*	0.18	0.53**	0.52**	-0.12	0.18	0.53**	-0.18	0.16	0.16	0.47**	-0.49**	0.83***

Métricas	NDVI_{int}	NDVI_{med}	NDVI_{var}	NDVI_{ent}	NDVI_{ses}	NDVI_{MED}	NDVI_{VAR}	NDVI_{HOM}	NDVI_{CON}	NDVI_{DIS}	NDVI_{ENT}	NDVI_{SMA}	NDVI_{int}
EVI_{int}	0.23	0.23	0.33	-0.01	-0.15	0.23	0.33	0.12	0.03	-0.04	-0.02	0.14	0.38*
EVI_{med}	-0.6***	0.87***	-0.5**	0.07	-0.59***	0.87***	-0.5**	0.85***	-0.83***	-0.86***	-0.79***	0.7***	-0.06
EVI_{var}	0.61***	-0.14	0.75***	0.11	0.13	-0.13	0.75***	-0.15	0.3	0.24	0.3	-0.15	0.74***
EVI_{ent}	-0.05	-0.04	0.05	0.99***	-0.18	-0.04	0.04	0.16	-0.19	-0.18	-0.16	0.19	0.14
EVI_{ses}	0.18	-0.28	0.21	-0.23	0.44*	-0.28	0.22	-0.4*	0.39*	0.41*	0.46**	-0.46**	0.09
EVI_{MED}	-0.6***	0.86***	-0.49**	0.07	-0.59***	0.87***	-0.5**	0.85***	-0.83***	-0.86***	-0.79***	0.7***	-0.05
EVI_{VAR}	0.61***	-0.13	0.75***	0.1	0.13	-0.13	0.74***	-0.15	0.3	0.24	0.3	-0.15	0.74***
EVI_{HOM}	-0.08	-0.24	-0.11	-0.02	0.07	-0.24	-0.11	0.06	-0.13	-0.11	-0.08	-0.02	-0.13
EVI_{CON}	0.18	0.17	0.25	-0.09	-0.14	0.17	0.26	-0.04	0.24	0.17	0.1	0.08	0.23
EVI_{DIS}	0.14	0.2	0.2	-0.08	-0.14	0.2	0.2	-0.06	0.22	0.16	0.09	0.07	0.18
EVI_{ENT}	0.31	0.12	0.36*	-0.03	0.07	0.12	0.36*	-0.13	0.26	0.22	0.26	-0.11	0.49**
EVI_{SMA}	-0.27	-0.18	-0.32	0.02	-0.04	-0.18	-0.33	0.09	-0.22	-0.18	-0.21	0.08	-0.49**
EVI_{COR}	0.54**	-0.1	0.59***	0.17	0.26	-0.09	0.59***	-0.14	0.18	0.16	0.31	-0.23	0.82***