



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD DE COMUNIDADES VEGETALES TROPICALES A
PARTIR DE DATOS ESPECTRALES FOLIARES**

TESIS

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JOSÉ ISRAEL FLORES PUERTO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. LUIS DANIEL AVILA CABADILLA
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MERIDA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MARIANA YÓLOTL ALVAREZ AÑORVE
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MERIDA, UNAM

Dr. JEAN FRANCOIS MAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN GEOGRAFÍA AMBIENTAL, UNAM

MORELIA, MICHOACAN, AGOSTO, 2020



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 AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD DE COMUNIDADES VEGETALES TROPICALES A
PARTIR DE DATOS ESPECTRALES FOLIARES**

TESIS

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JOSÉ ISRAEL FLORES PUERTO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. LUIS DANIEL AVILA CABADILLA
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MERIDA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MARIANA YÓLOTL ALVAREZ AÑORVE
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MERIDA, UNAM

Dr. JEAN FRANCOIS MAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN GEOGRAFÍA AMBIENTAL, UNAM

MORELIA, MICHOACAN, 2020

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

OFICIO CPCB/469/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Evolutiva, Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **18 de mayo de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del estudiante **FLORES PUERTO JOSÉ ISRAEL** con número de cuenta **517011371** con la tesis titulada **“Análisis de la diversidad de comunidades vegetales tropicales a partir de datos espectrales foliares”**, realizada bajo la dirección del **DR. LUIS DANIEL ÁVILA CABADILLA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
Vocal: DRA. JULIETA BENITEZ MALVIDO
Secretario: DRA. MARIANA YÓLOTL ÁLVAREZ AÑORVE
Suplente: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
Suplente: DR. ANTONIO RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 10 de agosto de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad de ser parte como estudiante de maestría, por brindarme el espacio, equipos y materiales para desarrollar mi proyecto de investigación.

También agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo financiero que me permitió realizar mis estudios al otorgarme la beca No. Registro 776000 y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM por el financiamiento para la realización del trabajo de campo y el análisis de datos (No. de proyecto IA208318).

A la estación de Biología de Chamela-Cuixmala, UNAM, por ofrecernos el espacio en sus instalaciones para realizar este proyecto.

A mis tutores Dr. Luis Daniel Avila Cabadilla y a la Dra. Mariana Yólotl Álvarez Añorve, su guía, enseñanza y confianza son los cimientos de mi formación profesional. Al Dr. Jean Francois Mas, gracias a sus enseñanzas, comentarios y observaciones que fortalecieron cada parte de este trabajo y de mi formación.

A los miembros sinodales, los doctores Ken Oyama Nakagawa, Xavier Chiappa Carrara, Julieta Benítez Malvido, Antonio González Rodríguez y Mariana Álvarez Añorve, por su tiempo y sus aportes para hacer que este trabajo sea mejor.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A mi madre Rosario y a mi abuela Nelsa, que amo profundamente. Sus vidas son un manual de perseverancia, fuerza y determinación. Admiro todo lo que ellas son y representan para mi propia vida.

A mis hermanos Miguel Ángel y Juan Carlos, que siempre fueron, son y serán mis amigos que no elegí pero se convirtieron, cómplices de juegos, aventuras y pasatiempos. Compartimos una misma vida que se ha ido bifurcando a través del tiempo, pero no hemos perdido la esencia de lo que somos. Nunca olvidaremos de dónde venimos y eso marcara el camino hacia dónde vamos. Son mi apoyo y conciencia, gracias a ustedes.

A mi familia Yucateca y Michoacana que forman parte de mi esencia humana, por cada momento, por cada aventura vivida, y su compañía a sentirme tranquilo gracias por apoyarme.

A Luis y Mariana por darme la ayuda y oportunidad, por confiar en mí, por sus consejos. Les agradezco profundamente el esfuerzo por darme su guía en este camino profesional.

A esas personas que han marcado una diferencia, que aportaron a mi propia vida y me apoyan con su amistad, con mucho cariño a Josefina Olvera, Ángela Rojas, Ivett Pérez, Natalia Valbuena, Francisco Aranda y Antonio Tuz.

A los momentos compartidos y lo que me ofrecieron con su compañía y ayuda a Mónica Suarez, Karla Ruiz, Laura Jiménez, Sharon Rodríguez, Melissa Naranjo, Alma Trujillo, Fabiola Valadez, Marilyn Ángel, Ariel Flores, Ivan Ek, Jacqueline Hernández, Julissa Ocampo, Cristina Montiel y Ángel Bravo.

Y por último agradecer a las personas que fueron parte de este proyecto y que gracias a su ayuda se hizo posible a Laura, Marisela, Antonio, Sole, Zul, Sharon, Liliana, Maritere, Sergio, Kevin, Martha, Yoana, Jessica, Doña Eloida, Jacqueline, Ramona, Juan, Erika, Eduardo, Miriam y Roció.

DEDICATORIA

A mi padre Miguel y mi abuelo Nicolás, que jamás olvidare.

A mis sobrinos que amo tanto Oliver, Bruno y Elliot.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	7
Objetivo general.....	7
Objetivos específicos.....	8
Hipótesis.....	8
ANTECEDENTES	8
METODOLOGÍA	10
Área de estudio y selección de sitios.....	10
Caracterización de la vegetación.....	12
Espectroscopía de las hojas.....	13
Caracterización de las condiciones ambientales.....	13
Caracterización de la biogeoquímica del suelo.....	14
Análisis de datos.....	16
<i>Comparación de las comunidades de plantas de los bosques secundarios versus los bosques maduros.</i>	16
<i>Evaluación del posible efecto de los filtros externos e internos en el ensamblaje de las comunidades de plantas.</i>	19
<i>Factores ambientales que afectan la distribución de las especies en los bosques maduros y secundarios.</i>	20
RESULTADOS	21
Características de la vegetación.....	21
Comportamiento de los caracteres funcionales.....	24
Relación entre los atributos funcionales y espectrales de la vegetación.....	26
Caracterización de la diversidad espectral.....	28
Detección de procesos ecológicos con datos espectrales.....	33
Respuesta de los datos espectrales a la variación en las condiciones ambientales.....	35
DISCUSIÓN	38
CONCLUSIONES	46
REFERENCIAS	47
BIBLIOGRAFÍA	54
Apéndice S1. . Número de especies analizadas por familia de plantas.....	54
Apéndice S2. Resultados de los análisis de señal filogenética para los datos espectrales evaluados.....	55
<i>S2.1. Valores de los índices y sus correspondientes valores de P (índice / P)</i>	55
<i>S2.2. Visualización de la variación en los atributos espectrales (ejes del PCoA) a través de la filogenia de las especies estudiadas.</i>	56
Apéndice S3. Coeficiente de variación de la reflectancia espectral de las especies más conspicuas.....	59
Apéndice S4. Resultados de los análisis de señal filogenética en la respuesta de las especies a la variación en los atributos ambientales.....	70
<i>S4.1. Valores de los índices y sus correspondientes valores de P (índice / P)</i>	70
<i>S4.2. Visualización de valores de las especies a lo largo de los ejes 1 y 2 del RLQ extendido.</i>	71
Apéndice S5. Correlación entre los atributos ambientales y los atributos espectrales (ejes de los PCoAs) con los ejes resultantes de los análisis RLQ extendido.....	74

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización de los sitios de muestreo.	11
Figura 2. Diversidad alpha de cada sitio estimada con los índices de diversidad verdadera	23
Figura 3. Curvas de rango abundancia por sitio de estudio. Cada curva corresponda a un sitio y cada círculo dentro de las curvas corresponde a una especie.....	24
Figura 4. Valores de los caracteres funcionales evaluados, en escala logarítmica, para todos los individuos muestreados.	25
Figura 5. Coeficientes de correlación entre los diferentes caracteres funcionales evaluados y la reflectancia espectral, para 110 bandas con un rango de 20 nm ..	27
Figura 6. Representación gráfica de los primeros dos ejes de los PCoAs relativos a la caracterización de la variación espectral en los individuos estudiados	29
Figura 7. Coeficiente de variación de la reflectancia espectral para cada longitud de onda evaluada en cada sitio de estudio.	30
Figura 8. Fracción de la diversidad alfa (FCSDa) que es aportada por cada sitio, para cada longitud de onda, en las diferentes regiones del espectro.....	32
Figura 9. Tamaño de efecto estandarizado de los estadísticos T para cada comunidad estudiada en cada una de las nueve variables sintéticas espectrales resultante del PCoA realizado para las tres regiones del espectro.	34
Figura 10. Árbol filogenético y coordenadas de las especies en el primer eje del análisis de RLQ extendido.	38

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Resultados de las pruebas de las cuatro esquinas (fourth-comer test).	36
---	----

LISTADO DE ACRONIMOS

BM	Bosque Maduro
BS	Bosque Secundario
BTS	Bosque Tropical seco
RBCC	Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala

Sitios de muestreo

BS1	Bosque secundario 1, sitio de Nacastillo 2
BS2	Bosque secundario 2, sitio de Limón 1
BS3	Bosque secundario 3, sitio de Hidalgo Nuevo 2
BS4	Bosque secundario 4, sitio de Ley Federal de Hidalgo
BM1	Bosque maduro 1, sitio de Tejón 2
BM2	Bosque maduro 2, sitio de Tejón 1
BM3	Bosque maduro 3, sitio de UNAM
BM4	Bosque maduro 4, sitio de Limón 2

Atributos funcionales foliares

AF	Área foliar
AFE	Área foliar específico
CAF	Contenido de agua foliar
CC	Contenido de clorofila
CFMS	Contenido foliar de materia seca
DF	Densidad foliar
GH	Grosor de hoja
PFA	Peso fresco por unidad de área foliar

Regiones del espectro

VIS	Visible
NIR	Infrarrojo cercano
SWIR	Infrarrojo de onda corta

Parametros ambientales

EHavg	Promedio de la humedad relativa
ETavg	Temperatura promedio del ambiente
RFA	Radiación fotosintéticamente activa
SRmax	Radiación solar máxima
SWC	Contenido de agua en el suelo
TSavg	Temperatura promedio del suelo
PAR	Radiación fotosintéticamente activa

Actividad enzimática

BG	β -1, 4-glucosidasa
NAG	β -1, 4-N-acetylglucosaminidasa
PME	Fosfomonoesterasa

Otros

LMEM	Modelos Lineales de Efectos Mixtos
PCoA	Análisis de coordenadas principales

pNP	p-nitrofenol
nm	Nanometros
q0	Riqueza total de especies
q1	Número de especies comunes
q2	Número de especies dominantes
CV	Coefficiente de variación
DAP	Diametro a la altura del pecho
$FCSD_{ak}$	Estimación de la contribución de jth longitud de onda a SD_{ak}
SD_{α}	Diversidad espectral alfa
SD_{ak}	Diversidad espectral para cada kth comunidad
SS_j	Suma de cuadrados correspondiente a cada jth longitud de onda
SS_k	Suma total de cuadrados para cada kth comunidad
$T_{IC/IR}$	Filtros externos operando tanto a nivel de individuos
$T_{IP/IC}$	Fuerza de los filtros internos
$T_{PC/PR}$	Filtros externos operando tanto a nivel de especies

RESUMEN

El presente estudio evaluó la variación en las características espectrales de la vegetación, a nivel foliar, y el uso de los datos espectrales para detectar procesos ecológicos en bosques maduros y secundarios del bosque tropical seco de Chamela-Cuixmala (Jalisco, México). Específicamente, en 2548 árboles de 157 especies y 32 familias, correspondientes a cuatro sitios de bosque secundario y a cuatro comunidades de bosque maduro, se evaluaron: 1) las firmas espectrales foliares, en un rango de 400 a 2400 nm, y 2) atributos funcionales foliares tales como el contenido de clorofila, el contenido de agua foliar, el contenido de materia seca, el grosor de la hoja, la densidad foliar, el área foliar específica y el contenido de masa fresca de la hoja. Asimismo, se caracterizó el ambiente tanto aéreo como edáfico de cada sitio de estudio.

Los datos obtenidos nos permitieron evaluar la relación entre los atributos funcionales de la vegetación del bosque tropical seco (BTS) con la variación espectral a nivel foliar, caracterizar la diversidad espectral de los bosques maduros y secundarios del BTS, evaluar la posibilidad de detectar procesos ecológicos que dirijan el ensamblaje de dichas comunidades y evaluar cómo los datos espectrales responden a la variación en las condiciones ambientales. Nuestros resultados indicaron que la reflectancia espectral de la vegetación fue útil para caracterizar: 1) la diversidad tanto taxonómica como funcional de la vegetación; 2) el nivel de heterogeneidad entre hábitats conservados y perturbados, lo cual permite vislumbrar tanto procesos que subyacen a la conformación de las comunidades en los distintos estadios sucesionales, como las diferencias entre los atributos de estos dos tipos de comunidades; 3) la acción de filtros tanto internos como externos, que modulan la variación intraespecífica al interior de las comunidades y la composición específica de las mismas, develando tanto procesos relacionados con límites a la similitud como con posibles filtros ambientales, e incluso bióticos, que estarían dirigiendo el ensamblaje de las comunidades; 4) la relación entre los caracteres funcionales y las variables ambientales, permitiendo detectar los más importantes a los que están respondiendo las plantas y 5) la presencia de señal filogenética en la respuesta de

la vegetación a la variación ambiental y por tanto, la ocurrencia de conservadurismo filogenético en los caracteres funcionales detrás de esta respuesta.

El análisis ecológico de los datos espectrales brinda una gran cantidad de información que generalmente solo es posible obtener reuniendo la información de diferentes estudios que evalúan estas relaciones de forma separada, con las limitaciones que esto conlleva, y nos permite realizar estudios integrales para inferir los patrones generales de riqueza y diversidad de las comunidades, así como la relación que estos patrones guardan con las variables ambientales y cómo éstas influyen en la conformación de las comunidades. Incluso, este tipo de análisis brinda información sobre las relaciones filogenéticas de las especies y la existencia de conservadurismo filogenético en su respuesta funcional. Es decir, a través de este tipo es posible inferir los patrones, procesos y mecanismos ecológicos que modulan la naturaleza de las comunidades vegetales.

ABSTRACT

In this study we evaluated the variation of the vegetation spectral data at the leaf level, as well as its capacity to detect ecological processes in mature and secondary forests of the Chamela-Cuixmala Tropical Dry Forest (Jalisco, México). Specifically, in 2548 trees from 157 species and 32 families, distributed in four communities of secondary forest and four communities of preserved forest, we evaluated: 1) the leaf spectral signatures in a range of 400 to 2400 nm, 2) foliar functional traits such as chlorophyll content, water content, leaf dry matter content, leaf thickness and density, specific leaf area and leaf fresh mass. We also characterized the aerial and edaphic environment in every study site.

The obtained data allowed us to evaluate the relationship between plant functional traits of tropical dry forest and the leaf level spectral variation, to characterize the spectral diversity of preserved and secondary forests, to evaluate the possibility of detecting ecological processes driving the community assembly and to evaluate how spectral data respond to the environmental variation. Our results indicated that vegetation spectral reflectance was useful to reflect: 1) the taxonomic and functional diversity of vegetation; 2) the heterogeneity among preserved and disturbed forests, which allowed us to elucidate the processes underlying communities assembly in different successional stages as well as the fundamental differences between these two types of communities; 3) the action of internal and external filters modulating the intraspecific variation in communities as well as their specific composition, these filters allowed us to detect limits to similarity and potential environmental, and even biotic, filters, driving the communities assembly, and 5) the presence of phylogenetic signal in the vegetation response to environmental variation and consequently, the occurrence of phylogenetic conservatism in functional traits underlying such response.

In conclusion, the ecological analysis of spectral data would provide a high quantity of information that we usually obtain gathering data from different studies evaluating these relationships in a separate way, with the consequent limitations, and would allow us to perform integral studies where it would be possible to infer

the general patterns of species richness and diversity at the community level, the relation between these patterns and the environmental conditions and how these conditions are influencing the assembly of communities. Furthermore, this kind of analysis would provide information about the phylogenetic relations among species and the occurrence of phylogenetic conservatism in their functional response. Therefore, through this type of studies we could infer ecological patterns, processes and mechanisms that are modulating plant communities.

INTRODUCCIÓN

A partir de 1980 se alertó sobre la creciente tasa de pérdida de especies en los ecosistemas naturales y el gran desconocimiento sobre los efectos que esto ocasionaría (Cardinale et al. 2012). La pérdida de especies o la introducción de especies exóticas generan cambios en la estructura biótica y la composición de las comunidades ecológicas, alterando la forma en que funcionan los ecosistemas y por consecuencia los servicios ecosistémicos asociados a estos (Hooper et al. 2005; Cardinale et al. 2012).

Recientemente se han realizado diferentes evaluaciones sobre la pérdida de la diversidad biológica de nuestro planeta (Ellis, 2011; Steffen et al. 2015; IPBES, 2019), para esto se ha usado la cuantificación de la pérdida de especies por medio de modelos de las tasas de extinción, sin embargo este indicador no es el adecuado pues diversos estudios han generado controversia sobre las estimaciones, probablemente sesgadas, que solo indican cuando las condiciones ya son desfavorables (Rockström et al. 2009; Steffen et al. 2015). Un mejor indicador es la diversidad funcional, misma que se expresa por medio de las características de las especies que a su vez influyen sobre la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Hopper et al. 2005, Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Sin embargo, los datos funcionales a nivel global aún no están completos y los sistemas tradicionales de generación de esta información son lentos en relación a los cambios globales debido a la transformación antrópica.

Una de las nuevas propuestas para el análisis y evaluación de la diversidad funcional es el uso de la percepción remota, de manera específica el uso de sensores remotos para la asociación de los datos espectrales y las características funcionales de la vegetación (Schneider et al. 2017; Cavender-Bares et al. 2016, 2017; Gamon et al. 2019). Los sensores remotos son capaces de detectar la reflectancia espectral de la vegetación, misma que está determinada en su mayor parte por las propiedades bioquímicas (contenido de agua, contenido de pigmentos, carbohidratos estructurales) y morfológicas (grosor de la pared celular,

espacios de aire del mesófilo, cutícula) de las hojas (Grant, 1987; Asner, 1998). Las diferencias entre las plantas en sus atributos funcionales tienen consecuencias para sus propiedades espectrales, dado que las propiedades químicas, morfológicas, fisiológicas y estructurales de las hojas influyen en la forma en que la energía electromagnética se refleja, transmite y absorbe (Asner et al. 2014; Gamon y Surfus et al. 1999; Couture et al. 2013; Cavender-Bares et al. 2016).

Investigaciones recientes han demostrado la efectividad de los datos hiperespectrales. Los sensores hiperspectrales registran la energía electromagnética reflejada de un objeto a través del espectro electromagnético que se extiende desde la región de longitud de onda visible a través del infrarrojo cercano y la región del infrarrojo medio (300 nm a 2500 nm) en decenas a cientos de bandas estrechas y contiguas (Lillesand et al. 2004). Como resultado proporciona una respuesta espectral casi continua y muy detallada de los objetos (Sahoo et al. 2013), que se ha usado para la cuantificación de cultivos agrícolas con respecto a sus características biofísicas y de rendimiento de cosecha; el modelado de propiedades bioquímicas del dosel forestal; el establecimiento de condiciones de humedad del suelo y de la planta; la detección del estrés y enfermedades en cultivos; el mapeo del contenido de clorofila foliar, mismo que influye en la producción del cultivo; la identificación de plantas afectadas por contaminantes como el arsénico; la detección de sensibilidad al contenido de nitrógeno vegetal, el mapeo de especies invasoras, entre otros propósitos. Por tanto, la capacidad de cuantificar significativamente, modelar y mapear las propiedades químicas y físicas de la planta utilizando datos de banda estrecha hiperespectrales está bien establecida y tiene una gran utilidad (Thenkabail, 2011; Gamon et al. 2019).

El presente trabajo se enfoca en el bosque tropical seco (BTS), el cual ha sido un bosque tropical relativamente poco abordado, ya que la gran mayoría de los estudios de investigación se han realizado en el bosque tropical lluvioso (Murphy y Lugo, 1986; Bullock et al. 1995; Sanchez-Azofeifa et al. 2005; Quesada et al. 2009). El BTS se distribuye en el Neotrópico desde México hasta el norte de

Argentina y el sureste de Brasil (Hueck, 1978 citado por Linares-Palomino et al. 2011) y se encuentra fuertemente amenazado por actividades antrópicas como la agricultura y la ganadería, lo cual hace urgente su estudio con fines de conservación. En México, la deforestación a gran escala de estos bosques se disparó a partir de 1970, con el impulso al reparto agrario, la revolución verde y el fomento agropecuario, todo lo cual favoreció la transformación de millones de hectáreas en distritos de riego, plantaciones y tierras de agostadero para la ganadería extensiva. Asimismo, la infraestructura del turismo a gran escala ha contribuido a la pérdida de estas selvas. Además, el cambio climático amenaza con hacer más extremas las condiciones de aridez y desertificación. Actualmente los remanentes de selvas secas en México se siguen perdiendo y fragmentando a una tasa acelerada (Ceballos et al. 2010).

El vínculo novedoso entre los datos espectrales y las propiedades funcionales, taxonómicas y filogenéticas de la vegetación, puede ser útil para inferir procesos ecológicos relacionados con el ensamblaje de las comunidades vegetales (ej. filtros ambientales, límites a la similitud). En este sentido, a partir de los datos hiperespectrales se podrían inferir procesos ecológicos en el BTS, de una forma relativamente simple y extremadamente rápida. Esto es particularmente importante para un sistema en el que el conocimiento sobre la dinámica de las comunidades es aún insuficiente para sustentar sus prácticas de manejo y conservación. Simplemente, la respuesta de los BTS a la perturbación por causas antrópicas considerando las diferentes dimensiones de la diversidad (diversidad específica, funcional y filogenética), apenas se ha comenzado a evaluar.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

Evaluar la variación de la respuesta espectral foliar y su capacidad para detectar procesos ecológicos en bosques maduros y secundarios del bosque tropical seco.

Objetivos específicos

- a) Determinar la relación entre los atributos funcionales de la vegetación del bosque tropical seco (BTS) con la variación espectral a nivel foliar.
- b) Caracterizar la diversidad espectral en bosques maduros y secundarios del bosque tropical seco.
- c) Evaluar la efectividad de la variación de los datos espectrales para detectar procesos ecológicos que dirijan el ensamblaje de las comunidades en el bosque tropical seco.
- d) Evaluar la respuesta de los datos espectrales ante la variación en las condiciones ambientales entre bosques maduros y secundarios del bosque tropical seco

Hipótesis

Se espera que los bosques maduros, en los que se presentan los estadios más avanzados de la sucesión, y suelen albergar una mayor diversidad de especies, atributos funcionales y linajes evolutivos de plantas, presenten los mayores valores de variación en la reflectancia espectral de las longitudes de onda altamente correlacionadas con atributos funcionales de este tipo de vegetación, en contraste, las comunidades de plantas de los bosques secundarios, al estar influenciadas por condiciones ambientales más extremas (ej. alta irradiación solar, alta temperatura y baja disponibilidad de agua), presentarán solo especies que resisten este conjunto particular de condiciones ambientales. Por ello la diversidad funcional y el número de linajes evolutivos de plantas en estas comunidades será menor. Esto se verá reflejado en una reducción en la variación de la reflectancia espectral para las longitudes de onda relacionadas con los atributos funcionales evaluados.

ANTECEDENTES

Los primeros trabajos sobre la óptica y la interacción de la luz con respecto a los componentes estructurales de las hojas, están los trabajos de Gates et al., en 1965 y Woolley en 1971. Posteriormente, en 1988, Wessman y Peterson publicaron los primeros trabajos del uso de imágenes aerotransportadas con

espectrómetros para cuantificar componentes bioquímicos en el dosel de la vegetación (Castro-Esau et al. 2006; Kokaly et al. 2009). Es a partir de estos trabajos que inicia la exploración de los datos hiperespectrales a diferentes escalas (hoja, dosel y satelital) para estudiar las propiedades de la vegetación.

Recientemente, la obtención de datos espectrales a nivel del dosel con espectrómetros aerotransportados se ha llevado a cabo en zonas templadas y bosques tropicales lluviosos principalmente y se ha enfocado en la caracterización de la estructura del dosel, de la diversidad química, de los patrones filogenéticos y de la riqueza de especies (Asner, 1998; Clark et al. 2005; Carlson et al. 2007; Asner y Martin, 2008; Asner et al. 2011). También se han desarrollado algoritmos de clasificación y estrategias que mejoran la precisión para diferenciar entre especies, esto combinando los datos hiperespectrales con la tecnología Lidar (Light Detection and Ranging) (Asner et al. 2012; Féret y Asner, 2012; Somers y Asner, 2014). Así, el uso de multisensores en la toma de datos está transformando la capacidad de medición y a su vez una nueva comprensión ecológica (Asner et al. 2012). Algunas de las aplicaciones son el mapeo de especies, la detección de especies invasoras, la detección de parasitismo en plantas, entre otras (Somers y Asner, 2014; Barbosa et al. 2016).

Por otro lado en el bosque tropical seco también se ha explorado a nivel de hojas el uso de datos hiperspectrales y se han estudiado las características foliares químicas y estructurales dentro de hojas de un mismo individuo y entre especies diferentes (Castro-Esau et al. 2006). También se ha logrado diferenciar entre lianas invasivas (Castro-Esau et al. 2004; Sanchez-Azofeifa y Castro-Esau, 2006) y entre diferentes estadios sucesiones de la vegetación usando atributos funcionales (Alvarez-Añorve et al. 2012).

Trabajos recientes se han enfocado en asociar la variación genética y filogenética en robles (Cavender-Bares et al. 2016). Este estudio se llevó a cabo en condiciones experimentales y demuestra que los datos espectrales foliares son prometedores para clasificar taxones biológicos a nivel poblacional, nivel de especie y nivel de clado, un paso crítico en la teledetección de la biodiversidad

(aunque los datos se recolectaron en condiciones experimentales minimizando la variación ambiental y ontogenética). Claramente, el siguiente paso es explorar la posibilidad de inferir procesos ecológicos en las comunidades de plantas, como el ensamblaje comunitario que tiene como objetivo predecir la llegada y la persistencia de especies dentro de una comunidad mediante la clasificación de especies a través de varios 'filtros ecológicos', incluidos los filtros de dispersión, abióticos (hábitat) y bióticos, de acuerdo con sus valores. Recientemente Violle et al. 2012, propone un nuevo marco que invoca dos filtros operativos: los filtros "externos" e "internos". El filtro externo incluye todos los procesos de montaje fuera de la comunidad, mientras que el filtro interno son procesos locales, incluida la heterogeneidad microambiental y los procesos dependientes de la densidad que regulan la coexistencia de especies dentro de la comunidad. Estas exploraciones son importantes sobre todo en aquellas comunidades que poseen la mayor diversidad y grado de amenaza, como es el caso de las comunidades tropicales.

METODOLOGÍA

Área de estudio y selección de sitios

El presente estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (RBCC, 19°22 –19°35 N, 104°56 – 105°03W), así como en los alrededores de la misma (Fig. 1). En esta región, localizada en la costa central del Pacífico mexicano, en el estado de Jalisco, la vegetación predominante es el bosque tropical seco (56.1% de la cobertura terrestre), debido a la escasa precipitación que se presenta y su marcado régimen estacional (Lott, 1993; García-Oliva et al. 2002; Sánchez-Azofeifa et al. 2009). Para el estudio se seleccionaron ocho sitios de muestreo, cuatro de ellos representando bosques secundarios (de tres a diez años de edad) y cuatro de ellos bosques maduros, los cuales no han sufrido una perturbación antrópica importante durante los últimos 50 años. En cada uno de los sitios se establecieron parcelas de 50 x 20 m (0.1 ha) siguiendo la metodología, que es ya un estándar, propuesta por Gentry (1995). La parcela estaba, a su vez, embebida en el mismo tipo de vegetación.

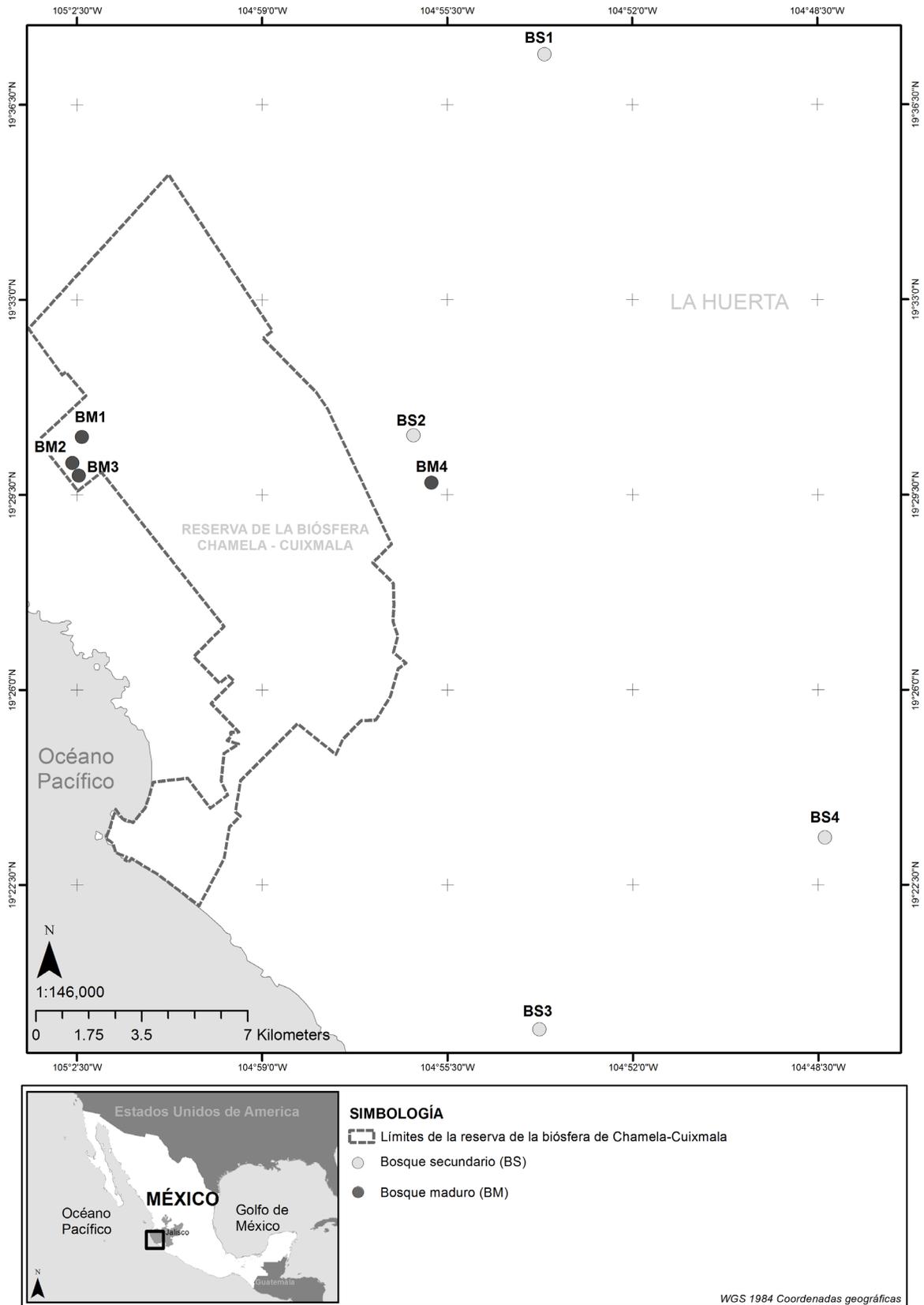


Figura 1. Localización de los sitios de muestreo. Los círculos en color gris claro corresponden al bosque secundario (BS) y los círculos en gris oscuro corresponden al bosque maduro (BM).

Caracterización de la vegetación

En las parcelas se identificaron todos los individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm. Cada uno de los individuos se caracterizó funcionalmente, considerando un conjunto de atributos y procesos fisiológicos a nivel de las hojas que: 1) influyen el crecimiento y la sobrevivencia de las plantas, 2) reflejan la respuesta fisiológica de las plantas a los cambios en las condiciones ambientales, 3) cuya variación es potencialmente detectable a partir de la reflectancia espectral de la vegetación y 4) permiten la discriminación de la vegetación con diferentes grados de desarrollo (Alvarez-Añorve et al. 2012, Swaine y Whitmore, 1988; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992; Westoby et al. 2002; Reich et al. 2003).

Específicamente, para cada uno de los individuos muestreados en las parcelas de estudio, se estimaron los siguientes parámetros foliares: contenido de clorofila (CC), área foliar (AF), contenido de agua foliar (CAF, [peso fresco-peso seco/área foliar] *100), área foliar específica (AFE, área foliar/peso seco) densidad foliar (DF, peso seco / [grosor * área foliar]), grosor de la hoja (GH), contenido foliar de materia seca (CFMS, [100 * peso seco]/peso fresco) y peso fresco por unidad de área foliar (PFA), mediante la colecta y medición de 5 hojas maduras, expuestas al sol y sin evidencia de daño por herbívoros. Durante la época de lluvia, las hojas se colectaron con la ayuda de una garrocha podadora y se conservaron en bolsas de plástico selladas con toallas de papel humedecidas, para su transporte al laboratorio. En el laboratorio se midió el peso fresco, grosor y área de cada hoja. El grosor foliar se tomó con un micrómetro digital (Mitutoyo) para cada una de las muestras. Posteriormente las hojas se secaron en una estufa a 70°C hasta que alcanzaron un peso constante, y entonces se determinó su peso seco con una balanza semianalítica. El área de las hojas se estimó con un medidor del área foliar modelo LI-3100C (LI-COR, USA) y el uso del software ImageJ (Schneider et al. 2012).

Espectroscopía de las hojas

A la par de la medición de los atributos funcionales de las plantas, se midió la reflectancia espectral de las hojas muestreadas. Esta información constituyó la base para establecer la relación entre los atributos funcionales y la reflectancia espectral a nivel foliar. Las mediciones se realizaron utilizando un espectralradiómetro de alta resolución espectral, abarcando el rango comprendido entre los 350 y los 2500 nm (mod. FieldSpec 4, ASD, USA). El intervalo de muestreo del espectralradiómetro varía en dependencia del rango de longitudes de onda, siendo de 1.4 nm, con una resolución de 3 nm entre los 350 y 1050 nm, y de 2 nm, con una resolución de 10 nm entre los 1050 y 2500 nm. Al incluir las longitudes de onda corta, este espectralradiómetro puede estimar las propiedades químicas de las hojas de forma significativamente más consistente y precisa que los espectralradiómetros comunes, que únicamente miden en la región visible e infrarroja del espectro (Asner et al. 2011).

Las mediciones espectrales se realizaron en cinco hojas diferentes de un mismo individuo, esto con el objetivo de capturar la variación espectral que potencialmente puede presentarse. Específicamente, las mediciones se realizaron con la ayuda de una pinza foliar, en el punto medio entre la vena principal y el borde de la hoja, evitando las venas primarias y secundarias de gran tamaño. Al final, las cinco mediciones se promediaron. Todas las medidas se realizaron inmediatamente después de la colecta.

Caracterización de las condiciones ambientales

Las condiciones ambientales en cada uno de los sitios de estudio se caracterizaron midiendo simultáneamente los siguientes parámetros ambientales, esto con la ayuda una estación HOBO U30 (ONSET, USA) que registraba los valores cada 10 s por un periodo de 3 días: la temperatura promedio del aire (ETavg), con un sensor S-TBH-M00x, 2) promedio de la humedad relativa del aire (EHavg), también con el sensor S-TBH-M00x, 3) la radiación solar máxima (SRmax), con un sensor S-LIB-M003, 4) el promedio de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), con un sensor S-LIA-M003, 5) la temperatura

promedio del suelo (TSavg), con un sensor S-TMB-M0xx y 6) el contenido de agua del suelo (SWC), con un sensor S-SMx-M005. Los sensores aéreos siempre se ubicaron justo sobre el sotobosque, mientras que los sensores terrestres se ubicaron a 10 cm de profundidad, por debajo de la hojarasca. La caracterización ambiental se realizó en el medio del periodo de lluvias, evitando el solapamiento con los días destinados al muestreo de hojas. Los parámetros ambientales seleccionados para este estudio han explicado de forma significativa la respuesta de la vegetación en hábitats similares (Álvarez-Añorve et al. 2012; Lebrija-Trejos et al. 2010, 2011).

Caracterización de la biogeoquímica del suelo

En cada sitio de estudio se tomaron 5 muestras de suelo, con la ayuda de un nucleador de 15 cm de longitud, esto después de remover la hojarasca. Posteriormente, las 5 muestras se combinaron en una única muestra, la cual fue homogenizada y transportada al laboratorio en una bolsa negra sellada y dentro de una hielera, para su posterior procesamiento. En el laboratorio, se estimaron los valores de pH y de humedad del suelo para cada una de las muestras compuestas, empleando agua desionizada (suelo/solución, 1:2 w:v) y un medidor de pH digital (Corning TM) para el caso del pH, y secando una submuestra de 100 g a 75 °C hasta que se alcanzó un peso estable, empleando el método gravimétrico de Reynolds (1970), para el caso de la humedad.

Adicionalmente, para la determinación del total de nutrientes se tomó una submuestra de 50 g de tierra fresca, la cual se secó y se molió con la ayuda de un mortero de mano. Entoces se determinó la cantidad total de carbono en una submuestra de 15 mg. Asimismo, para la determinación del total de nitrógeno y fósforo se digirieron submuestras de 5 g en una mezcla de H₂SO₄ concentrado, H₂O₂ (30%) y K₂SO₄ más CUSO₄, este último actuando como catalizador a 360 °C. Al final empleamos una alícuota del extracto para la determinación del total de nitrógeno y fósforo.

Las formas de nitrógeno inorgánico disuelto (DNH₄⁺ de amonio y nitrato DNO₃⁻) y fósforo (fosfato, PO₄⁺) se extrajeron de 20 g de submuestra de suelo con

agua desionizada, después de agitar durante 45 minutos. Luego se filtró la mezcla a través de un papel de filtro Whatman No. 42 y una membrana de nitrocelulosa de 0.45. Finalmente, se usó una alícuota del filtrado para determinar la concentración de nitrógeno y fósforo disuelto (Jones y Willett, 2006).

La cantidad total de carbono orgánico se determinó por medio de la combustión y detección coulométrica (Huffman, 1977), empleando un analizador de carbono total (UIC Mod. CM5012; Chicago, EE. UU.). Las formas del nitrógeno (N) se determinaron mediante el método macro Kjeldahl (Bremner, 1996) y el fósforo (P) se determinó mediante el método colorimétrico de molibdato, siguiendo la reducción del ácido ascórbico (Murphy y Riley, 1962). Tanto las formas N como P se midieron con análisis colorimétricos utilizando un analizador tipo Bran Luebbe Auto Analyzer III (Norderstedt, Alemania).

Por último, se midieron las actividades de tres enzimas (extracelulares) involucradas en la escisión de moléculas orgánicas con C, N y P: 1) β -1, 4-glucosidasa (BG), 2) β -1, 4-N-acetylglucosaminidasa (NAG) y 3) fosfomonoesterasa (PME), empleando las técnicas de ensayo de Tabatabai y Bremner (1969), Eivazi y Tabatabai (1977), Eivazi y Tabatabai (1988) y Verchot y Borelli (2005). Para todas las enzimas, utilizamos 2 g de suelo fresco y 30 ml de una solución buffer universal modificada (por sus siglas en inglés MUB) a un pH de 9, para facilitar la extracción de las enzimas. Se incluyeron tres réplicas y dos muestras de control (extracto de suelo sin sustrato y MUB, puro con sustrato) por ensayo. Todos los ensayos enzimáticos se incubaron a 40 ° C; para la BG durante 2 h, para la NAG durante 3 h, y para la PME durante 1,25 h. Después del período de incubación, los tubos se centrifugaron a 10.000 rpm durante 2 minutos y se recuperaron 750 μ L del sobrenadante. Diluimos entonces el sobrenadante en 2 mL de agua desionizada con 75 μ L de NaOH y medimos la absorbancia del p-nitrofenol (pNP) liberado a 410 nm en un espectrofotómetro Evolution 201 (Thermo Scientific Inc.). Las actividades enzimáticas se expresaron como nanomoles de pNP por gramo de suelo seco por hora ($\text{nmol pNP [g SDE]}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

Análisis de datos

Comparación de las comunidades de plantas de los bosques secundarios versus los bosques maduros.

Para visualizar la variación entre las comunidades de plantas en términos taxonómicos empleamos las curvas de rango-abundancia, las cuales nos permiten contrastarlas en términos de la composición específica, la riqueza de especies, el grado de equitatividad, así como en términos de la identidad de las especies dominantes, moderadamente abundantes y raras (Feinsinger, 2001). Adicionalmente, conformamos y contrastamos los perfiles de diversidad de las comunidades de plantas presentes en los dos tipos de hábitat, empleando la serie de número de diversidad de Hill, donde: q_0 corresponde a la riqueza de especies; q_1 corresponde al número de especies comunes en las comunidades (índice de Shannon transformado a índices de diversidad verdadera) y q_2 corresponde al número de especies dominantes en las comunidades (índice de Simpson transformado a índice de diversidad verdadera) (Jost, 2006). Nosotros comparamos los valores de los índices de diversidad entre hábitats, empleando la prueba T de Welch, la cual es insensible a la heterocedasticidad.

Posteriormente, se contrastaron los bosques maduros y secundarios en términos de los valores a nivel de individuos para los siguientes atributos: CC, AF, CAF, AFE, DF, GH, CFMS y PFA. Para esto, empleamos Modelos Lineales de Efectos Mixtos (LMEM), los cuales nos permitieron considerar factores aleatorios con estructura anidada como los individuos anidados en especies y a su vez anidados en los sitios. Previo a cada uno de los análisis, se evaluó si las variables cumplían los supuestos necesarios para cada análisis y en caso necesario se transformaron para alcanzar la normalidad.

También empleamos el análisis de coordenadas principales (PCoA) para mapear la variación entre los individuos con relación a su reflectancia espectral y comparar las comunidades en términos de la composición espectral, siguiendo la metodología empleada con objetivos similares por Cavender-Bares et al. (2016). Esta técnica de ordenación, al reducir la dimensionalidad de los datos espectrales

mediante la conformación de nuevos ejes de coordenadas principales, que resumen la estructura correlativa a lo largo de la firma espectral, nos permitió generar un número reducido de variables sintéticas que representan la variación entre los individuos en relación a su reflectancia espectral. Estas variables fueron empleadas en análisis posteriores como una variable funcional-espectral. Los análisis se llevaron a cabo considerando por separado la región del visible (VIS), del infrarrojo cercano (NIR) y del infrarrojo de onda corta (SWIR). Una vez realizadas las ordenaciones, se estimaron los centroides correspondientes a la distribución de los individuos de cada una de las comunidades estudiadas, así como de los dos tipos de hábitat. Posteriormente, evaluamos si la distancia observada entre los centroides fue mayor que la esperada por el azar ($P < 0.05$), empleando una prueba de Monte Carlos basada en 999 permutaciones.

Adicionalmente, se cuantificó la diversidad o heterogeneidad espectral *sensu* Laliberté et al. (2019). Para esto, estimamos la diversidad espectral alfa (SD_{α}), que es una medida del grado de diferenciación espectral entre los individuos que conforman una comunidad, mediante los siguientes cálculos: 1) el cuadrado de las desviaciones de los valores de reflectancia espectral de cada individuo con respecto al valor de reflectancia promedio. Este cálculo se realizó para cada uno de las longitudes de onda por separado. 2) la suma de cuadrados correspondiente a cada j th longitud de onda (SS_j), 3) la suma total de cuadrados para cada k th comunidad (SS_k), y 4) la diversidad espectral para cada k th comunidad ($SD_{\alpha k}$), dividiendo SS_k entre $(m-1)$, donde m es el número de especies de la comunidad. Esta corrección busca considerar las diferencias entre las comunidades en términos del número de especies. También estimamos la contribución de cada j th longitud de onda a $SD_{\alpha k}$ ($FCSD_{\alpha k}$), dividiendo SS_j/SS_k . Posteriormente, empleamos la prueba T de Welch para contrastar los valores resultantes de $SD_{\alpha k}$ entre los dos tipos de hábitat.

Finalmente, se evaluó la variación intraespecífica en la firma espectral para las especies más conspicuas – aquellas presentes en los dos hábitats y en al menos 2 sitios por hábitat. Para ello se calculó el coeficiente de variación (CV) entre los individuos de cada especie agrupados por tipo de hábitat para cada una

de las longitudes de ondas entre los 400 y los 2400 nm. Las zonas de mayor variación en el espectro se identificaron como aquellas cuyo CV fuese mayor al valor promedio de dicho CV por más de una desviación estándar y las zonas con menor variación fueron consideradas aquellas con un CV menor al valor promedio de CV menos una desviación estándar.

En aras de poder discutir las implicaciones de los resultados obtenidos con los análisis de la reflectancia espectral, se realizaron los siguientes análisis: 1) el cálculo del coeficiente de correlación de Spearman ρ (rho) entre los valores de reflectancia a lo largo del espectro y los caracteres funcionales estimados (CC, AF, CAF, AFE, DF, GH, CFMS y PFA) y 2) el análisis de la posible señal filogenética de las variables espectrales (ejes del PCoA), contrastando los resultados obtenidos con diferentes aproximaciones propuestas para este fin: 1) métodos basados en el principio de autocorrelación (ej. I de Moran's y C_{mean} de Abouheif's); y 2) métodos basados en modelos evolutivos (ej. K y K^* de Blomberg y λ de Pagel). Nosotros contrastamos estos métodos en aras de identificar patrones robustos en relación a la evolución de los rasgos que potencialmente determinan la reflectancia espectral de las especies, esto debido a que los resultados de uno solo de estos métodos está determinado en gran medida por: 1) la topología de la filogenia, 2) el tamaño de la muestra y 3) el grado de complejidad del modelo evolutivo que genera el patrón en los atributos (Keck et al. 2016). Para la conformación del árbol filogenético incluyendo a las especies muestreadas, empleamos como referencia el mega-árbol GBOTB v. extendida, que es una combinación de la filogenia publicadas por Smith y Brown (2018) y Zanne et al. (2014) y que es considerada la mayor filogenia de plantas vasculares publicada hasta la fecha, la cual incluye las 479 familias de plantas existentes, con 10 587 géneros y 74 533 especies (Jin y Quian, 2019). Al final, se generó un árbol ultramétrico, con las longitudes de las ramas en unidades de tiempo (millones de años), considerando las designaciones taxonómicas del sitio "The Plant List" (www.theplantlist.org).

Evaluación del posible efecto de los filtros externos e internos en el ensamblaje de las comunidades de plantas.

Para evaluar la acción de potenciales filtros internos y externos que pudieran estar determinando el ensamblaje de las comunidades de plantas en ambos tipos de hábitat, calculamos, para cada uno de los atributos espectrales (ejes del PCoA) correspondientes a las tres regiones del espectro analizadas, la serie de estadísticos T ($T_{IP/IC}$, $T_{IC/IR}$, and $T_{PC/PR}$) propuestos por Violle et al. (2012). Estos estadísticos cuantifican tanto la “fuerza” de los filtros internos ($T_{IP/IC}$), como de los filtros externos operando tanto a nivel de individuos ($T_{IC/IR}$) como de especies ($T_{PC/PR}$). El cálculo de estos estadísticos está basado en la razón de diferentes componentes de la variación fenotípica a través de diferentes escalas espaciales y niveles biológicos, como: σ^2_{IP} , la varianza entre los individuos de una determinada población; σ^2_{IC} , la varianza entre los individuos de una determinada comunidad, independientemente de su especie; σ^2_{IR} , la varianza entre los individuos a nivel regional, independientemente de su especie; σ^2_{PC} , la varianza entre los promedios poblaciones al interior de una determinada comunidad; y σ^2_{PR} , la varianza entre los promedios poblaciones a nivel regional.

Específicamente, el cálculo de los estadísticos T se realizó de la siguiente forma: 1) $T_{IP/IC} = \sigma^2_{IP} / \sigma^2_{IC}$, el cual es una medida del grado de empaquetamiento de los nichos al interior de una comunidad – los valores bajos indican una reducción en la variación intraespecífica a escala local –; 2) $T_{IC/IR} = \sigma^2_{IC} / \sigma^2_{IR}$, el cual es una medida del grado de varianza al interior de una comunidad, con respecto a la variación que se presenta a escala regional, independientemente de la identidad de las especies, donde los valores cercanos a 0 pueden estar indicando la acción de filtros externos operando a nivel de individuos y 3) $T_{PC/PR} = \sigma^2_{PC} / \sigma^2_{PR}$, el cual es una medida de cambios en la varianza entre las especies al interior de una comunidad con respecto a la variación entre las especies que conforman el “pool” regional de especies, donde los valores cercanos a 0 pueden estar indicando la acción de filtros externos operando a nivel poblacional. La significancia ($P < 0.05$) de cada uno de los estadísticos se determinó empleando los modelos nulos propuestos por Violle et al. (2012), los cuales se basaron en 999 permutaciones. Los modelos nulos para cada uno de los estadístico T preservaron los siguientes

atributos de las comunidades: 1) para $T_{IP/IC}$, la composición específica, 2) para $T_{IC/IR}$, el número de individuos en cada comunidades y 3) para $T_{PC/PR}$, el número de poblaciones que conforman la comunidad.

Factores ambientales que afectan la distribución de las especies en los bosques maduros y secundarios.

Para identificar los factores ambientales que potencialmente pueden estar influyendo el proceso de estructuración de las comunidades, combinamos el uso del método de ordenación RLQ, con la prueba de las cuatro esquinas (“Fourth-Corner Test”) (Dray et al. 2014). Adicionalmente, para evaluar como linajes específicos responden a la variación en estos factores empleamos el método de ordenación extendida RLQ propuesto por Pavoine et al. (2011), el cual toma en cuenta el grado de relación filogenética entre las especies. Para evaluar la asociación entre los parámetros ambientales (matriz R) y los atributos espectrales (matriz Q) – ejes resultantes del PCoA – empleamos como ligamento la matriz de abundancia de las especies (matriz L). La significancia ($P < 0.05$) de las asociaciones se evaluó empleando pruebas basadas en 999 aleatorizaciones, para las cuales se fijaron las matrices R y Q y se aleatorizó la distribución de las especies entre los sitios de estudio (Dray y Legendre, 2008). Este tipo de pruebas permite evitar llevar a cabo un gran número de evaluaciones independientes, evaluando la relación de cada parámetro con cada uno de los atributos. Para el análisis RLQ extendido, nosotros consideramos solo los atributos y parámetros ambientales que presentaron una relación significativa, la cual fue identificada previamente con la ayuda de la prueba de las cuatro esquinas. El análisis RLQ extendido involucró una cuarta matriz considerando la distancia filogenética entre las especies (matriz P).

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo en R (v. 3.6.2) (R Core Team, 2019), empleando diferentes paquetes: “entropart”, para los cálculos de los índices de diversidad (Marcon y Herault, 2015); “rstatix”, para las pruebas T de Welch (Kassambara, 2020); “nlme”, para los REML (Pinheiro et al. 2020); “vegan”, para los PCoAs y pruebas de hipótesis basadas en los centroides (Oksanen et al. 2019); “V.PhyloMaker”, para la construcción del árbol filogenético (Jin y Qian,

2019); “phylosignal”, para las pruebas de señal filogenética (Keck et al. 2016); “cati”, para el cálculo de los estadísticos T y de los modelos nulos asociados (Taudiere y Violle, 2015); “ade4”, para la realización de la prueba de las cuatro esquinas (“Fourth-Corner test”) (Dray y Dufour, 2007) y “adiv”, para el análisis de ordenación extendido RLQ (Pavoine, 2020).

RESULTADOS

Características de la vegetación

En total se muestrearon 2548 individuos que se distribuyen en un total de 157 especies, que a su vez corresponden a 89 géneros y a 32 familias. Las familias Mejor representadas en términos del número de especies fueron Leguminosae con 46 especies, Euphorbiaceae con 12 especies, Rubiaceae con 11 especies, Malpighiaceae con 6 y Capparaceae y Sapindaceae con 5 especies, las cuales en conjunto agrupan el 69% del número total de especies muestreadas. Las especies más abundantes fueron *Croton roxanae*, *Croton suberosus*, *Haematoxylum brasiletto*, *Apoplanesia paniculata*, *Thouinia paucidentata*, *Acacia cochliacantha*, *Heliocarpus pallidus*, *Caesalpinia coriaria*, *Croton alamosanus*, *Guapira petenensis* y *Lonchocarpus lanceolatus*. Estas especies corresponden al 50% del número total de individuos registrados.

Entre los géneros más abundantes destacan el género *Lonchocarpus*, con 18 especies, *Randia* con 7 especies, *Caesalpinia* con 6 especies, *Croton* y *Malpighia* con 5 especies cada uno y *Zanthoxylum* con 4 especies. Estos géneros sumados corresponden al 28 % de las especies registradas. A nivel específico *Croton roxanae* fue la especie con el mayor número de individuos (261), seguida de *Croton suberosus* (217), *Haematoxylum brasiletto* (196), *Apoplanesia paniculata* (157), *Thouinia paucidentata* (95), *Acacia cochliacantha* (66), *Heliocarpus pallidus* con (65), *Caesalpinia coriaria* (61), *Croton alamosanus* (53), *Guapira petenensis* (53) y *Lonchocarpus lanceolatus* (47). Estas especies corresponden al 50% del número total de individuos.

El bosque maduro presentó 1488 individuos correspondientes a 28 familias distribuidas en 59 géneros y 93 especies, mientras que el bosque secundario presentó 1060 individuos representando 30 familias que se distribuyeron en 74 géneros y 127 especies (Apéndice S1). El bosque maduro presentó una mayor proporción de especies compartidas ya que tuvo 38 de sus especies en un solo sitio (41% del total), 24 especies en dos sitios (26%), 18 especies en tres sitios (19%) y hasta 13 especies en los cuatro sitios (14%). En contraste, el bosque secundario tuvo 93 especies en un solo sitio (73%), 25 especies en dos sitios (20%), 6 especies en tres sitios (5%) y solo 3 especies en los cuatro sitios (2%).

Cuando se comparó la diversidad alpha con los índices de diversidad verdadera (q_0 , q_1 y q_2), entre los sitios del bosque maduro y bosque secundario, se observó que el bosque maduro tiende a ser más consistente en el número de especies comunes y dominantes. Los sitios BM2, BM3 y BM4 tienen un comportamiento muy similar. Los sitios del bosque secundario, por otra parte, tienen un comportamiento más heterogéneo; los sitios BS3 y BS2 presentan el mayor número de especies, mientras que BS1 y BS4 son los sitios con el menor número de especies (Fig. 2).

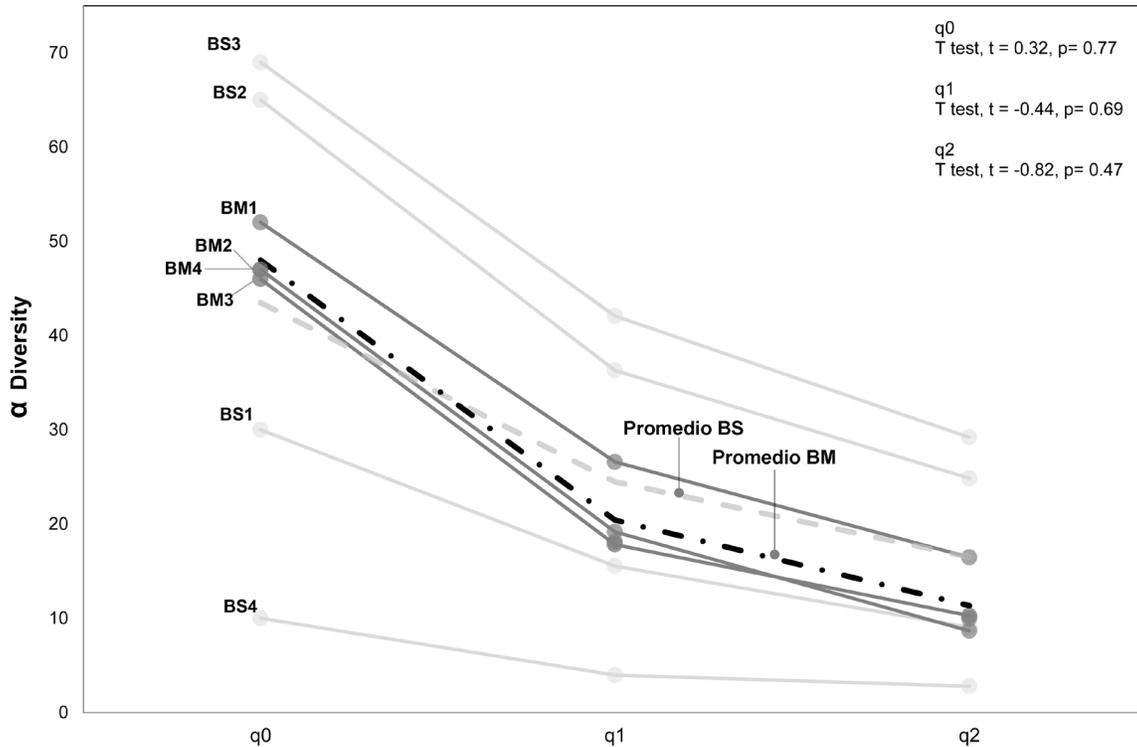


Figura 2. Diversidad alpha de cada sitio estimada con los índices de diversidad verdadera que toman en cuenta la riqueza total de especies (q0), el número de especies comunes (q1) y el número de especies dominantes (q2). Los sitios de bosque maduro (BM) aparecen en líneas oscuras y los de bosque secundario (BS) aparecen en líneas claras.

Cabe señalar que, con respecto a la composición de especies, los sitios del bosque secundario BS1 y BS4 son los sitios diferentes con respecto a sus especies comunes, mientras que los sitios más parecidos fueron BS2-BS3 (Fig. 3). En el bosque maduro los sitios diferentes fueron BM1 y BM4, sobre todo con respecto a sus especies dominantes, mientras que los sitios BM3 y BM4 fueron los más semejantes entre sí, seguidos por el par BM2-BM4.

Adicionalmente, en términos de equidad, las curvas de rango-abundancia mostraron una gran heterogeneidad entre los bosques secundarios, entre los cuales encontramos las comunidades más equitativas (BS3) e inequitativas (BS4) de las comunidades muestreadas (Fig. 3). En este sentido, las comunidades correspondientes a los bosques maduros mostraron una estructura parecida entre sí.

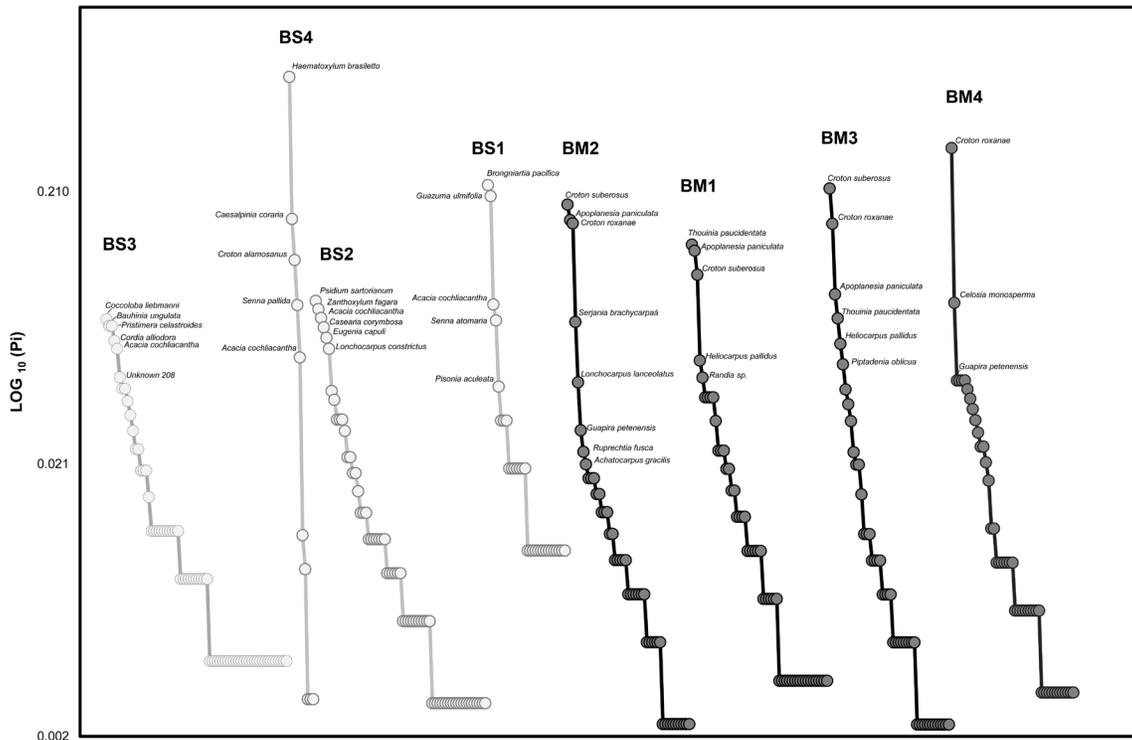


Figura 3. Curvas de rango abundancia por sitio de estudio. Cada curva corresponde a un sitio y cada círculo dentro de las curvas corresponde a una especie. Para cada sitio las especies aparecen ordenadas en base al logaritmo en base 10 de su abundancia relativa ($\text{Log}_{10}(\pi)$), desde las más abundantes hasta las menos abundantes. Las líneas y círculos claros representan a los sitios de bosque secundario, mientras que las líneas y círculos oscuros denotan a los bosques maduros.

Comportamiento de los caracteres funcionales

En general, y en concordancia con los datos de diversidad taxonómica, varios caracteres funcionales mostraron un mayor grado de dispersión en los sitios de bosque secundario en comparación con los bosques maduros. Esto se puede observar en caracteres como CC, AFE, PFA, CAF y CFMS, en uno o más sitios de bosque secundario (Fig. 4). Sin embargo, caracteres como DF, mostraron mayor variación en los bosques maduros, sobre todo en el sitio BM2. Los caracteres que mostraron diferencias significativas entre los dos tipos de bosque fueron el AF y PFA, mientras que el GH y el CAF mostraron diferencias marginalmente significativas.

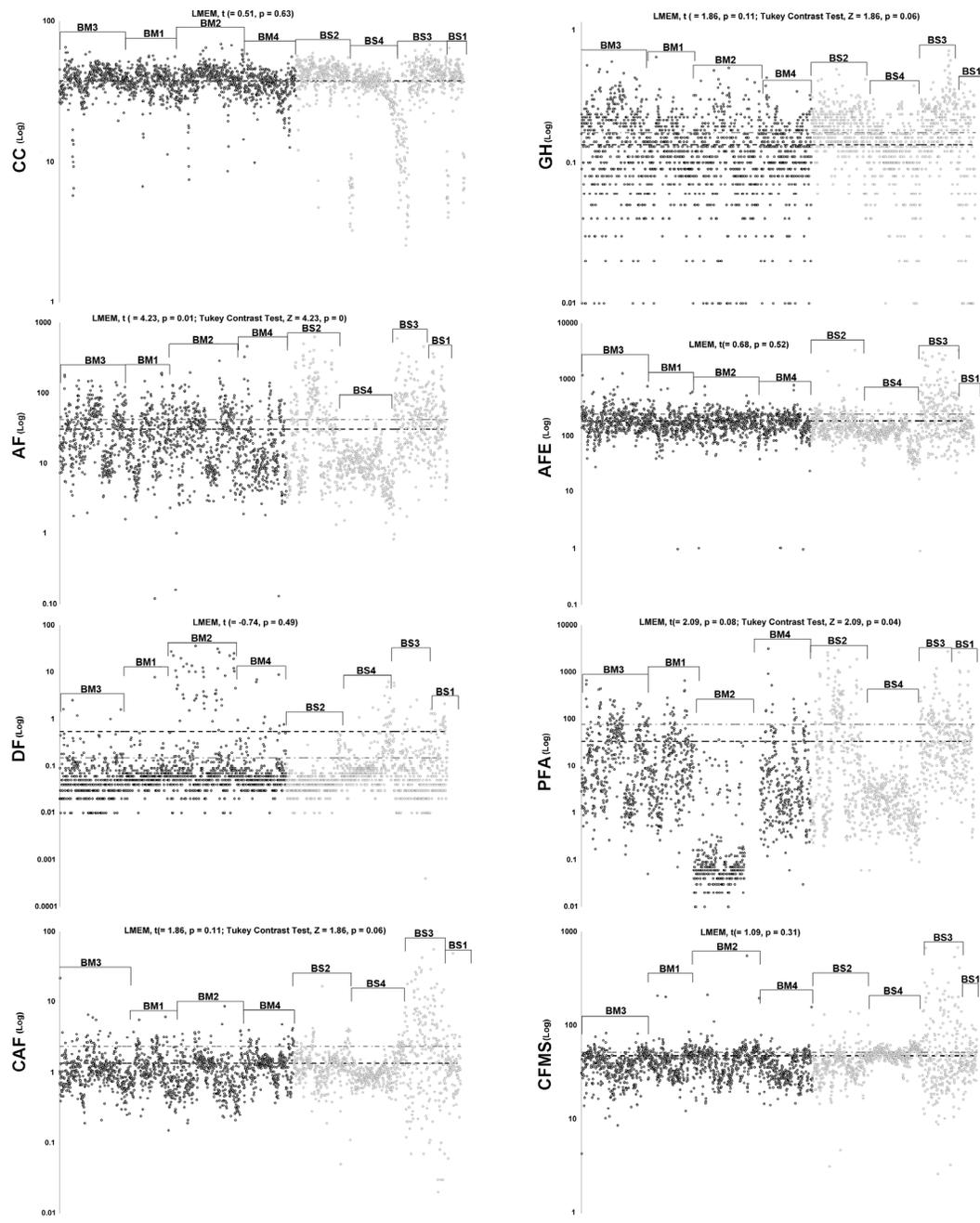


Figura 4. Valores de los caracteres funcionales evaluados, en escala logarítmica, para todos los individuos muestreados. Cada punto representa un individuo. En gris oscuro aparecen los individuos del bosque maduro y en gris claro los individuos del bosque secundario. Cada sitio de estudio está delimitado por corchetes en la parte superior. También en la parte superior de cada gráfica aparecen los resultados de la comparación entre bosques maduros y secundarios mediante la prueba T de Welch. Caracteres funcionales: Contenido de clorofila (CC), área foliar (AF), contenido de agua (CAF), área foliar específica (AFE), densidad foliar (DF), grosor de la hoja (GH), contenido foliar de materia seca (CFMS) y peso fresco por unidad de área foliar (PFA).

Relación entre los atributos funcionales y espectrales de la vegetación

Los caracteres evaluados mostraron distintos grados de correlación con las longitudes de onda correspondientes a las diferentes regiones y longitudes de onda del espectro electromagnético (Fig. 5). De manera general, en la región del visible, el carácter PFA fue el que más se correlacionó con las longitudes de onda comprendidas entre los 500 y 640 nm, en donde se incluye la absorción de los β -carotenos que son pigmentos accesorios y protectores. La correlación fue negativa indicando una menor reflectancia en estas longitudes de onda en cuanto mayor es la PFA. En la región del infrarrojo cercano, las mayores correlaciones entre atributos funcionales y la reflectancia espectral se detectaron en las longitudes de onda comprendidas entre los 700 y los 740 nm, que es el extremo del rojo, una región de rápido cambio en la reflectancia de la vegetación. Los caracteres funcionales más relacionados fueron el CC y nuevamente la PFA, que también mostraron una correlación negativa. Finalmente, en la región del infrarrojo de onda corta, las mayores correlaciones con los caracteres funcionales se detectaron entre los 1340 y 1880 nm, así como a partir de los 2040 nm. Ambas regiones incluyen picos de absorción del agua y/o del nitrógeno. Los caracteres más correlacionados fueron GH, CAF y CC, quienes se relacionaron negativamente con la reflectancia espectral en este rango (Fig. 5).

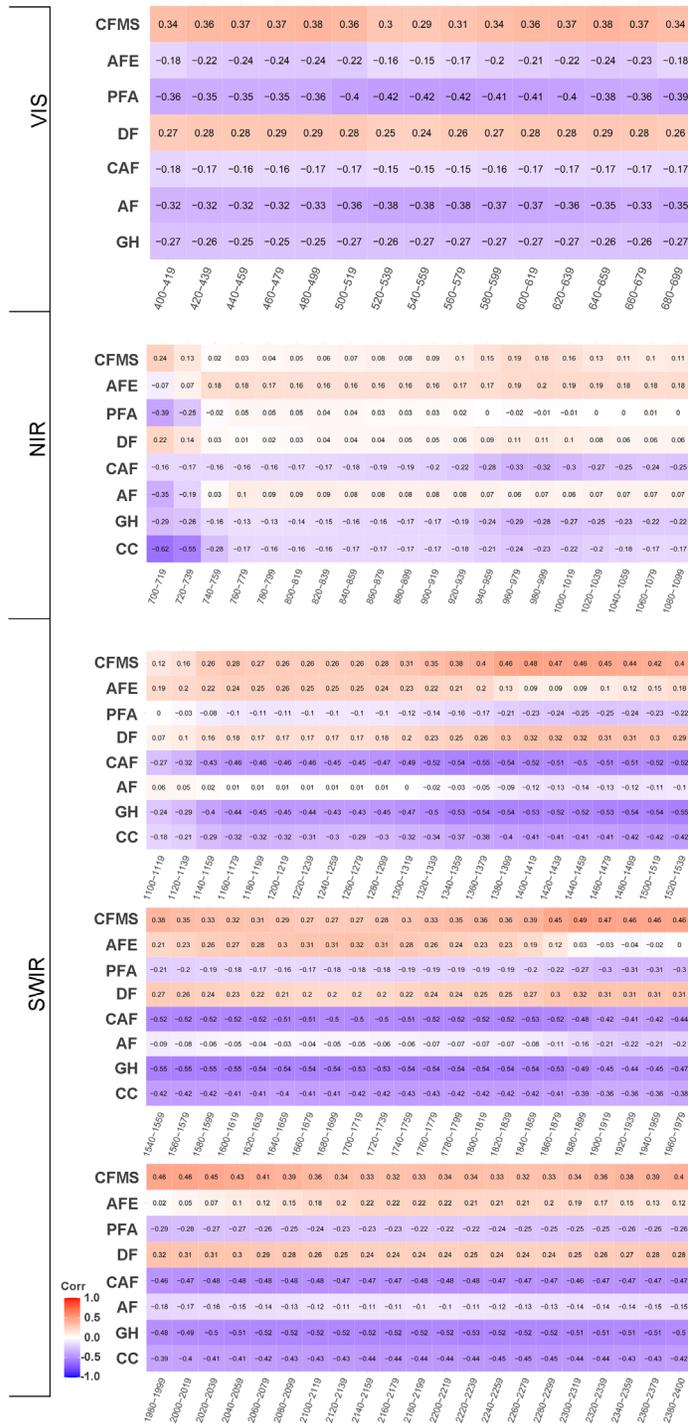


Figura 5. Coeficientes de correlación entre los diferentes caracteres funcionales evaluados y la reflectancia espectral, para 110 bandas con un rango de 20 nm. Las tres secciones corresponden a las regiones del espectro electromagnético: Visible (VIS), infrarrojo cercano (NIR) e infrarrojo de onda corta (SWIR). El valor de la correlación y su signo se indican de acuerdo con la escala de colores que aparece en la parte inferior de la figura.

Caracterización de la diversidad espectral

Los nueve ejes resultantes de los PCoA correspondientes a las diferentes regiones del espectro explicaron en promedio el 99% de la variación en los datos espectrales de todos los individuos medidos (Fig. 6). En las tres regiones del espectro, visible, infrarrojo cercano e infrarrojo de onda corta, se encontraron diferencias significativas en la composición espectral entre los dos tipos de hábitat, así como entre los sitios de estudio. En todos los casos los sitios de bosque secundario aparecen más dispersos entre sí que los sitios de bosque maduro, los cuales permanecen más agrupados. Asimismo, la mayor variación espectral de los bosques secundarios es más acentuada en el infrarrojo de onda corta que en las otras dos regiones. De forma general, los análisis revelaron una señal filogenética significativa en la reflectancia espectral de las hojas en las tres regiones del espectro analizadas, siendo mayor en las regiones VIS y NIR, que en la región SWIR (Apéndice S2).

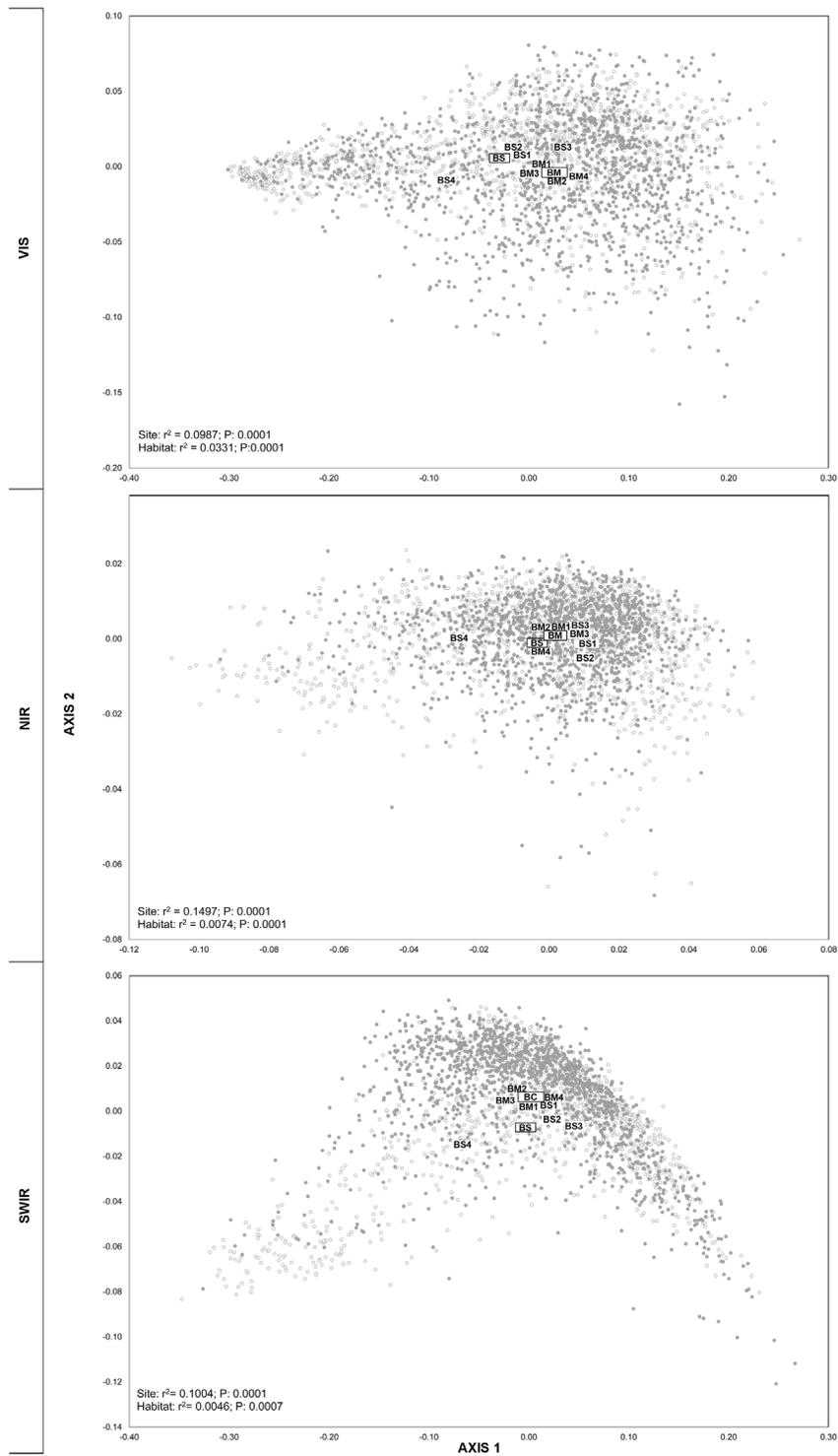


Figura 6. Representación gráfica de los primeros dos ejes de los PCoAs relativos a la caracterización de la variación espectral en los individuos estudiados. Cada gráfico corresponde al análisis de una sección del espectro: visible (VIS), infrarrojo cercano (NIR) e infrarrojo de onda corta (SWIR).

Asimismo, las regiones de mayor variación de la firma espectral de las hojas correspondieron a la sección visible del espectro y a la del infrarrojo de onda corta. De manera general, cuando se evaluó el coeficiente de variación de los datos espectrales para cada longitud de onda, se observó que los sitios de bosque secundario mostraron mayor variación entre sí que los sitios del bosque maduro (Fig. 7). Sin embargo, cuando se analizaron algunas de las especies más conspicuas con respecto a su frecuencia (Apéndice S3), encontramos importantes diferencias interespecíficas en los patrones de variación, ya que mientras algunas mostraban mayores coeficientes de variación de su firma espectral en los bosques secundarios (casi la mitad de las especies), otras mostraron mayor variación en los bosques maduros.

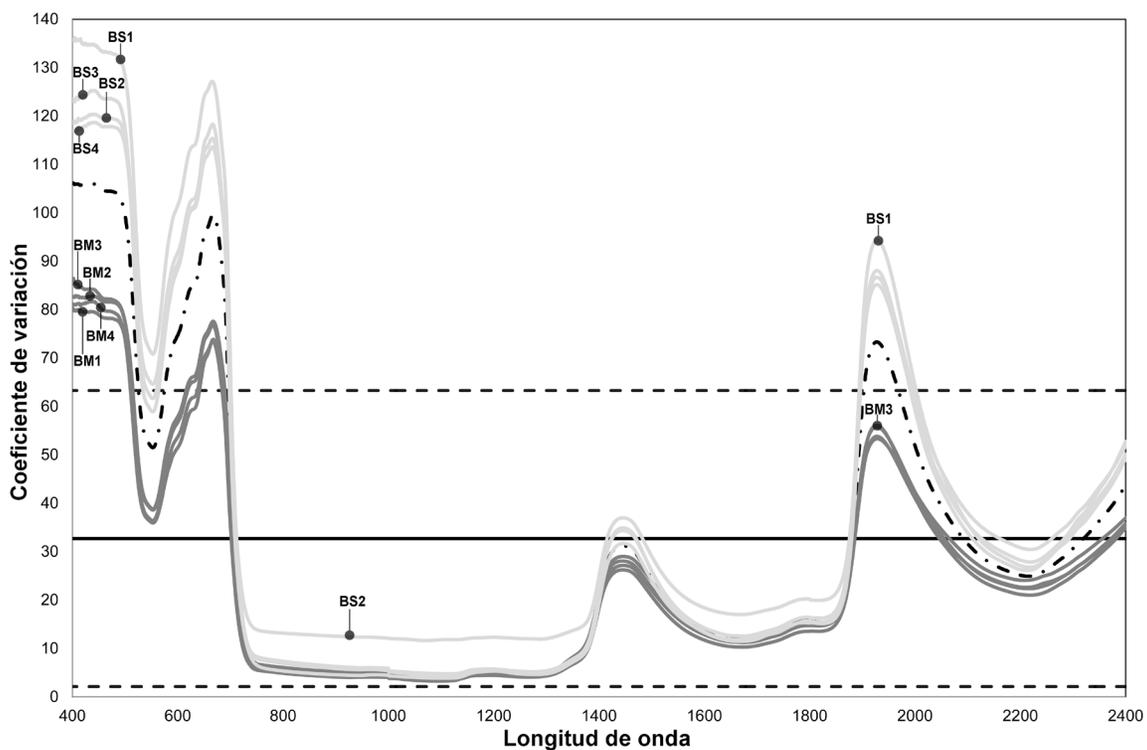


Figura 7. Coeficiente de variación de la reflectancia espectral para cada longitud de onda evaluada en cada sitio de estudio. Las líneas en gris claro corresponden a los bosques secundarios, mientras que las líneas en gris oscuro corresponden a los bosques maduros. La línea punteada indica el promedio de todos los sitios.

De forma general, la diversidad espectral fue mayor en los bosques secundarios que en los bosques maduros, siendo estas diferencias más marcadas en las regiones correspondientes al visible y al infrarrojo de onda corta. Cuando se analizó en detalle la contribución de cada una de las longitudes de onda a la

diversidad espectral de las comunidades, encontramos marcadas diferencias entre los dos tipos de bosques en la región del visible (VIS; 400 a 700 nm), ya que mientras los sitios del bosque secundario aportan más a la diversidad espectral entre los 400 y 500 nm, donde se encuentra uno de los picos de absorción de la clorofila, los sitios de bosque maduro representan la mayor aportación entre los 550 y 650 nm (Fig. 8). En general, la diversidad espectral fue significativamente mayor en los bosques secundarios que en los bosques maduros (Fig. 8). En la región del infrarrojo cercano (700 a 1100 nm), por otra parte, hay muy poca diversidad espectral y nuevamente los sitios de bosque secundario muestran mayor diversidad en la única sección en donde ésta es alta, de los 700 a los 750 nm, sección del espectro que está altamente relacionada con los caracteres morfológicos de las hojas. Sin embargo, no encontramos diferencias significativas con respecto a las pruebas estadísticas (T de Welch) entre los dos tipos de bosques en términos de la diversidad espectral. Finalmente, en la región del infrarrojo de onda corta (1100 a 2400 nm), son también los sitios de bosque secundario los que muestran una mayor contribución a la diversidad espectral. Cuando se analiza toda la región en su conjunto, se encontró que la contribución de estos bosques fue marginalmente mayor que la de los bosques maduros (Fig. 8).

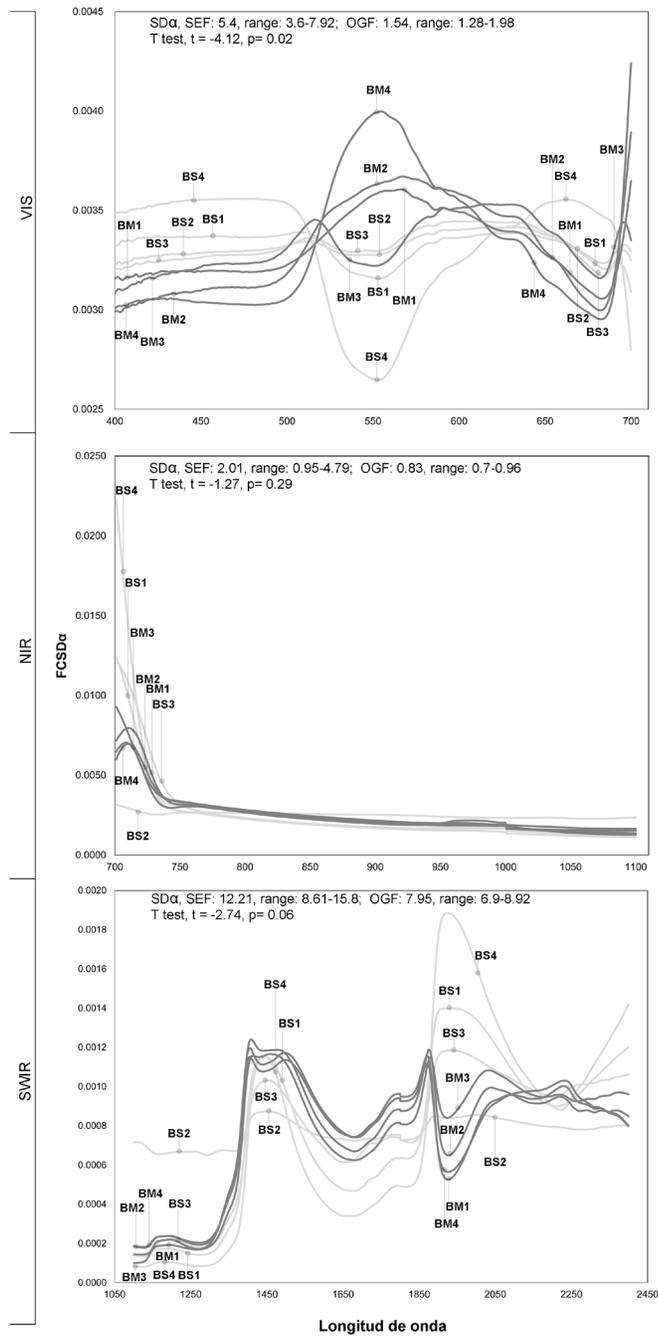


Figura 8. Fracción de la diversidad alfa (FCSDa) que es aportada por cada sitio, para cada longitud de onda, en las diferentes regiones del espectro: visible (VIS), infrarrojo cercano (NIR) e infrarrojo de onda corta (SWIR). Las líneas en gris claro corresponden a los bosques secundarios, mientras que las líneas en gris oscuro corresponden a los bosques maduros. Se muestran también los resultados de las pruebas de T comparando los dos tipos de bosque en cada región del espectro.

DetECCIÓN DE PROCESOS ECOLÓGICOS CON DATOS ESPECTRALES

Cuando evaluamos la acción de filtros internos y externos para rastrear, en variables que sintetizan la variación de los datos espectrales (ejes del PCoA), procesos ecológicos relativos al ensamblaje de comunidades, encontramos que el valor medio de $T_{IP/IC}$ fue significativamente más bajo que lo esperado por el azar en 4 ejes de cada región (visible, infrarrojo cercano e infrarrojo de onda corta), es decir, en 12 ejes en total (Fig. 9). Esto revela la acción de filtros internos (al interior de las comunidades), ya que la variación intraespecífica en dichas variables sintéticas espectrales (ejes) fue menor que lo esperado en ausencia de filtraje. Cabe señalar que, en la mayoría de las variables, varias comunidades, sobre todo del bosque secundario, mostraron valores de $T_{IP/IC}$ más bajos que lo esperado por el azar, lo cual fue más acentuado en la región visible y en el infrarrojo de onda corta. Esto indica que la distribución de los datos espectrales al interior de dichas comunidades, no se sobrelapan entre las especies debido a la reducción en la variación local intraespecífica. Esto estaría sucediendo más para los bosques secundarios que para los bosques maduros, sobre todo en la región VIS y SWIR, altamente relacionadas al contenido de pigmentos y de agua, entre otros caracteres.

Con respecto a la acción de filtros externos en los datos espectrales, no encontramos evidencia de su acción en los valores medios de $T_{IC/IR}$ y $T_{PC/PR}$, ya que estos no fueron distintos a lo esperado por el azar para ninguna variable sintética (ejes del PcoA) (Fig. 9). No obstante, cuando se analizan los valores de $T_{IC/IR}$ de cada comunidad, encontramos que varias de ellas muestran un valor menor a lo esperado por el azar. Esto es más frecuente para los bosques secundarios en la región del visible, y para los bosques maduros en las regiones del infrarrojo cercano e infrarrojo de onda corta. Esto indicaría que los filtros externos operan en dichos sitios, sobre todo en bosques secundarios para la región visible y para bosques maduros en las otras dos regiones, altamente relacionadas con la morfología foliar y el contenido de agua entre otros parámetros. Los filtros externos en estas comunidades estarían operando a nivel individual más que a nivel de población. También es notorio que la gran mayoría de las comunidades que mostraron valores de $T_{IC/IR}$ mayores que lo esperado por el azar, fueron las de bosque secundario.



Figura 9. Tamaño de efecto estandarizado de los estadísticos T para cada comunidad estudiada en cada una de las nueve variables sintéticas espectrales resultante del PCoA realizado para las tres regiones del espectro: visible (VIS), infrarrojo cercano (NIR) e infrarrojo de onda corta (SWIR). La circunferencia cruzada representa la media de todos los sitios, mientras que los puntos representan los valores para cada comunidad. Los valores fuera de las barras de colores, se consideran diferentes a lo esperado por el azar.

Respuesta de los datos espectrales a la variación en las condiciones ambientales

Con respecto a la variación espectral interespecífica, la prueba de las cuatro esquinas (fourth-corner test) nos permitió identificar que el eje PCoA3 correspondiente a la región del VIS, estuvo positivamente relacionado con la radiación fotosintéticamente activa (PAR), la temperatura promedio del suelo (TSavg), el contenido de agua en el suelo (SWC), la actividad de la enzima fosfomonoesterasa (PME) y con la proporción de C:P, así como negativamente relacionada con el promedio de la humedad relativa (EHavg) y la actividad de la enzima β -1, 4-glucosidasa (BG) (Tabla 1). También encontramos que la variación representada por el eje PCoA5 estuvo positivamente relacionada con la radiación solar máxima (SRmax). Asimismo, los ejes PCoA8 y PCoA9 correspondientes a la región NIR mostraron una relación significativa con los ejes resultantes de la prueba RLQ, y la prueba de las cuatro esquinas reveló una relación negativa entre el eje PCoA9 y el PAR, SWC y PME. Finalmente, la variación espectral correspondiente al SWIR, fue la que mostró una mayor relación con el grupo de parámetros ambientales evaluados. Específicamente, la variación en EHavg y en los niveles de actividad de la BG estuvieron asociadas con la variación en los ejes PCoA 1 y 7 y PCoA3, de forma positiva y negativa, respectivamente, mientras que lo opuesto se observó en la relación de estos ejes con la variación en PAR, TSavg, SWC and PME. Por último, encontramos que la variación en el eje PCoA6 estuvo relacionada positivamente con la temperatura promedio del ambiente (Etavg) y con las proporciones de C:N y NH₄:NO₃ y negativamente con las concentraciones de PO₄. En general, los parámetros ambientales mostraron un mayor grado de relación con la variación a todo lo largo del espectro analizado fueron: PAR, SWC y PME.

Cuadro 1. Resultados de las pruebas de las cuatro esquinas (fourth-corner test), mostrando las correlaciones (coeficiente de correlación de Pearson: r_P) significativas encontradas entre las variables (ejes resultantes del PCoA) representando la variación en la reflectancia espectral en las regiones del espectro VIS, NIR y SWIR y los parámetros ambientales evaluados.

ATRIBUTOS	VIS				NIR				SWIR					
	PCoA3	PCoA5	Q1	Q2	PCoA8	PCoA9	Q1	Q2	PCoA1	PCoA3	PCoA6	PCoA7	Q1	Q2
Aéreos														
ETavg	-	-	-0.12	0.23	-	-	0.07	-0.27	-	-	0.25	-	-0.20	0.29
EHavg	-0.44	-	-0.48	0.20	-	-	0.08	-0.29	0.26	-0.26	-	0.29	-0.47	0.25
SRmax	-	0.33	-0.07	-0.29	-	-	0.17	0.27	-	-	-	-	-0.08	-0.15
PAR	0.37	-	0.49	0.12	-	-0.31	-0.47	-0.04	-0.27	0.25	-	-0.27	0.41	0.02
Edáficos														
TSavg	0.36	-	0.43	-0.20	-	-	-0.33	0.27	-0.24	0.26	-	-0.25	0.44	-0.24
SWC	0.34	-	0.39	-0.08	-	-0.24	-0.38	0.20	-0.23	0.23	-	-0.17	0.35	-0.23
C:N		-	0.31	0.13	-	-	-0.27	-0.19	-0.16	0.06	0.15	-0.30	0.28	0.29
C:P	0.30	-	0.35	0.04	-	-	-0.28	-0.01	-0.15	0.13	-	-0.23	0.27	0.10
PO4	-	-	-0.20	-0.28	-	-	0.20	0.33	-	-	-0.18	-	-0.14	-0.35
NH4:NO3	-	-	-0.03	0.18	-	-	-0.03	-0.25	-	-	0.20	-	-0.02	0.27
PME	0.32	-	0.42	0.17	-	-0.37	-0.44	-0.03	-0.25	0.22	-	-0.21	0.35	-0.10
BG	-0.38	-	-0.47	0.12	-	-	0.39	-0.08	0.23	-0.20	-	0.34	-0.44	-0.05
Ejes - RLQ	-	-			-	-								
R1	0.47	-0.21			0	0.33			-0.31	0.27	-0.04	-0.39		
R2	-0.10	-0.39			0.26	0.05			0	-0.07	0.29	-0.11		

En negrita se muestran las relaciones significativas entre los ejes de los PCoAs y los parámetros ambientales con los ejes (Q1, Q2 y R1, R2) resultantes del análisis RLQ empleado como base para la prueba de las cuatro esquinas. Parámetros ambientales: el promedio de la temperatura ambiente (ETavg), el promedio de la humedad relativa (EHavg), la radiación solar máxima (SRmax), la radiación fotosintéticamente activa (PAR), la temperatura promedio del suelo (TSavg), el contenido de agua en el suelo (SWC), la proporción de C:N en el suelo, la proporción de C:P en el suelo, la concentración de PO4 en el suelo, la proporción de NH4:NO3 en el suelo, la actividad de la enzima fosfomonoesteraza (PME) y la actividad de la enzima β -1, 4-glucosidasa (BG).

El eje 1 resultante de las pruebas RLQ extendido, que consideraron el grado de relación filogenética entre las especies, explica un 83% de la variación analizada correspondiente a la región del VIS, un 93% de la variación analizada correspondiente a la región NIR y un 81% de la variación analizada en SWIR (Fig. 10). De forma general, observamos la señal filogenética en la respuesta de las especies a la variación en los parámetros ambientales, la cual fue significativa considerando las tres regiones del espectro (Apéndice S4).

Las especies de las familias Annonaceae (del género *Annona* y *Sapranthus*), Apocynaceae (especies del género *Tabernaemontana*), Boraginaceae (del género *Cordia*), Capparaceae (del género *Cynophalla*), Euphorbiaceae (del género *Croton*), Leguminosae (del género *Lonchocarpus* y *Senna*), Malpighiaceae (del género *Malpighia*), Myrtaceae (del género *Eugenia*), Rubiaceae (del género *Randia*) y Salicaceae (del género *Casearia*) tienden a presentarse en sitios con alta ETavg, EHavg y de alta proporción de NH₄:NO₃ y mayor actividad de la enzima BG en el suelo y bajos niveles de PAR, TSavg, así como de SWC, de proporción de C:P, de PO₄ y de la actividad de la enzima PME, mientras que especies de las familias Burseraceae (del género *Bursera*) y Leguminosae (del género *Acacia*, *Caesalpinia*, *Piptadenia*) tienden a presentar una respuesta contraria a lo largo de esos gradientes ambientales. Esta diferencias entre las especies en su distribución a lo largo de los gradientes ambientales evaluados, potencialmente asociadas a diferencias entre sus hojas en relación a la concentración de pigmentos (e.g., clorofila y carotenoides), la estructura anatómica de las mismas (e.g., espacios intercelulares), así como la presencia de metabolitos secundarios (e.g., compuestos fenólicos) que actúan como defensa y protección contra enemigos naturales y las condiciones ambientales, respectivamente, se ve reflejado en variaciones en los patrones de reflectancia espectral en la región del VIS, NIR y SWIR (Fig. 10). En este sentido, las especies que tienden a presentarse en los sitios con menores niveles de PAR y alta EHavg tienden a tener los valores más altos de AFE (ej. especies de los géneros *Tabernaemontana*, *Cynophala*, *Croton*, *Malpighia*, *Randia*), mientras que las especies en condiciones contrarias tienden a presentar valores de AFE más bajos (ej. especies de los géneros *Acacia*, *Caesalpinia* y *Piptadenia*).

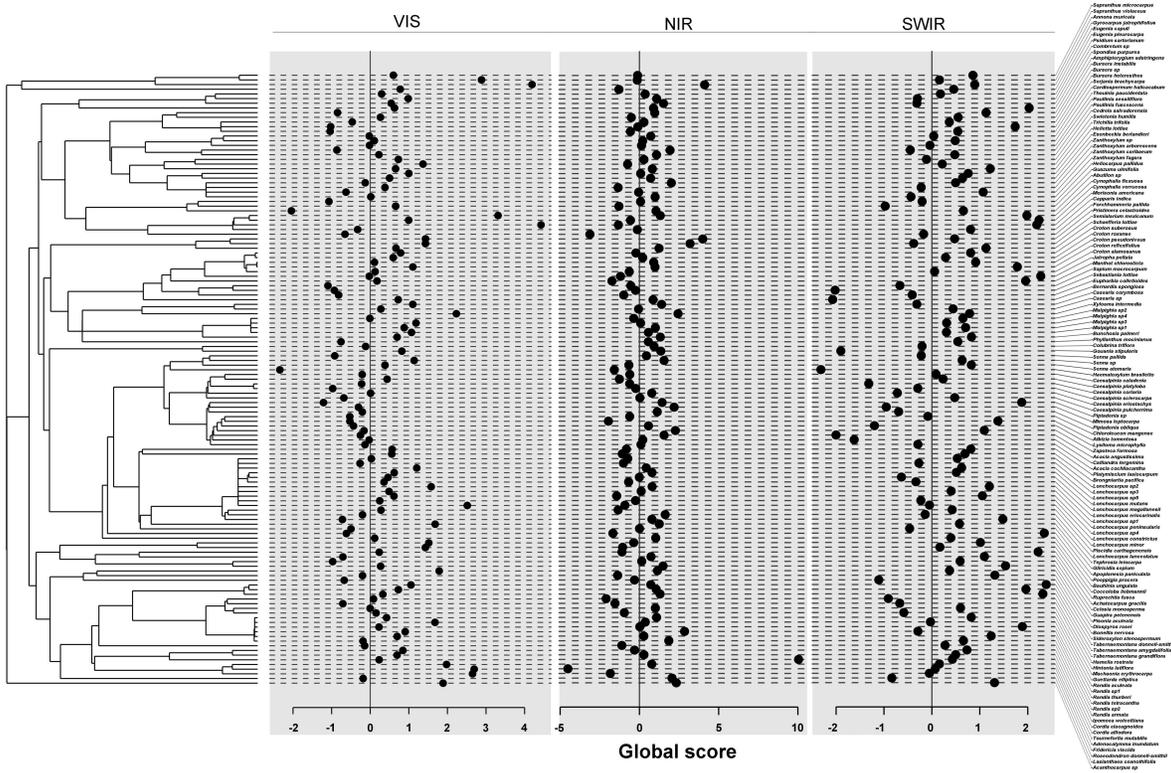


Figura 10. Árbol filogenético y coordenadas de las especies en el primer eje del análisis de RLQ extendido.

DISCUSIÓN

La caracterización de la vegetación en términos taxonómicos y funcionales, así como entender qué procesos ecológicos dirigen el ensamblaje de las comunidades en los bosques tropicales, resulta imperioso dada la alta tasa de transformación/deforestación de estos ecosistemas y la enorme importancia biológica que revisten. Este conocimiento nos permitirá entender su respuesta al cambio global así como sentar las bases ecológicas para su conservación, manejo y restauración. La generación de este conocimiento, sin embargo, representa un gran reto que podría ser más fácilmente afrontado si logramos inferir tanto la diversidad taxonómica y funcional, como la naturaleza de los procesos ecológicos operando en la vegetación a través de datos espectrales que integran gran cantidad de información. Estos se pueden generar en forma rápida y no destructiva, lo que permite abarcar un alto número de individuos/especies, e incluso pueden ser medidos a través de sensores remotos cubriendo grandes extensiones de territorio en un tiempo relativamente corto. Este estudio pretende

justamente sentar las bases para usar la reflectancia espectral en los estudios ecológicos de la vegetación tropical, misma que por su alta diversidad y heterogeneidad, ha sido escasamente caracterizada con datos espectrales a nivel de comunidad (pero ver Asner, 1998; Asner et al. 2009; Alvarez-Añorve et al. 2012; Draper et al. 2019) y en donde aún no se ha logrado detectar procesos ecológicos con este tipo de datos.

Lo primero que encontramos en la comparación entre bosques maduros y secundarios, contrario a lo hipotetizado inicialmente, es una alta heterogeneidad y riqueza taxonómica en los segundos, mismos que, en su conjunto, mostraron un mayor número de especies que los bosques maduros, aunque cuando se analizaron por separado (Fig. 2), se hace evidente que esa alta diversidad ocurre solo en dos de los 4 sitios secundarios (BS3 y BS2), ya que los otros dos sitios (BS1 y BS4), presentan una diversidad muy baja. Es justo esta alta heterogeneidad la que caracteriza a los bosques secundarios de este BTS en este y otros estudios realizados en la región (Alvarez-Añorve et al. 2012; Quesada et al. 2013; Jimenez-Rodríguez et al. 2018; Avila-Cabadilla et al. 2014), indicando, en primer término, la presencia de procesos estocásticos en la conformación de las comunidades durante la sucesión temprana, y la consecuente heterogeneidad en la composición específica y diversidad de dichos bosques, que impiden hacer una caracterización única y determinante de los estadios sucesionales tempranos. El hecho de que el 93% de las especies registradas en estos bosques ocurran en un solo sitio indica también que las dinámicas metapoblacionales de la mayoría de las especies podrían verse afectadas por el hecho de que se encuentren en un solo parche dentro del paisaje, lo cual no sería un problema en los bosques maduros, mismos que, cuando se trata de áreas naturales protegidas, tienden a formar parte de grandes parches o extensiones del paisaje y a presentar una composición específica más homogénea, ya que en estos bosques el 60% de las especies se compartieron en más de un sitio. Esta mayor homogeneidad de los bosques maduros, que se observa aún entre los sitios fuera de la reserva como BM4 (sumamente similar al resto de los sitios), sugiere también la acción de procesos determinísticos en la conformación de las comunidades de estadios más avanzados. De hecho, las comunidades de bosque maduro muestran una mayor

diversidad que las de bosque secundario al ser más equitativas (Fig. 3), aunque todas las comunidades estudiadas revelan la influencia del paisaje circundante en su riqueza y diversidad, ya que entre los bosques secundarios, las comunidades altamente diversas se encontraban cerca de la RBCC (BS2) o de otras áreas naturales protegidas (ej. BS3 cerca de una reserva ejidal), en tanto que los otros bosques secundarios se encontraban inmersos en paisajes transformados. En el mismo sentido, el bosque maduro que mostró un mayor grado de dominancia fue el que se encontraba fuera de la RBCC, colindando con sitios transformados (BM4).

La alta heterogeneidad y la acción de procesos estocásticos en la conformación de las comunidades de bosque secundario, se refleja también en una mayor variación en varios de los caracteres funcionales relacionados, sobre todo, con la morfología foliar (AFE, GH) y el contenido de agua (PFA, CAF) (Fig. 4). Esto sugiere una alta variedad de estrategias funcionales en los bosques secundarios, posiblemente asociada a su alta heterogeneidad en aspectos ambientales, de historia de uso, su composición específica y en la configuración y composición del paisaje que lo rodea, esto se refleja en una mayor riqueza de especies. Adicionalmente, los caracteres asociados a la morfología foliar y al contenido de agua, resultan estratégicos en un sistema como el BTS en donde el uso conservativo del agua y los nutrientes (alto PFA y GH), puede ser ventajoso para la sobrevivencia en sitios altamente expuestos a la radiación solar y a las altas temperaturas como es el caso de los bosques secundarios. Esto explicaría que caracteres como el contenido de masa fresca y el grosor hayan resultado, en promedio, superiores en las comunidades de estos bosques. De hecho, estudios anteriores han revelado que las hojas de los individuos presentes en los estadios tempranos del BTS tienden a ser más gruesas y con un mayor contenido de agua que las de los estadios avanzados de la sucesión justo para hacer un uso más conservativo del agua (Alvarez-Añorve et al. 2012; Lebrija-Trejos et al. 2010).

Precisamente fueron los caracteres relacionados con la morfología foliar y el contenido de agua (PFA, CAF, GH), además del contenido de clorofila (CC), los que mostraron mayor correlación con la reflectancia espectral en las distintas

regiones del espectro (Fig. 5), indicando que la variación en estos caracteres se está reflejando en los datos espectrales. Las correlaciones más importantes se produjeron en: 1) el infrarrojo cercano con el contenido de clorofila, que decae abruptamente en el extremo del rojo determinando la forma de la firma espectral en esta sección del espectro y 2) en el infrarrojo de onda corta, con el grosor de la hoja, el contenido de agua y el contenido de clorofila. Precisamente, Darvishzadeh et al. (2008) reportan que las bandas óptimas para la estimación del contenido de clorofila (la clorofila no absorbe fuera del rango visible) se encuentran en las regiones del NIR y SWIR. La reflectancia a los 2132 nm se correlaciona también con el contenido de nitrógeno y clorofila tanto a escala de la hoja como a escala de dosel; esto porque la mayoría del N está contenido en las moléculas de clorofila (el 75% del contenido total de N está en los cloroplastos, especialmente en la enzima Rubisco y en el anillo de porfirina que forma parte de la molécula de clorofila, donde los átomos de N están asociados al átomo central de Mg) (Yoder y Pettigrew-Crosby 1995). Adicionalmente, dentro del infrarrojo de onda corta se encuentran los puntos de absorción del agua, cuya cantidad al interior de la hoja, reflejada en parámetros como CAF y GH, deberá estar relacionada negativamente con la reflectancia en dichos puntos, ya que en cuanto mayor sea la cantidad de agua, mayor será la absorción de la radiación y por tanto menor será la reflectancia.

En el mismo sentido, con respecto a la variación de los datos espectrales, cabe señalar que los patrones en la variación total de estos datos se corresponden con la variación taxonómica y funcional descrita anteriormente, ya que las comunidades de bosque secundario muestran una mayor dispersión/variación espectral entre sí que las comunidades de bosque maduro (Fig. 6, 7 y 8). El hecho de que esta variación esté acentuada en el infrarrojo de onda corta, es consistente con que en esta región esté correlacionada fuertemente con atributos funcionales fundamentales para la sobrevivencia de las plantas en un ecosistema estacionalmente seco (Fig. 5) y sobre todo en sus bosques secundarios, altamente heterogéneos, quienes finalmente tienden a hacer el mayor aporte a la diversidad espectral en esta región del espectro (Fig. 8). Asimismo, la región visible, determinada principalmente por el contenido de pigmentos (Gamon et al. 2019),

muestra también una alta variación entre sitios de bosque secundario (Fig. 7), reflejando la alta variación en el contenido de clorofila en estas comunidades (Fig. 4), así como las consecuencias de dicha variación en la reflectancia espectral, ya que son estas comunidades quienes más aportan a la diversidad espectral de la región visible (Fig. 8). En el mismo sentido, la mayoría de las especies que mostraron mayor variación intraespecífica en los bosques secundarios, son especies pioneras típicas de estos bosques (v.gr. *Cordia alliodora*, *Lonchocarpus mutans*, *Lysiloma microphylla*, *Heliocarpus pallidus*) (Apéndice S3). Adicionalmente, fue justamente la región de infrarrojo de onda corta (seguida de la región visible), la que mostró señal filogenética en un menor número de variables espectrales, probablemente como reflejo de una mayor variación en dichos rasgos, sugiriendo una mayor variación en datos funcionales. Sin embargo, el hecho de haber encontrado dicha señal en la mayoría de las variables espectrales para las tres regiones (Apéndice S2), es un importante indicio de que los datos espectrales pueden ser útiles para estimar, además de la diversidad funcional, la diversidad taxonómica/filogenética de la vegetación, en sistemas altamente diversos como los bosques tropicales.

Además de reflejar la variación funcional y taxonómica de la vegetación, los datos espectrales también reflejaron la posible acción de filtros internos en diferentes variables espectrales de las tres regiones del espectro, al presentar una menor variación intraespecífica que lo esperado por el azar, misma que indicaría un empaquetamiento de los atributos espectrales que evitaría el solapamiento de valores entre especies (Fig. 8). Necesariamente, esto estaría reflejando un agrupamiento o selección estabilizadora en los valores de caracteres funcionales que determinan la reflectancia espectral y, por supuesto, esto incluiría tanto a varios de los caracteres evaluados en este estudio, como a otros caracteres que no fueron evaluados, pero cuyo comportamiento se está reflejando en los datos espectrales. Nuevamente, las comunidades de bosque secundario mostraron un mayor efecto de este filtraje, sobre todo en el infrarrojo de onda corta y la región visible, sugiriendo que algunos caracteres relacionados con el contenido de pigmentos, agua, nitrógeno, lignina, celulosa, o proteínas, entre otros, estarían experimentando límites a la similitud, mismos que explicarían la coexistencia de

un gran número de especies en sitios con entornos bióticos y abióticos tan variables y adversos, como el de los bosques secundarios del BTS, en donde la vegetación podría experimentar mayor limitación por agua y nutrientes, además del ataque de herbívoros, patógenos y especies invasoras (Lebrija-Trejos et al. 2010; Alvarez-Añorve et al. 2012; García-Guzmán et al. 2016).

Precisamente, los valores de TIC/IR, evidenciaron la presencia de filtros externos en bosque secundarios, sobre todo en la región del visible (Fig. 9), indicando que de todos los posibles valores espectrales presentes en el pool regional de especies, solo un rango limitado de estos valores están presentes en dichas comunidades, para la región visible del espectro. Dado que los filtros externos se refieren a la acción del clima, del suelo y de agentes biológicos modulando la selección de especies del pool regional (Violle et al. 2012), esto indicaría que estos factores estarían determinando que solo un subconjunto de los posibles valores de caracteres funcionales relacionados con el contenido de pigmentos, estén presentes en varias de nuestras comunidades de bosque secundario. Quizá esto se relacione con el sesgo hacia valores medios y bajos que observamos en los valores de CC para estas comunidades (Fig. 4), y/o con el contenido de pigmentos de fotoprotección, mismo que, de acuerdo con otros estudios (Bravo-Monzón et al. en revisión), tiende a ser más alto en sitios altamente expuestos a la radiación solar.

Por otra parte, los filtros externos también parecen estar actuando sobre varias comunidades de bosque maduro, en donde solo estaría presente un subconjunto de los valores espectrales potenciales en el infrarrojo cercano y en el infrarrojo de onda corta (Fig. 9). Esto sugiere que caracteres funcionales relacionados con la morfología foliar y con el contenido de agua u otros compuestos (lignina, celulosa, proteínas, etc) estarían siendo filtrados por agentes bióticos y/o abióticos en los bosques maduros y explica también la menor variación o mayor agrupamiento en los valores de AFE, CAF y CFMS en estas comunidades (Fig. 4). Estudios previos han encontrado diferencias significativas en los valores de estos caracteres entre los estadios tempranos y los estadios

avanzados de la sucesión del BTS (Lebrija-Trejos et al. 2010; Alvarez-Añorve et al. 2012; Lohbeck et al. 2015).

En concordancia con los hallazgos expuestos hasta este punto, encontramos parámetros ambientales afectando la expresión de datos espectrales en las distintas regiones del espectro, lo cual confirma que el efecto de los cambios ambientales en los caracteres funcionales de la vegetación natural, puede detectarse con datos espectrales en estudios ecológicos (Goetz et al. 2005; Goerner et al. 2009), esto a pesar de tratarse de vegetación tropical, con un alto grado de diversidad y heterogeneidad. El hecho de que los parámetros ambientales que mostraron un mayor grado de relación con los datos espectrales en todas las regiones del espectro, estén relacionados con la disponibilidad de luz (PAR), la disponibilidad de agua (SWC) y la disponibilidad de fósforo (PME) (tabla 1), sugiere que algunos de los filtros que estarían determinando la composición específica y funcional de las comunidades estarían asociados con estos parámetros. Esto también podría aplicarse a la humedad relativa del aire, a la temperatura tanto del aire como del suelo y a la disponibilidad de nitrógeno, ya que estos parámetros también se relacionaron significativamente con la variación espectral de al menos una región del espectro. De hecho, otros estudios realizados con variables ambientales o del suelo, han encontrado que la radiación, la temperatura y la disponibilidad de agua, nitrógeno y fósforo, pueden fungir como filtros ambientales en las comunidades sucesionales del BTS (Alvarez-Añorve et al. 2012; Pineda-García et al. 2013; Pineda-García et al. 2016; Waring et al. 2015). Adicionalmente, el hecho de que el infrarrojo de onda corta haya sido la región que mostró mayor relación con los parámetros ambientales evaluados, indica que, en consonancia con los resultados anteriores, el contenido de agua de la vegetación y posiblemente el contenido de nitrógeno, compuestos asociados a la defensa (fenoles, lignina), entre otras sustancias, estén respondiendo a las diferencias ambientales entre los sitios estudiados.

Finalmente, el hecho de que se detecte una fuerte señal filogenética en los datos espectrales y en la respuesta de las especies en las tres regiones del espectro (Fig. 10 y Apéndice S2 y S4), indica que la respuesta de la vegetación a

las condiciones ambientales se estaría diferenciando entre clados y estaría modulada por la historia/relaciones filogenéticas. El reflejo de las relaciones filogenéticas en los datos espectrales, ha sido recientemente explorado en estudios con distintas especies del género *Quercus* (Cavender-Bares et al. 2016), dando señales de que esto es posible, aunque en nuestro caso estaríamos hablando de la posibilidad de detectar estas relaciones a nivel de comunidad en bosques tropicales, lo cual sería de gran relevancia en este campo del conocimiento. Así, nuestros resultados revelan que ciertos clados, como los géneros, *Lonchocarpus*, *Malpighia*, *Eugenia*, *Randia*, *Casearia*, etc, estarían más asociados a las condiciones ambientales de los bosques maduros (p. ej. alta humedad relativa, menor radiación, menor temperatura del suelo, entre otros), mientras que los clados a los que típicamente pertenecen las especies pioneras en este sistema, como los géneros *Acacia*, *Bursera*, *Piptadenia*, estarían más asociados a las condiciones ambientales de los bosques secundarios (mayor temperatura y radiación, menor humedad relativa, entre otros). Esto significaría que los datos espectrales analizados de esta manera podrían indicar los posibles mecanismos por los cuales se están estructurando las diferentes comunidades, así como detectar conservadurismo filogenético tanto en los caracteres funcionales (Apéndice S2), como en su respuesta a la variación ambiental (Cavender-Bares et al. 2017).

Por tanto, el análisis ecológico de los datos espectrales brinda una gran cantidad de información que generalmente solo es posible obtener reuniendo la información de diferentes estudios que evalúan estas relaciones de forma separada, con las limitaciones que esto conlleva, y nos permitiría realizar estudios integrales en donde se puedan inferir los patrones generales de riqueza y diversidad de las comunidades, así como la relación que estos patrones guardan con los parámetros ambientales y cómo dichos parámetros estarían influyendo en la conformación de las comunidades. Incluso, este tipo de análisis podría brindar información sobre las relaciones filogenéticas de las especies y la existencia de conservadurismo filogenético en su respuesta funcional. Es decir, a través de este tipo de estudios podría ser posible inferir los patrones, procesos y mecanismos ecológicos que modulan la naturaleza de las comunidades vegetales.

CONCLUSIONES

El estudio ecológico de la vegetación tropical, altamente diversa y amenazada, ha significado siempre un reto al demandar una gran cantidad de tiempo, esfuerzo y recursos económicos por parte de los investigadores, por lo cual es necesario desarrollar metodologías que permitan obtener información relevante sobre el funcionamiento de estos ecosistemas con una menor demanda logística. De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, el análisis de la reflectancia espectral de la vegetación, se perfila para ser una de estas metodologías, ya que en los resultados se han reflejado: 1) la diversidad tanto taxonómica como funcional de la vegetación; 2) el nivel de heterogeneidad entre hábitats conservados y perturbados, lo cual permite vislumbrar tanto el tipo de procesos que subyacen a la conformación de las comunidades en los distintos estadios sucesionales, como las diferencias en la naturaleza de estos dos tipos de comunidades; 3) la acción de filtros tanto internos como externos que modulan la variación intraespecífica al interior de las comunidades y la composición específica de las mismas, develando tanto procesos relacionados con límites a la similitud como con posibles filtros ambientales, e incluso bióticos, que estarían influenciando el ensamblaje de las comunidades; 4) la relación entre los caracteres funcionales y las variables ambientales, permitiendo detectar las más importantes a las que están respondiendo las plantas y 5) la presencia de señal filogenética en la respuesta de la vegetación a la variación ambiental y por tanto, la ocurrencia de conservadurismo filogenético en los caracteres funcionales detrás de esta respuesta.

El contar con una aproximación de este tipo para el estudio ecológico de ecosistemas tan complejos como los bosques tropicales, supondría un gran avance para obtener información sobre las características fundamentales y el funcionamiento de estos ecosistemas, no solo en un menor tiempo, sino también a grandes extensiones espaciales mediante el análisis de imágenes multi e hiperespectrales. Esto nos permitiría sentar las bases científicas del manejo y conservación de estos bosques, al ritmo demandado por su rápida transformación, contribuyendo con ello a responder al urgente desafío del cambio global.

REFERENCIAS

- Alvarez-Añorve M.Y., Quesada M., Sánchez-Azofeifa GA., Avila-Cabadilla LD., Gamon JA. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American journal of botany*, 99(5): 816-826
- Alvarez-Buylla E.R., Martínez-Ramos M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree: An evaluation of the climax–pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275–290.
- Asner G. P, Martin RE, Ford AJ, Metcalfe DJ, Liddell MJ. 2009. Leaf chemical and spectral diversity in Australian tropical forests. *Ecological Applications* 19(1): 236-253.
- Asner G.P, Martin RE. 2011. Canopy phylogenetic, chemical and spectral assembly in lowland Amazonian forest. *New Phytologist* 189: 999-1012.
- Asner G.P. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment* 64 (3): 234-253.
- Asner G.P., R. E. Martin, L. Carranza-Jménez, F. Sinca, R. Tupayachi, C. B. Anderson & P. Martínez. 2014. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytol.* 204(1): 127–139.
- Asner G.P., Martin, R.E. & Suhaili, A.B. 2012. Sources of Canopy Chemical and Spectral Diversity in Lowland Bornean Forest. *Ecosystems* 15, 504–517. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9526-2>
- Asner G.P., Martin R., Knapp David, Tupayachi Raul, Anderson Christopher, Carranza Loreli, Martínez Paola, Houcheime Mona, Sinca Felipe, Weiss Parker. 2011. Spectroscopy of canopy chemicals in humid tropical forests. *Remote Sensing of Environment - REMOTE SENS ENVIRON.* 115. 10.1016/j.rse.2011.08.020.
- Asner G.P., Martin, Roberta. 2008. Spectral and chemical analysis of tropical forests: Scaling from leaf to canopy levels. *Remote Sensing of Environment.* 112. 3958-3970. 10.1016/j.rse.2008.07.003.
- Avila-Cabadilla L.D, Stoner KE, Nassar JM, Espirito-Santo MM, Alvarez-Añorve MY, Aranguren CI, Sanchez-Azofeifa GA. 2014. Phyllostomid bat occurrence in successional stages of Neotropical dry forests. *PLoS One*: 9(1).Barbosa J., Asner Gregory, Martin Roberta, Baldeck Claire, Hughes Flint, Johnson Tracy. 2016. Determining Subcanopy *Psidium cattleianum* Invasion in Hawaiian Forests Using Imaging Spectroscopy. *Remote Sensing.* 8. 33. 10.3390/rs8010033.
- Bravo-Monzón A.E., Montiel-González C., Arena-Ortiz M.L., Benitez-Malvido J., Chiappa-Carrara X., Flores-Puerto J.I., Avila-Cabadilla L.D., Alvarez-Añorve M.Y., (en revisión). Community variation on leaf defensive chemical traits in a tropical dry forest. *Functional Ecology*.

- Bullock S.H., Mooney H.A., Medina E., 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D. U., Perrings C., Venail P., Narwani A., MacE G. M., Tilman D., Wardle D. A., Kinzig A. P., Daily G.C., Loreau M., Grace J. B., Larigauderie A., Srivastava D.S., & Naeem S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carlson, K.M., Asner, G.P., Hughes, R.F. et al. 2007. Hyperspectral Remote Sensing of Canopy Biodiversity in Hawaiian Lowland Rainforests. *Ecosystems* 10, 536–549. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9041-z>
- Castro-Esau K.L., Sanchez-Azofeifa G.A., Caelli Terry. 2004. Discrimination of lianas and trees with leaf-level hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment*. 90. 353-372. 10.1016/j.rse.2004.01.013.
- Castro-Esau K.L., Sánchez-Azofeifa, G., Rivard, B., Wright, S., & Quesada, M. 2006. Variability in Leaf Optical Properties of Mesoamerican Trees and the Potential for Species Classification. *American Journal of Botany*, 93(4), 517-530. Retrieved May 18, 2020, from www.jstor.org/stable/4125564
- Cavender-Bares J, Gamon JA, Hobbie SE, Madritch MD, Meireles JE, Schweiger AK, Townsend PA. 2017. Harnessing plant spectra to integrate the biodiversity sciences across biological and spatial scales. *Am J Bot* 104:966–969. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700061>
- Cavender-Bares J., Meireles JE., Couture JJ., Kaproth M., Kingdon CC, Singh A, Serbin S., Pilz G., Center A., Townsend P. 2016. Associations of leaf spectra with genetic and phylogenetic variation in oaks: prospects for remote detection of biodiversity *Remote Sensing*, 8(3), 221.
- Ceballos G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (Eds). 2010. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México D.F.
- Clark Matthew, Roberts Dar & Clark David. 2005. Hyperspectral discrimination of tropical rain forest tree species at leaf to crown scales. *Remote Sensing of Environment*. 96. 375-398. 10.1016/j.rse.2005.03.009.
- Córdova Tapia Fernando & Zambrano Luis. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*. 24. 78-87. 10.7818/ECOS.2015.24-3.10.
- Couture, J. J. et al. 2013. Spectroscopic sensitivity of real-time, rapidly induced phytochemical change in response to damage. *New Phytol*. 198: 311–319
- Darvishzadeh Roshanak, Skidmore Andrew, Schlerf Martin, Atzberger Clement, Corsi Fabio, Cho Moses. 2008. LAI and chlorophyll estimated for a heterogeneous grassland using hyperspectral measurements. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*. 63. 409-426. 10.1016/j.isprsjprs.2008.01.001.
- Draper FC, Baraloto C, Brodrick PG, Phillips OL, Martinez RV, Honorio Coronado EN, Garcia Villacorta R. 2019. Imaging spectroscopy predicts variable

- distance decay across contrasting Amazonian tree communities. *Journal of Ecology* 107(2): 696-710.
- Dray S, Choler P, Doledec S, Peres-Neto PR, Thuiller W, Pavoine S, ter Braak CJ. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95(1): 14-21.
- Dray S, Dufour AB. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* 22(4): 1-20.
- Dray S, Legendre P. 2008. Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89(12): 3400-3412.
- Ellis C. Erle. 2011. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Phil. Trans. R. Soc. A*. 369:1010–1035
- Feinsinger P. 2001. *Designing Field Studies for Biodiversity Conservation*. Island Press, Washington, DC.
- Féret J-B, Asner GP. 2012. Semi-Supervised Methods to Identify Individual Crowns of Lowland Tropical Canopy Species Using Imaging Spectroscopy and LiDAR. *Remote Sensing* 4(8):2457-2476.
- Gamon JA, Somers B., Malenovsky Z., et al. 2019. Assessing Vegetation Function with Imaging Spectroscopy. *Surveys in Geophysics*.
- Gamon JA, Surfus JS .1999. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist* 143:105-117.
- García-Guzmán G, Trejo, I., and Sánchez-Coronado, M. E. 2016. Foliar diseases in a seasonal tropical dry forest: Impacts of habitat fragmentation. *For. Ecol. Manage.* 369, 126–134. doi:<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.043>.
- García-Oliva F, Camoa A, Maass JM. 2002. El clima de la región central de la costa del pacífico mexicano. En: Noguera FA, Vega JH, García AN, et al. (Eds.), *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gentry AH. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146–194.
- Goerner A, Reichstein M, Rambal S. 2009. Tracking seasonal drought effects on ecosystem light use efficiency with satellite-based PRI in a Mediterranean forest. *Remote Sens Environ* 113:1101–1111. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.02.001>
- Goetz SJ, Bunn AG, Fiske GJ, Houghton RA. 2005. Satellite-observed photosynthetic trends across boreal North America associated with climate and fire disturbance. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:13521– 13525. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506179102>
- Grant L. 1987. Diffuse and specular characteristics of leaf reflectance. *Remote Sensing of Environment* 22: 309- 322.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a

- consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35.
doi:10.1890/04-0922
- Huffman EWD. 1977. Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchem J* 22(4):567–573
- IPBES. 2019: Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). IPBES secretariat, Bonn, Germany
- Jimenez-Rodríguez, D. L., Alvarez-Añorve, M. Y., Pineda-Cortes, M., Flores-Puerto, J. I., Benítez-Malvido, J., Oyama, K., & Avila-Cabadilla, L. D. 2018. Structural and functional traits predict short term response of tropical dry forests to a high intensity hurricane. *Forest ecology and management*, 426, 101-114.
- Jin Y, Qian H. 2019. V. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography* 42(8): 1353-1359.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363–375.
- Kalacska M, Sanchez-Azofeifa GA, Rivard B, Calvo-Alvarado JC, Journet ARP, Arroyo-Mora JP, et al. 2004. Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment*.;91:134-52.
- Kassambara A. 2020. rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.5.0. <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>
- Kokaly RF, Asner GP, Ollinger SV, Martin ME, Wessman CA. 2009. Characterizing canopy biochemistry from imaging spectroscopy and its application to ecosystem studies. *Remote Sens. Environ.* 113:S78–91
- Laliberté E, Schweiger AK, Legendre P. 2020. Partitioning plant spectral diversity into alpha and beta components. *Ecology letters* 23(2): 370-380.
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García E, Meave JA, et al. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386–398.
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García E, Meave JA, et al. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27: 477–489.
- Lillesand T., R. W. Kiefer, and J. W. Chipman. 2004. *Remote sensing and image interpretation*, 5th ed. New York: Wiley.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A.T., Pennington, R.T. 2011. Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism and Biogeography of Woody Plants. En: Dirzo, R., Mooney, H., Ceballos, G., Young, H. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, pp. 3-21. Island Press. Washington, DC 20009, USA.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., & Bongers, F. 2015. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical

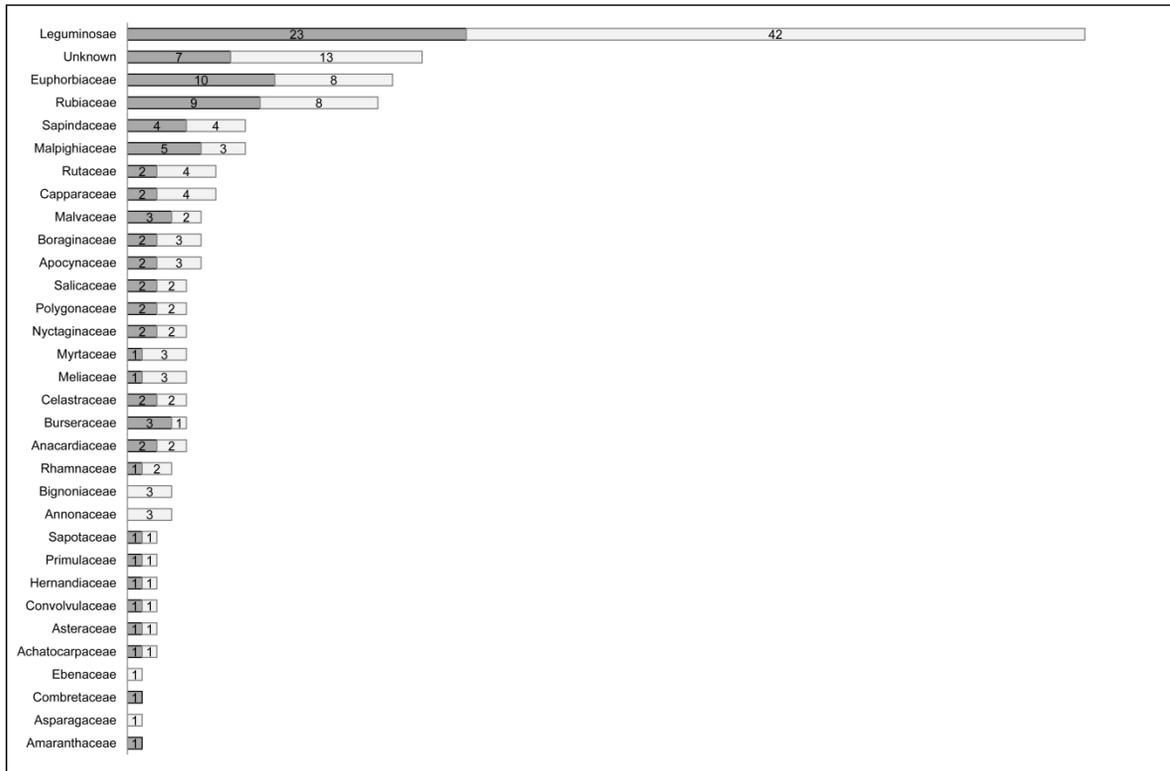
- forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLoS one*, 10(4).
- Lott EJ. 1993. Annotated Checklist of the Vascular Flora of the Chamela Bay Region, vol. 148. Occasional Papers of the California Academy of Sciences, Jalisco, Mexico, pp. 1–60.
- Marcon E, Herault B. 2015. entropart: An R Package to Measure and Partition Diversity. *Journal of Statistical Software*, 67(8), 1-26. doi:10.18637/jss.v067.i08
- Murphy J & Riley I P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27:31-6, [Department of Oceanography. University of Liverpool, England]
- Murphy PG, Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest, *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 67.
- Oksanen J, Guillaume Blanchet F, Friendly M, Kindt R, Legendre P. 2019. McGlinn 439 D et al. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version, 2-5.
- Pavoine S, Vela E, Gachet S, De Bélair G, Bonsall MB. 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99(1): 165-175.
- Pavoine S. 2020. *adiv: Analysis of Diversity*. R package version 2.0. <https://CRAN.R-project.org/package=adiv>
- Pineda-García, F., Paz, H., & Meinzer, F. C. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 36(2), 405-418.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., & Angeles, G. 2016. Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology*, 36(2), 208-217.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team. 2020. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-147, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Quesada M, Sanchez-Azofeifa GA, Alvarez-Añorve M, et al. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258: 1014–1024.
- Quesada Mauricio, Alvarez-Anorve Mariana, Avila Cabadilla Luis, Castillo Alicia, Lopezaraiza-Mikel Martha, Martín-Rodríguez Silvana, Rosas-Guerrero Víctor, Sayago Roberto, Sánchez-Montoya Gumersindo, Contreras-Sánchez José, Balvino-Olvera Francisco, Olvera-García Sergio, Lopez-Valencia Sergio, Valdespino-Vázquez Natalia. 2013. *Tropical Dry Forest Ecological Succession in Mexico: Synthesis of a long-term study*.
- Reich P, Wright I, Cavender-Bares J, et al. 2003. The evolution of plant functional variations: Traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: S143–S164.

- Sahoo Rabi, Pargal Sourabh, Pradhan Sanatan & Krishna Gopal. 2013. Processing of Hyperspectral Remote Sensing Data. 10.13140/RG.2.1.1642.9609.
- Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M, Cuevas-Reyes P, et al. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 258: 907–912.
- Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, et al. 2005. Research priorities for neotropical dry forest. *Biotropica* 37: 477–485. Sanchez-Azofeifa G.A. & Castro Karen. 2006. Canopy observations on the hyperspectral properties of a community of tropical dry forest lianas and their host trees. *International Journal of Remote Sensing - INT J REMOTE SENS.* 27. 2101-2109. 10.1080/01431160500444749.
- Schneider, A., Ruppert, M., Hendrich, O., Giang, T., Ogueta, M., Hampel, S., Vollbach, M., Büschges, A., Scholz, H. 2012. Neuronal basis of innate olfactory attraction to ethanol in *Drosophila*. *PLoS ONE* 7(12): e52007. (Export to RIS).
- Schneider, FD, Morsdorf, F., Schmid, B. y col. 2017. Mapeo de la diversidad funcional a partir de rasgos forestales morfológicos y fisiológicos detectados a distancia. *Nat Commun* 8, 1441. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01530-3> Smith SA, Brown JW. 2018. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany* 105(3): 302-314.
- Somers Ben & Asner Gregory. 2014. Tree species mapping in tropical forests using multi-temporal imaging spectroscopy: Wavelength adaptive spectral mixture analysis. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation.* 31. 57–66. 10.1016/j.jag.2014.02.006.
- Sparks D. L., Page A. L., Helmke P. A., Loeppert R. H., & Bremner J. M. 1996. Nitrogen-Total. *Methods of Soil Analysis Part 3—Chemical Methods.* doi:10.2136/sssabookser5.3.c37
- Steffen Will, Richardson Katherine, Rockström Johan, Cornell Sarah, Fetzer Ingo, Bennett Elena, Biggs Reinette, Carpenter Stephen, Vries Wim, de Wit Cynthia, Folke Carl, Gerten Dieter, Heinke Jens, Persson Linn, Ramanathan Veerabhadran, Meyers Belinda, Sörlin Sverker. 2015. 'Planetary Boundaries: Guiding Human Development on a Changing Planet'. *Science.* 10.1126/science.1259855.
- Swaine MD, Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81–86.
- Taudiere Adrien & Violle Cyrille. 2015. cati: An R package using functional traits to detect and quantify multi-level community assembly processes. *Ecography.* 39. 10.1111/ecog.01433.
- Thenkabail, P.S., Lyon, G.J., and Huete, A. 2011. Book entitled: “Hyperspectral Remote Sensing of Vegetation”. 28 Chapters. CRC Press- Taylor and Francis group, Boca Raton, London, New York. Pp. 700+ (80+ pages in color). To be published by October 31, 2011.

- Tiessen, H. and Moir, J.O., 1993. Characterization of available P by sequential extraction. In: M.R. Carter (Editor), *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publishers, Ann Arbor, pp. 75-86.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang LIN, Albert CH, Hulshof C, Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution* 27(4): 244-252.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, et al. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- Yoder, B. J., & Pettigrew-Crosby, R. E. 1995. Predicting nitrogen and chlorophyll content and concentrations from reflectance spectra (400–2500 nm) at leaf and canopy scales. *Remote sensing of environment*, 53(3), 199-211.
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, Royer DL. 2014. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature* 506(7486): 89-92.

BIBLIOGRAFÍA

Apéndice S1. . Número de especies analizadas por familia de plantas



Apéndice S2. Resultados de los análisis de señal filogenética para los datos espectrales evaluados.

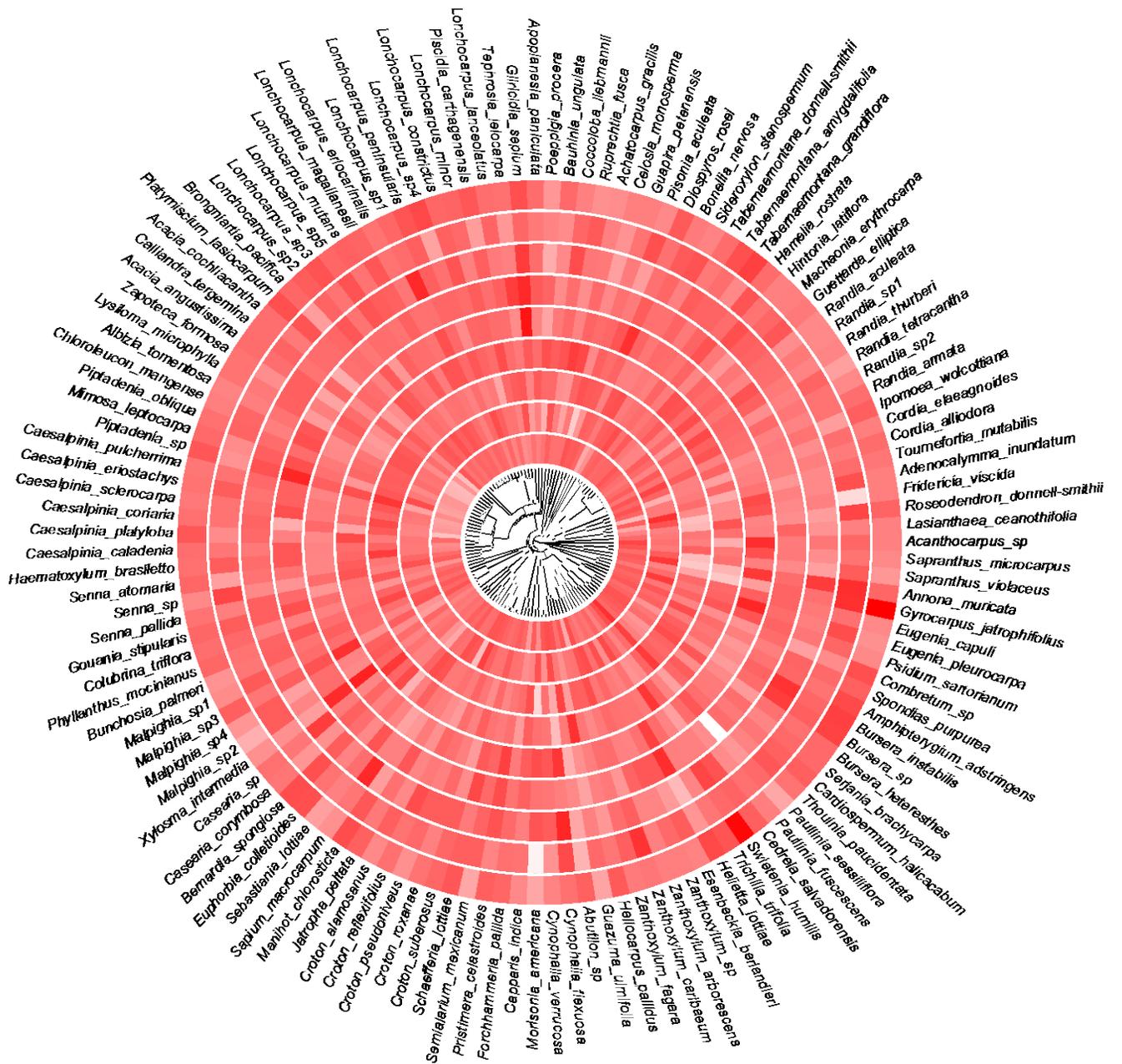
S2.1. Valores de los índices y sus correspondientes valores de P (índice / P)

	ÍNDICES				
	I	C _{mean}	K	K*	λ
VIS					
PCoA1	0.10 / 0	0.42 / 0	0.32 / 0	0.31 / 0	0.64 / 0
PCoA2	0.01 / 0.16	0 / 0.43	0.12 / 0.29	0.12 / 0.24	0 / 1
PCoA3	0.02 / 0.03	0.24 / 0	0.19 / 0.01	0.17 / 0.06	0.46 / 0
PCoA4	0.01 / 0.13	0.11 / 0.04	0.14 / 0.13	0.11 / 0.43	0.30 / 0.08
PCoA5	0.01 / 0.09	0.14 / 0.01	0.22 / 0	0.22 / 0.01	0.64 / 0
PCoA6	-0.01 / 0.62	0.12 / 0.02	0.12 / 0.33	0.13 / 0.30	0.05 / 0.59
PCoA7	0.03 / 0.02	0.20 / 0	0.21 / 0	0.22 / 0	0.41 / 0.02
PCoA8	-0.01 / 0.66	-0.03 / 0.62	0.17 / 0.04	0.16 / 0.09	0 / 1
PCoA9	0.05 / 0	0.18 / 0	0.18 / 0.02	0.19 / 0.01	0.69 / 0
NIR					
PCoA1	0.07 / 0	0.23 / 0	0.22 / 0.01	0.24 / 0	0.45 / 0
PCoA2	0 / 0.29	1 / 0.04	0.17 / 0.11	0.19 / 0.08	0.18 / 0.38
PCoA3	0.04 / 0.01	0.25 / 0	0.14 / 0.15	0.13 / 0.28	0.29 / 0
PCoA4	0.04 / 0.01	0.20 / 0	0.15 / 0.08	0.16 / 0.06	0.42 / 0
PCoA5	0.01 / 0.09	0.18 / 0	0.14 / 0.07	0.15 / 0.09	0.38 / 0
PCoA6	0.01 / 0.16	0.05 / 0.17	0.11 / 0.38	0.12 / 0.43	0.18 / 0.13
PCoA7	0.04 / 0	0.14 / 0.01	0.18 / 0.01	0.20 / 0	0.37 / 0
PCoA8	0.02 / 0.06	0.13 / 0.01	0.17 / 0.09	0.18 / 0.11	0.33 / 0.01
PCoA9	0 / 0.22	0.02 / 0.30	0.25 / 0.01	0.25 / 0.01	0.84 / 0.01
SWIR					
PCoA1	0.12 / 0	0.44 / 0	0.26 / 0	0.27 / 0	0.62 / 0
PCoA2	0.04 / 0.01	0.22 / 0	0.13 / 0.11	0.14 / 0.11	0.51 / 0
PCoA3	0.03 / 0.03	0.12 / 0.02	0.23 / 0	0.21 / 0	0.64 / 0
PCoA4	0.02 / 0.06	0 / 0.44	0.22 / 0.01	0.24 / 0	0.04 / 0.65
PCoA5	0.01 / 0.1	0.11 / 0.03	0.20 / 0.01	0.21 / 0.01	0.32 / 0.18
PCoA6	0.01 / 0.12	0.07 / 0.12	0.13 / 0.16	0.14 / 0.18	0.12 / 0.31
PCoA7	0.02 / 0.03	0.19 / 0.01	0.27 / 0	0.29 / 0	0.72 / 0
PCoA8	0 / 0.33	0.02 / 0.34	0.11 / 0.38	0.12 / 0.39	0.16 / 0.09
PCoA9	0 / 0.37	0.11 / 0.04	0.14 / 0.09	0.14 / 0.12	0 / 1

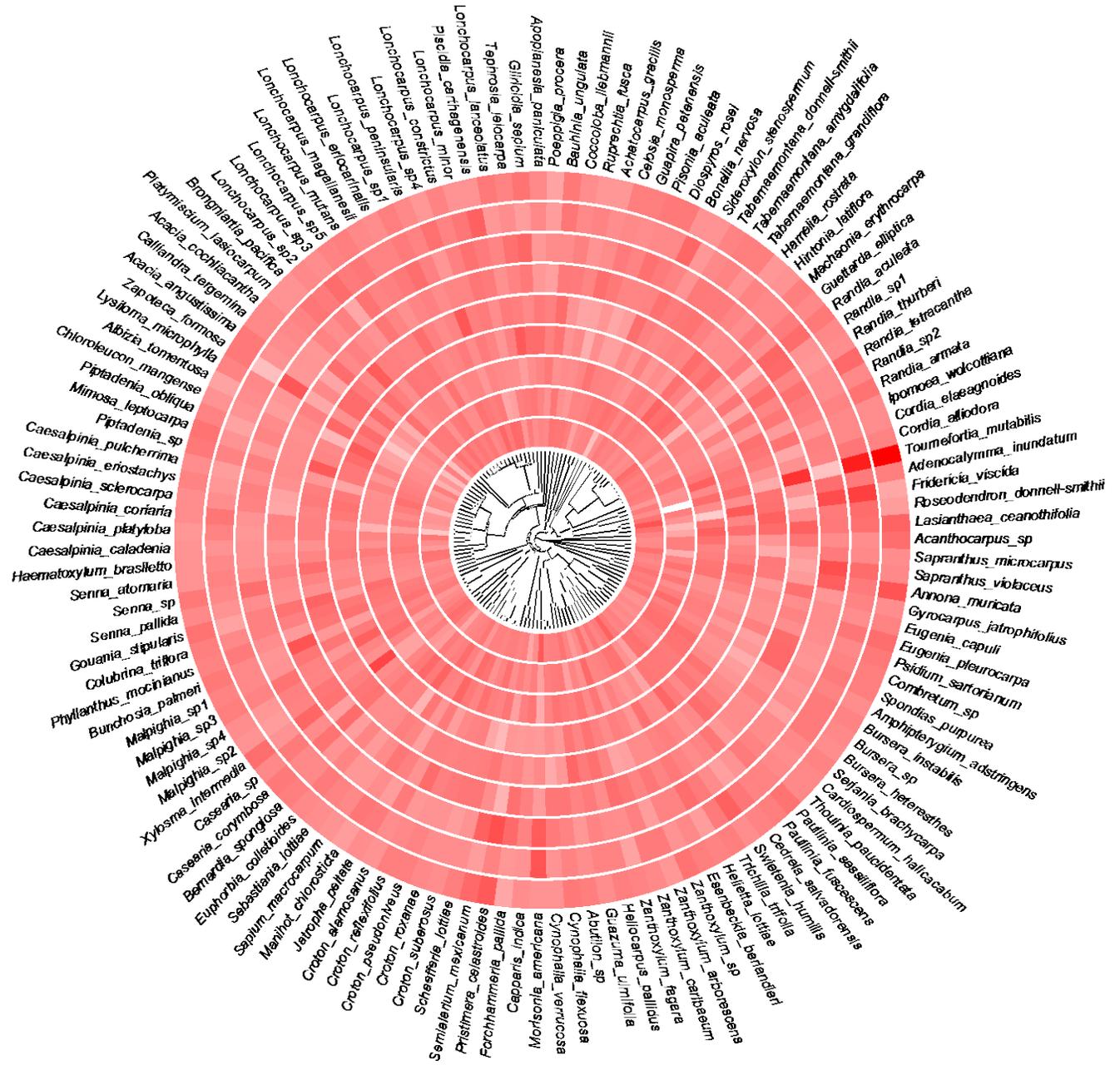
Índices de señal filogenética: I de Moran (I); C_{mean} de Abouheif's (C_{mean}); K de Blomberg (K) y K* de Blomberg (K*) y λ de Pagel (λ) (Keck et al. 2016). La significancia estadísticas (P < 0.05) de los índices K, K* and I y C_{mean} se evaluó utilizando pruebas de Monte Carlo, basadas en 999 permutaciones, mientras que para la de λ empleamos una prueba de razón de verosimilitud (likelihood ratio test).

S2.2. Visualización de la variación en los atributos espectrales (ejes del PCoA) a través de la filogenia de las especies estudiadas.

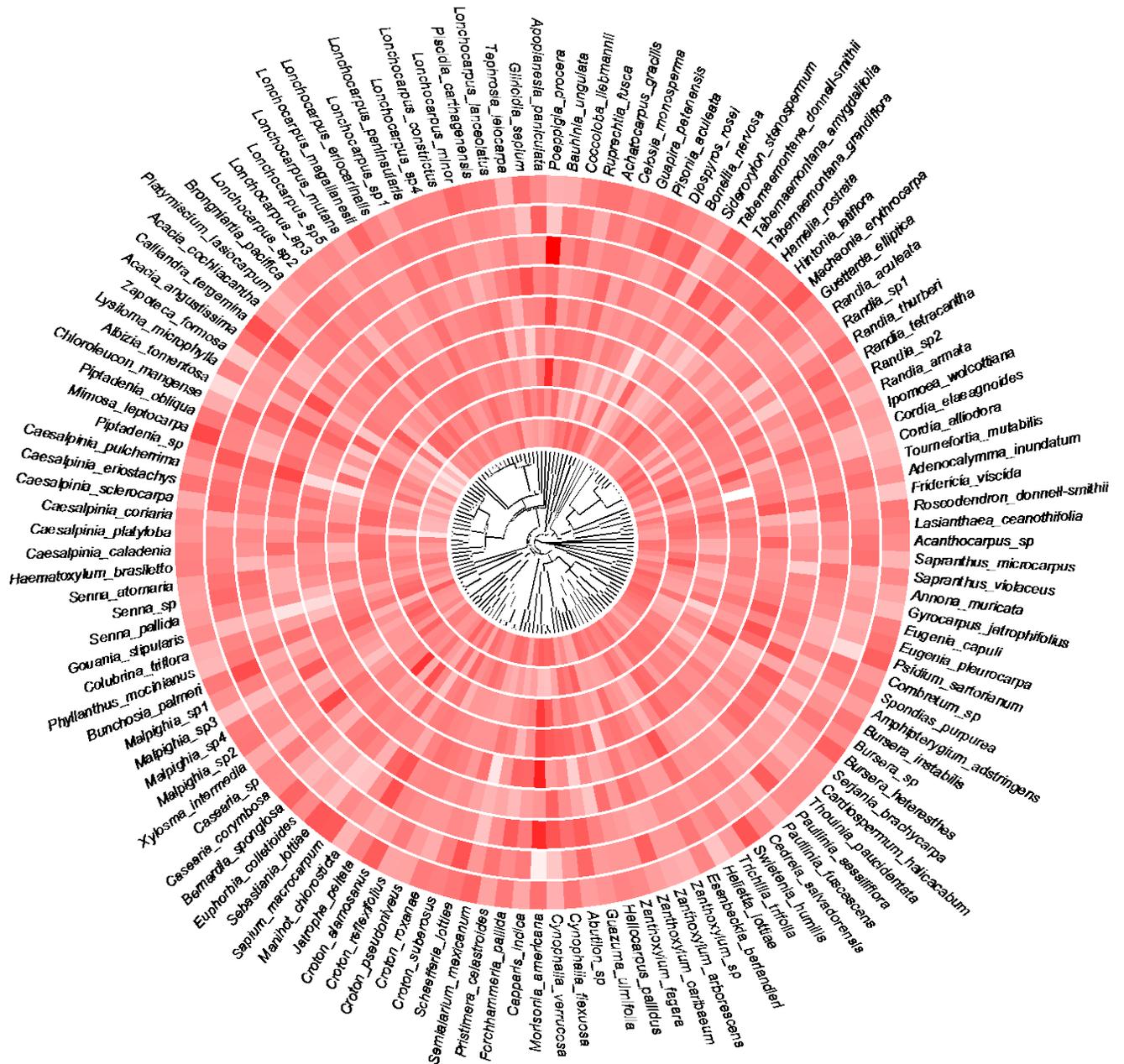
Para VIS



Para NIR



Para SWIR



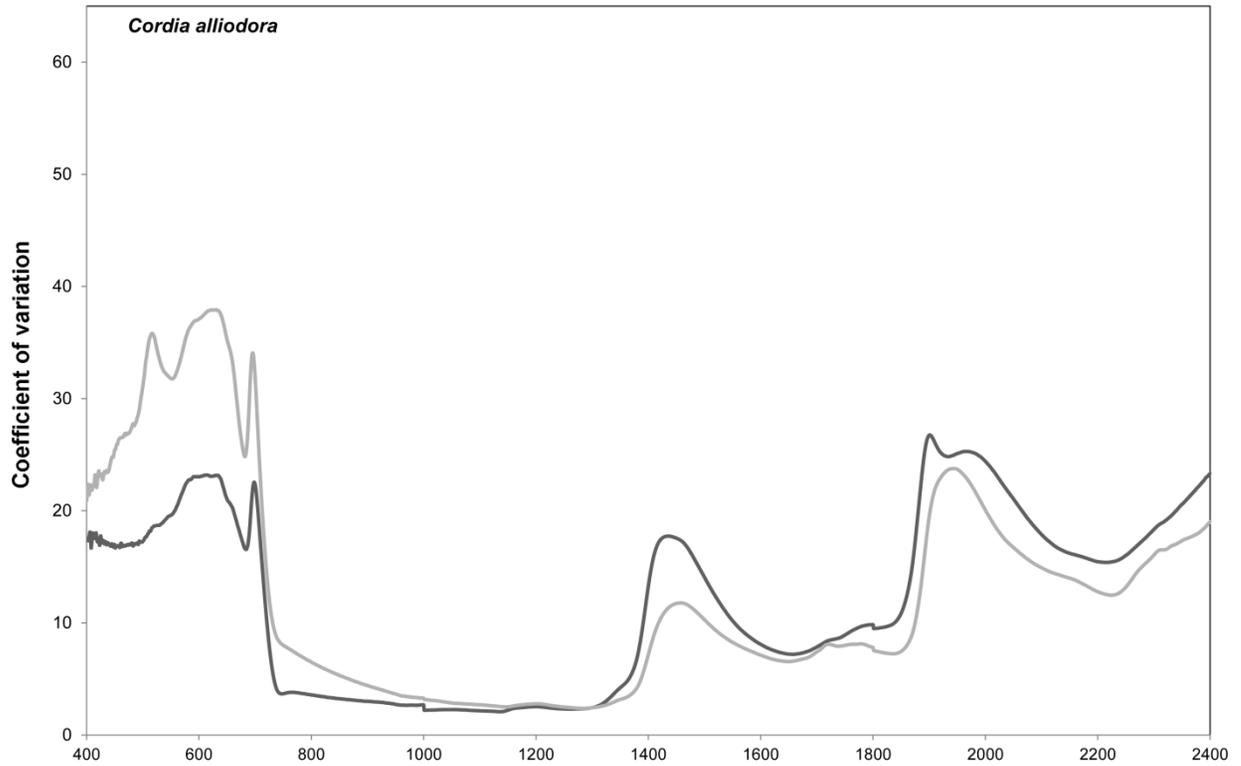
Bibliografía

Keck F, Rimet F, Bouchez A, and Franc A. 2016. PhyloSignal: an R package to measure, test and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution* 6(9): 2774-2780.

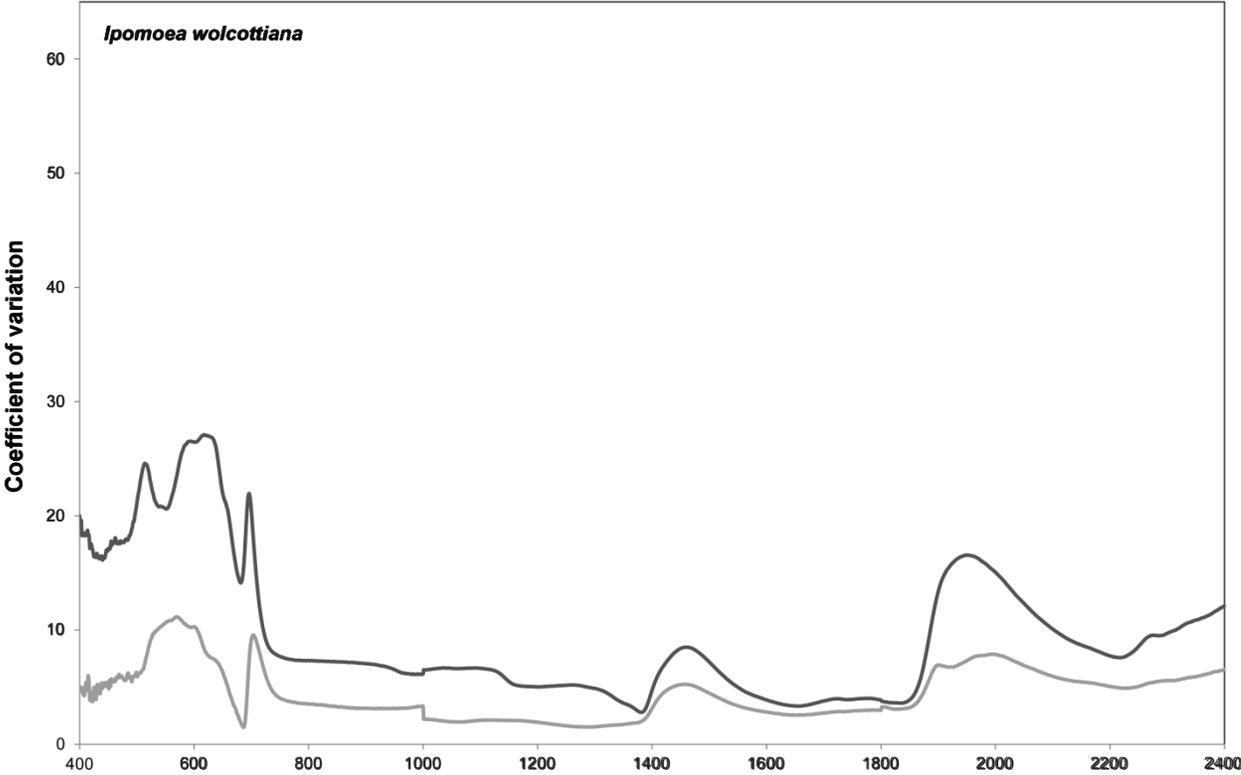
Apéndice S3. Coeficiente de variación de la reflectancia espectral de las especies más conspicuas.

Las especies analizadas se encontraban distribuidas en los dos tipos de vegetación (BS y BM) y en al menos dos parcelas para cada uno de los tipos de hábitat. Las líneas claras corresponden al BS, mientras que las líneas oscuras corresponden al BM.

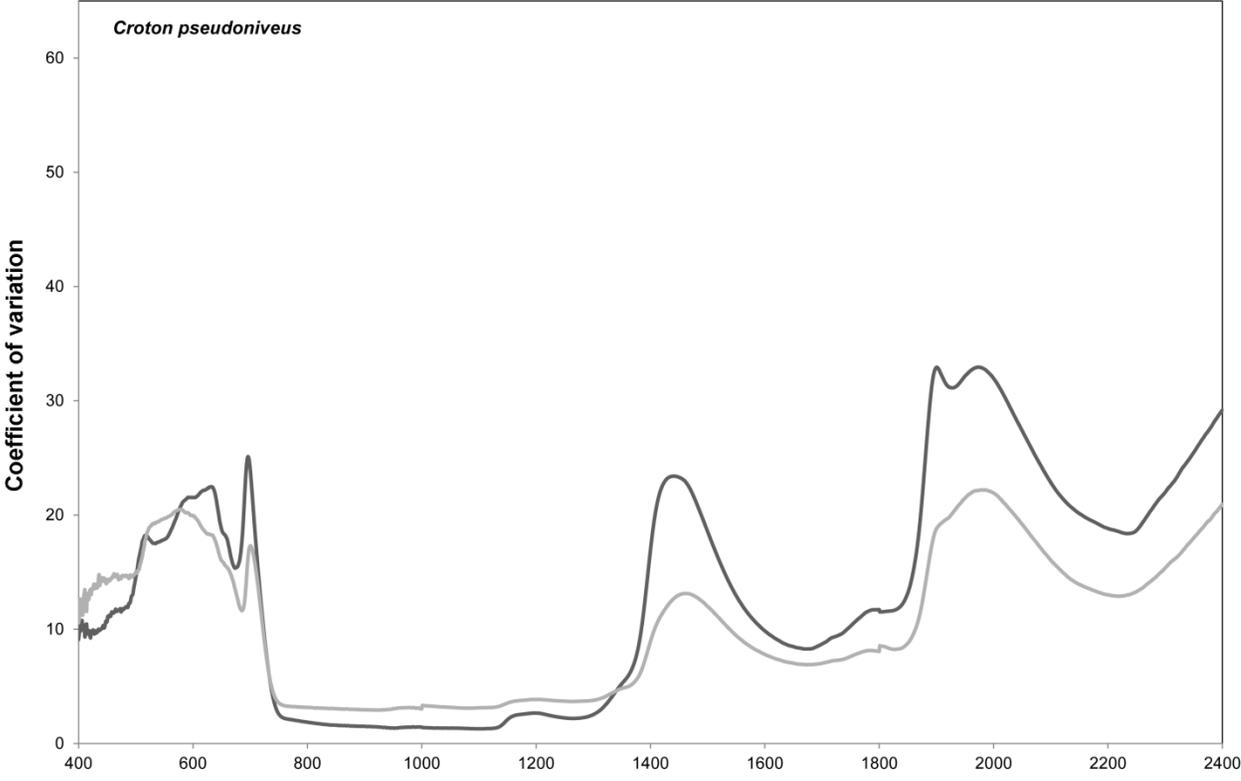
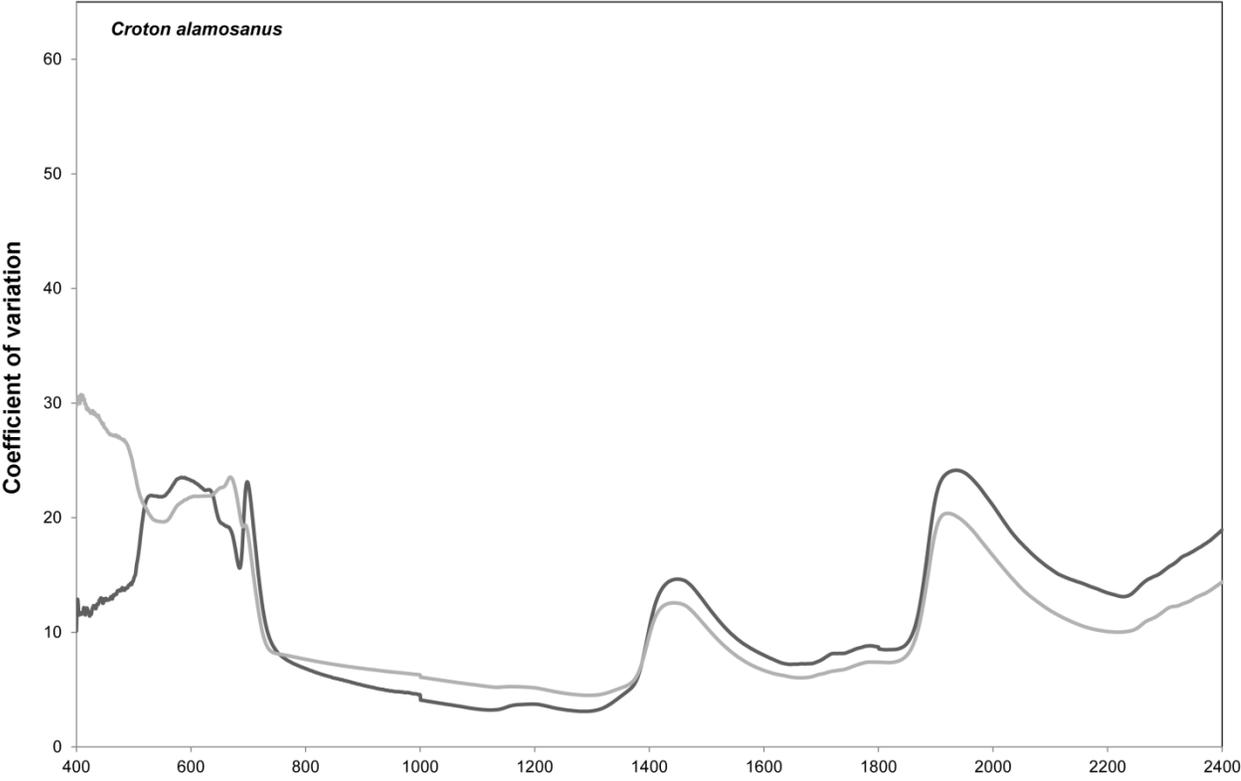
De la familia Boraginaceae

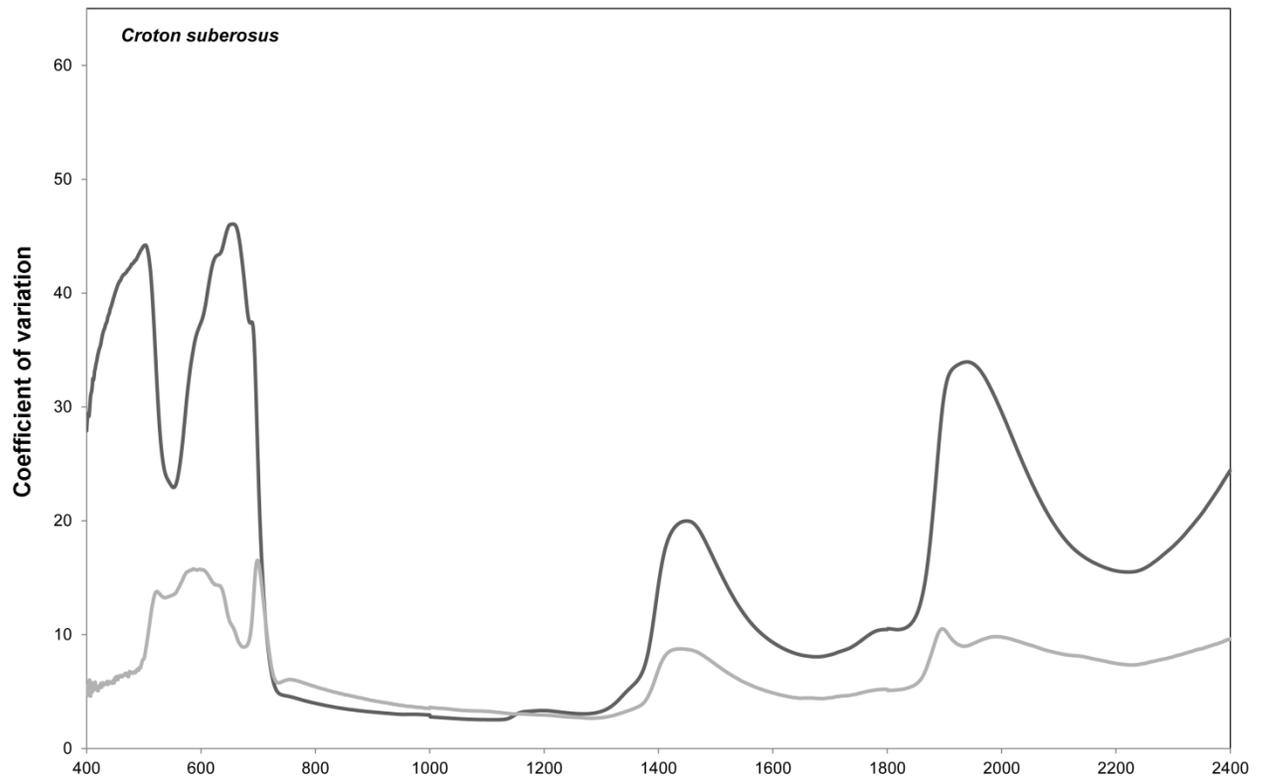
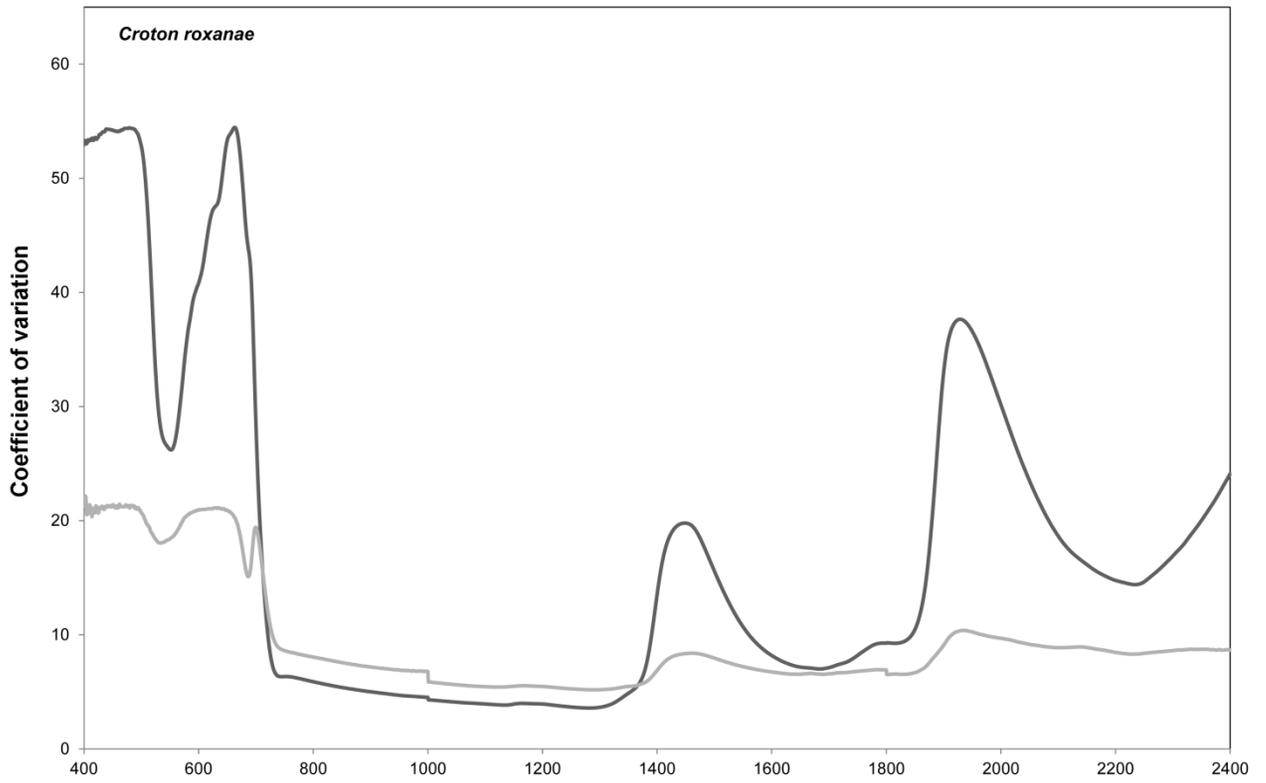


De la familia Convolvulaceae

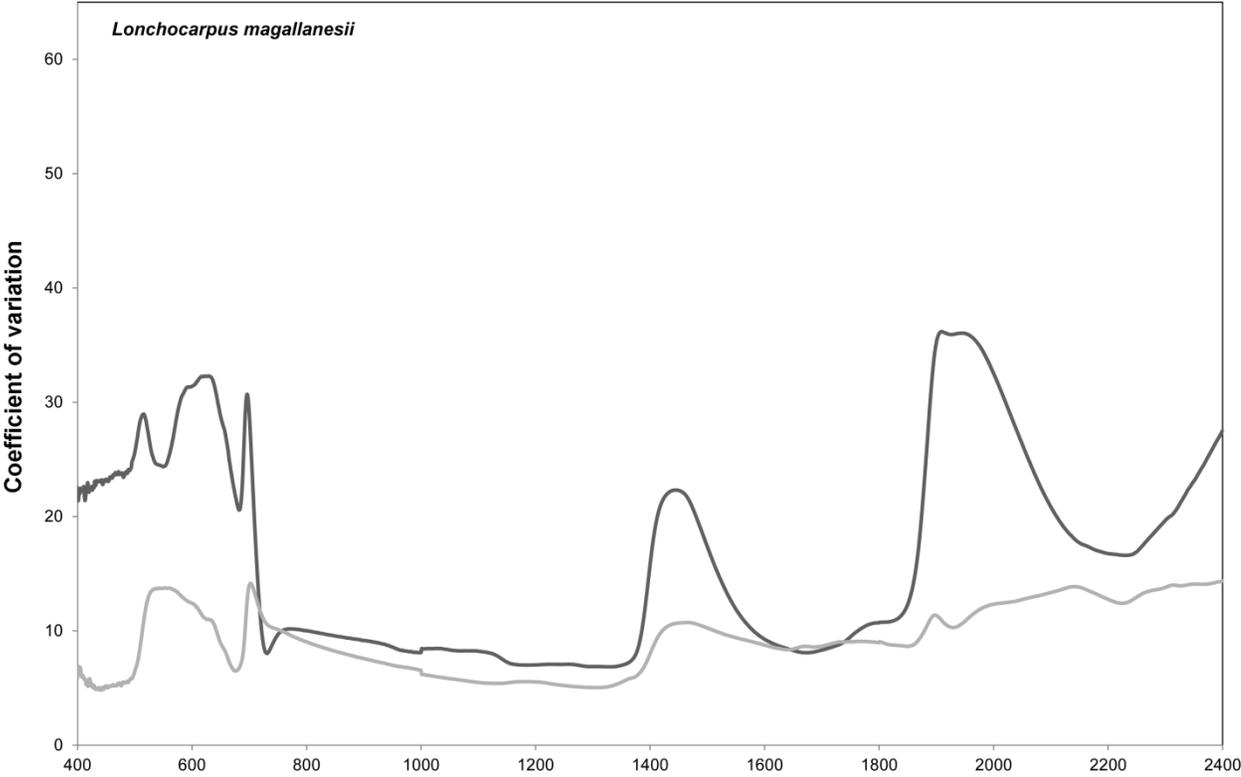
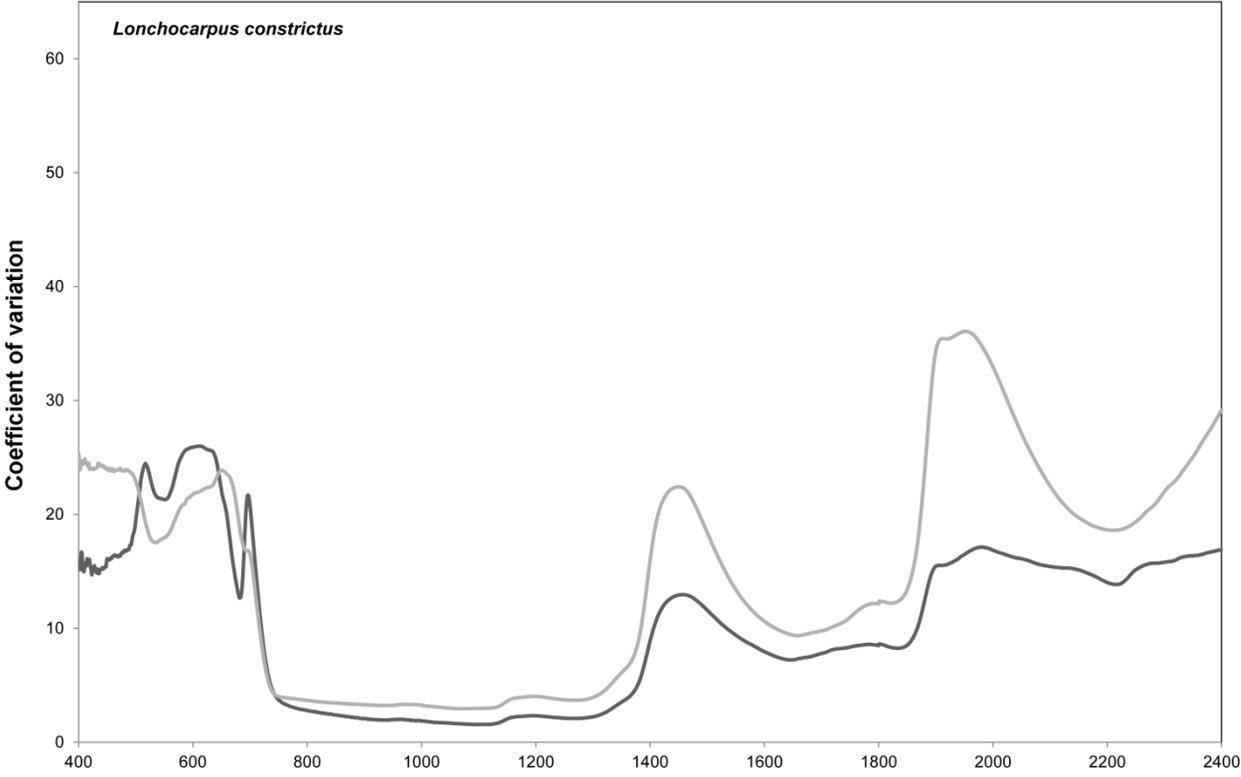


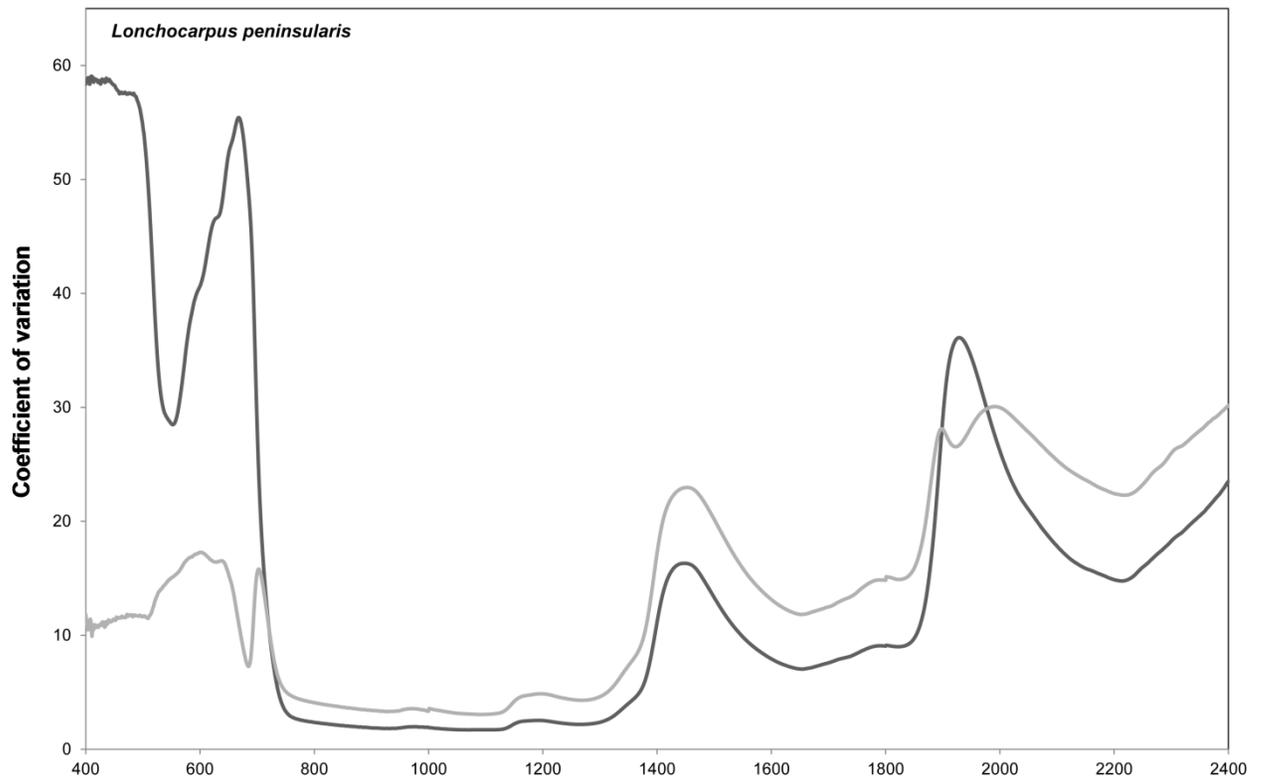
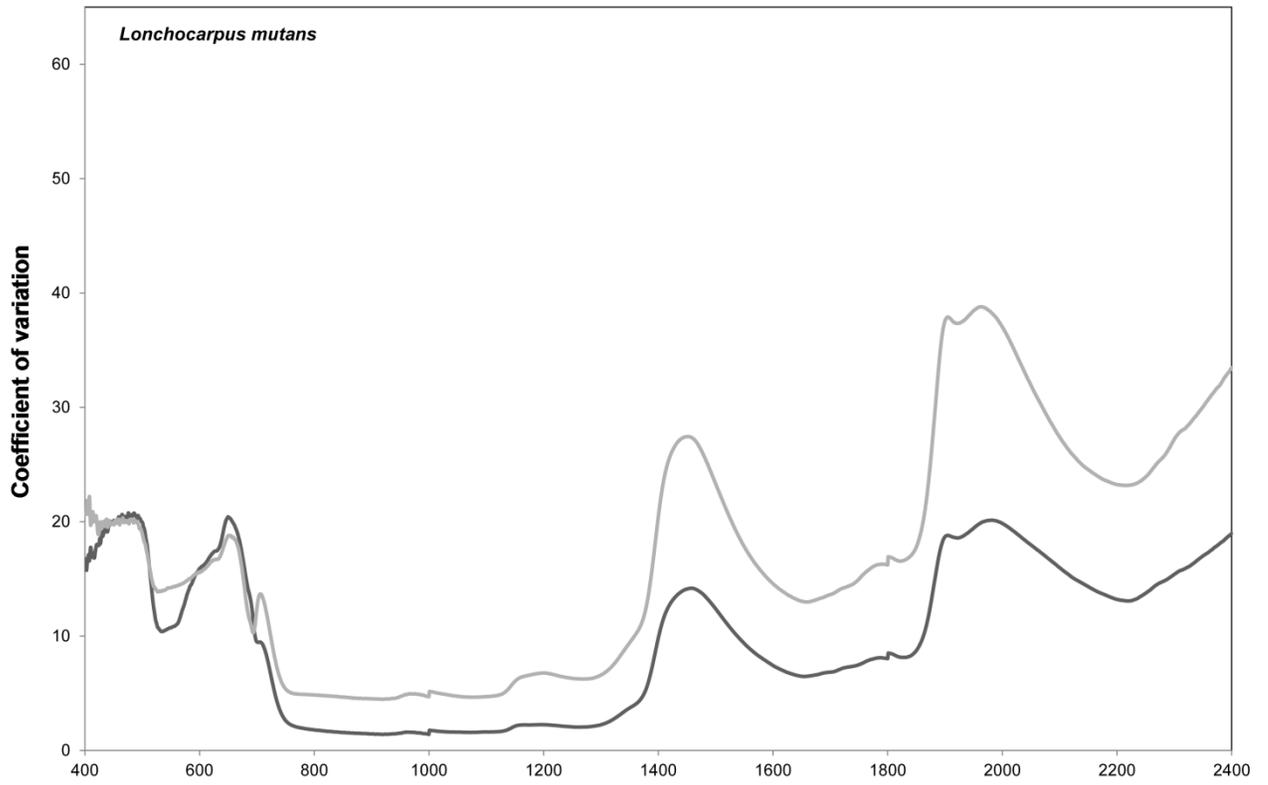
De la familia Euphorbiaceae

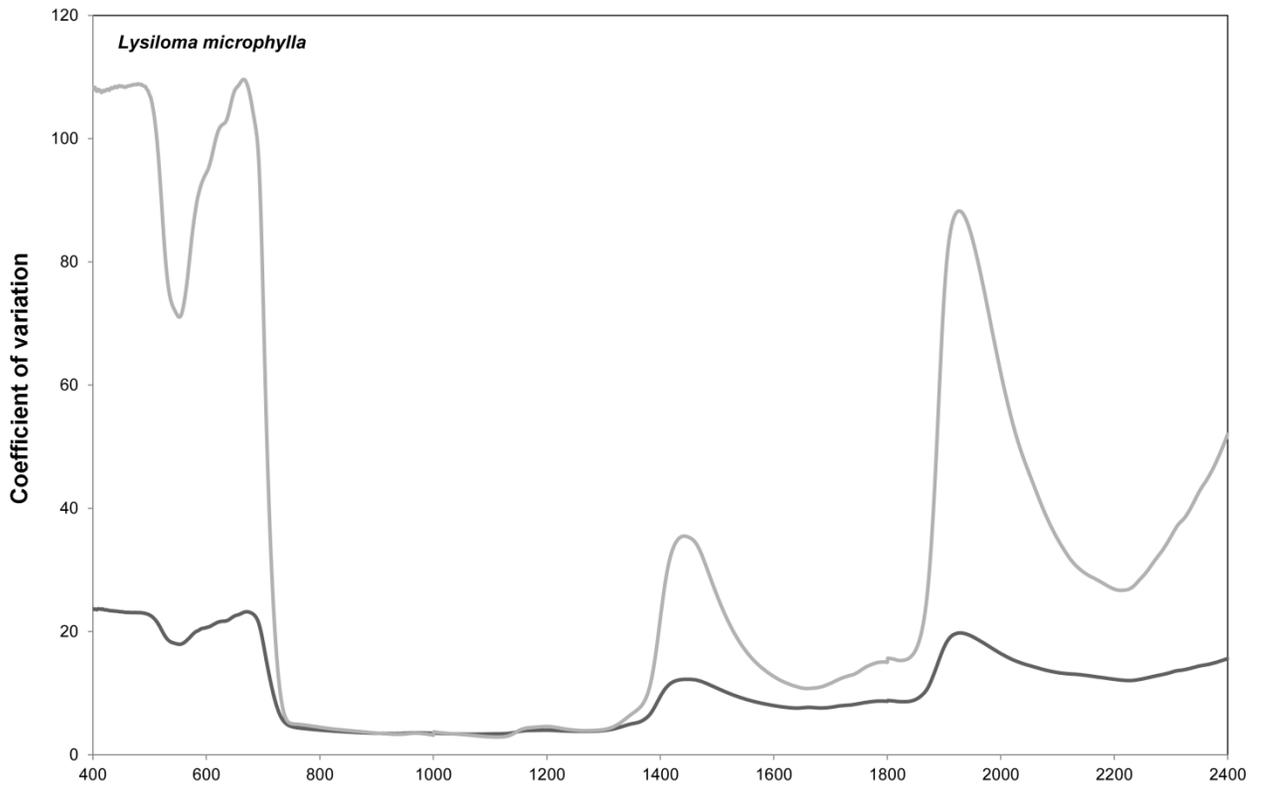




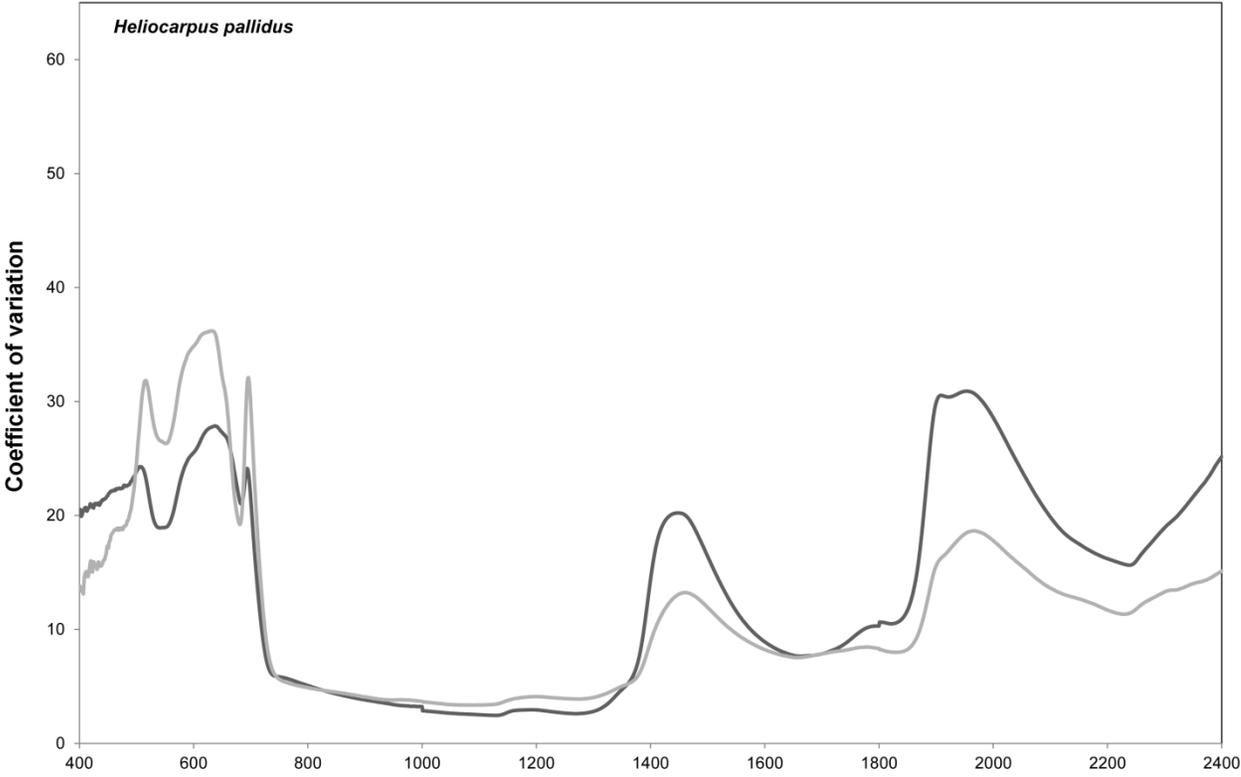
De la familia Leguminosae



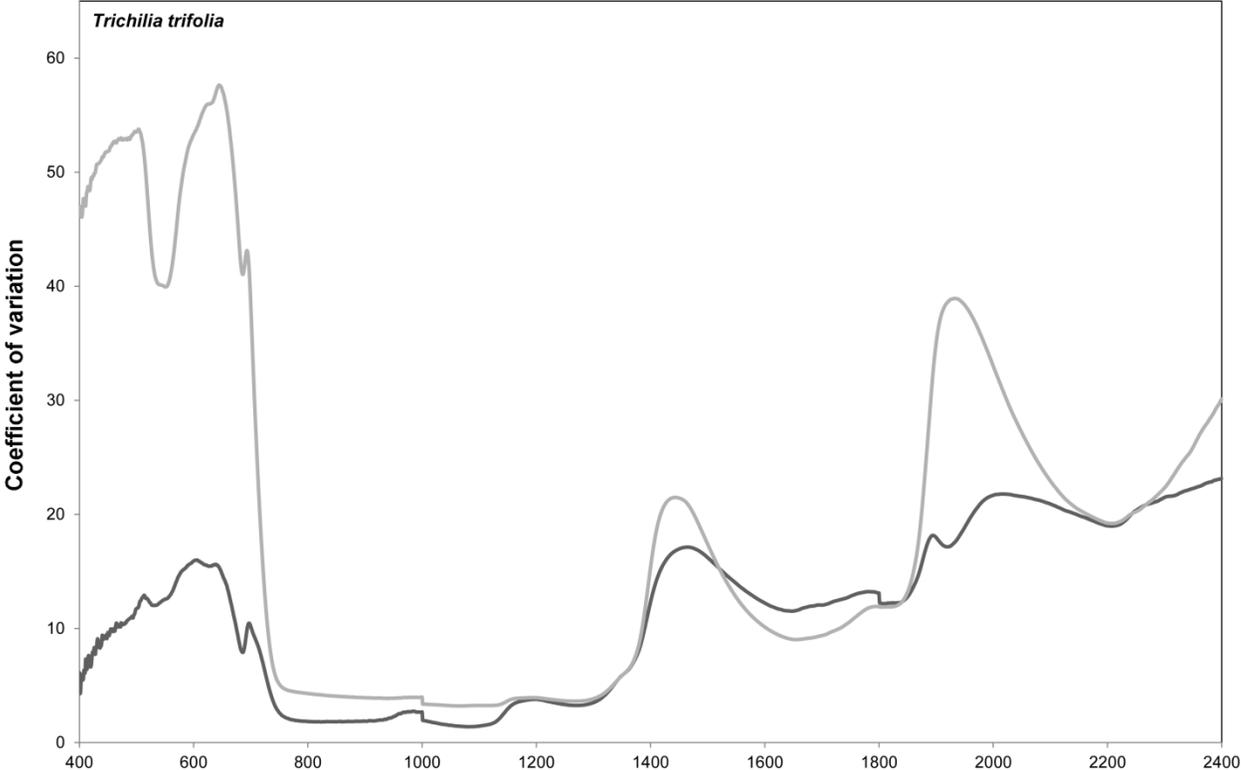




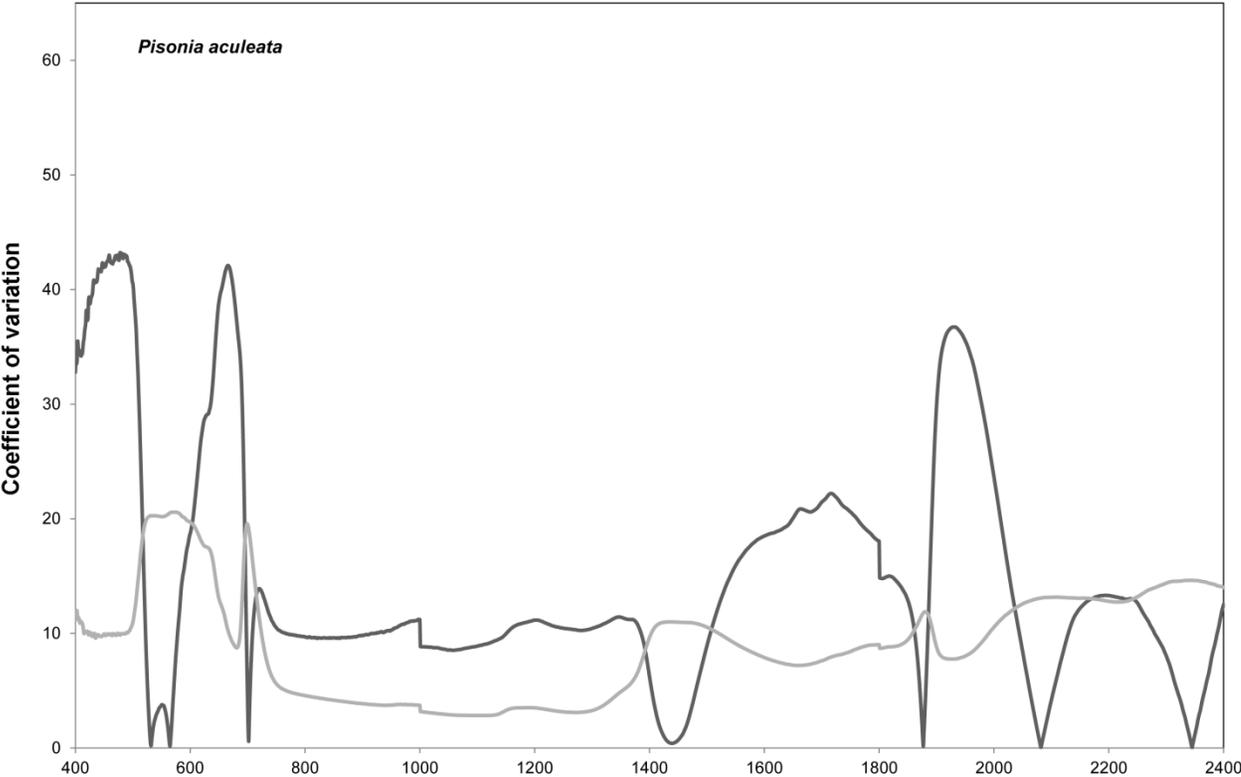
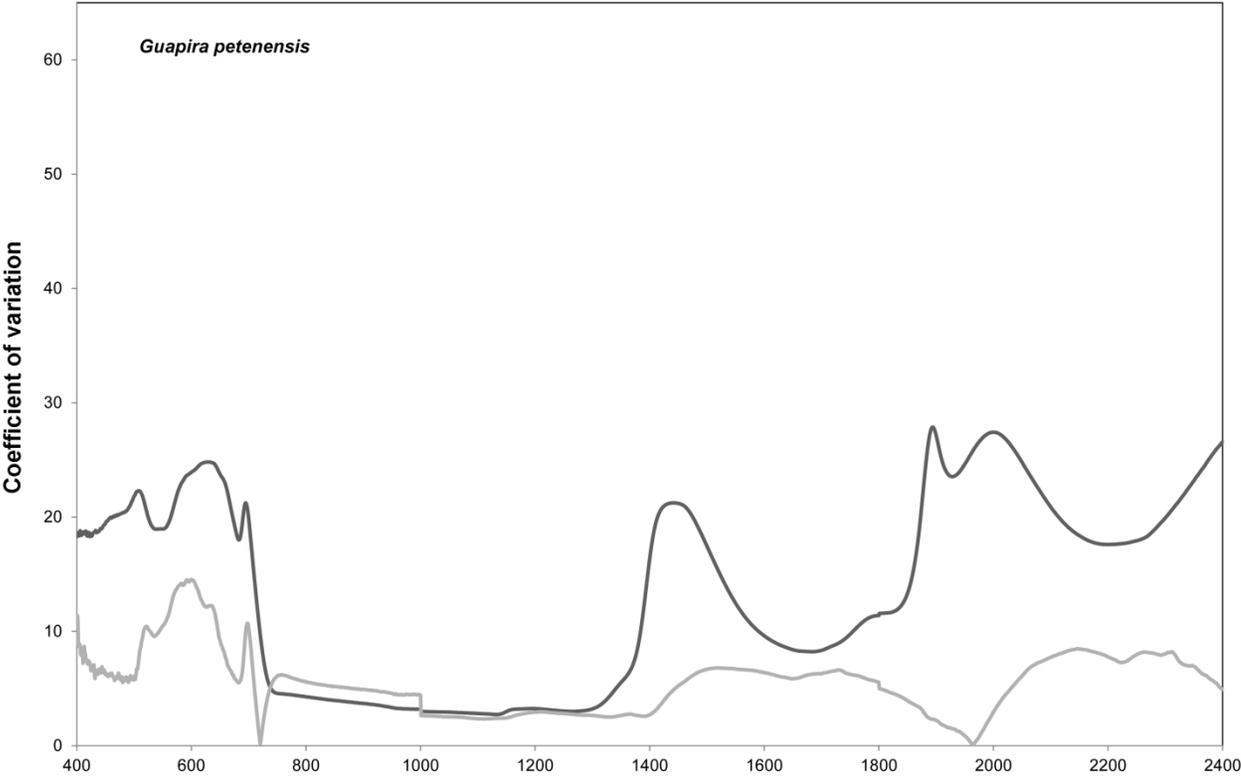
De la familia Malvaceae



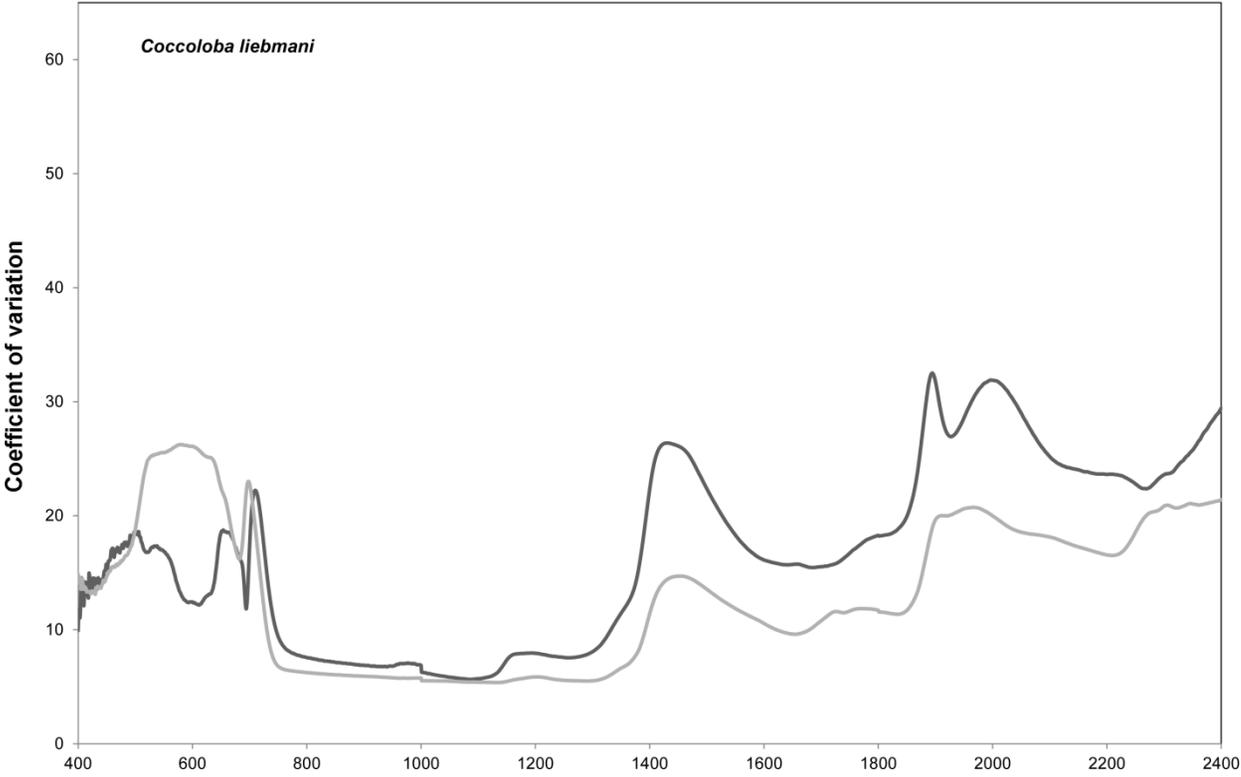
De la familia Meliaceae



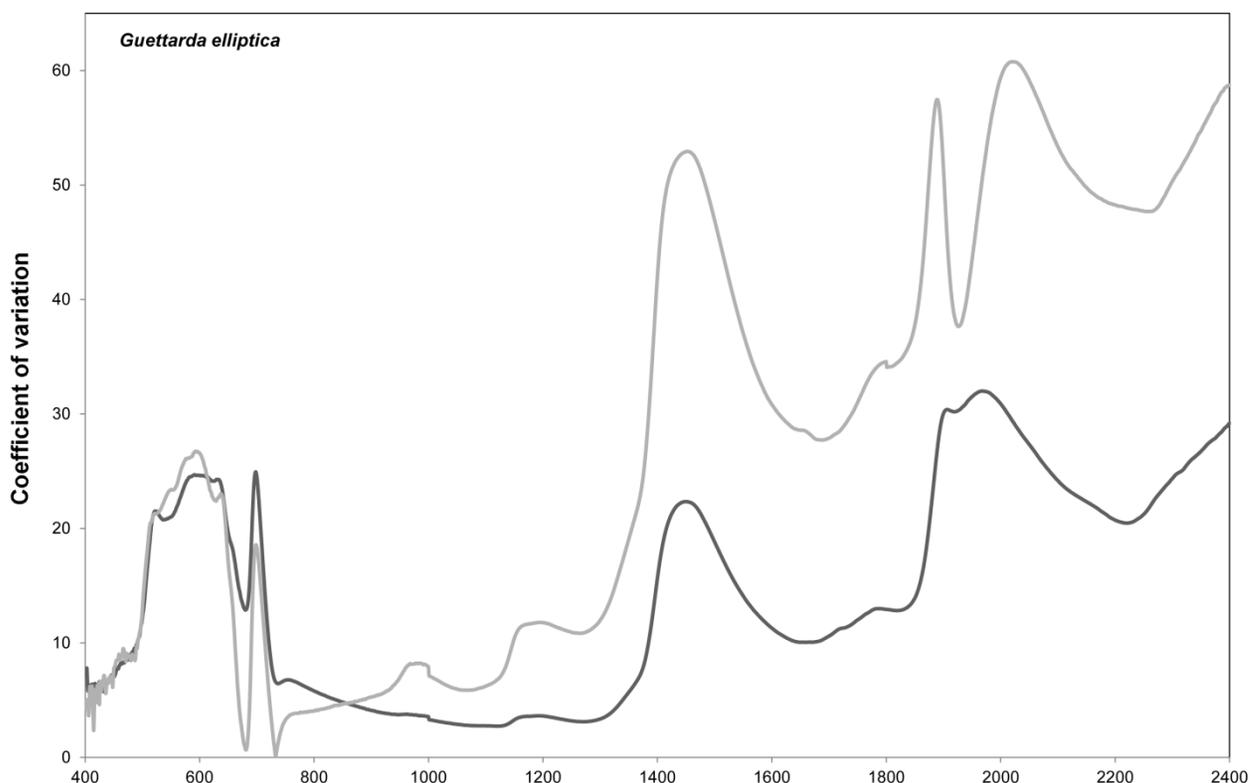
De la familia Nyctaginaceae



De la familia Poligonaceae



De la familia Rubiaceae



Apéndice S4. Resultados de los análisis de señal filogenética en la respuesta de las especies a la variación en los atributos ambientales.

La respuesta de las especies se cuantificó considerando su posición a lo largo de los eje 1 y 2 resultantes de los análisis RLQ extendido.

S4.1. Valores de los índices y sus correspondientes valores de P (índice / P)

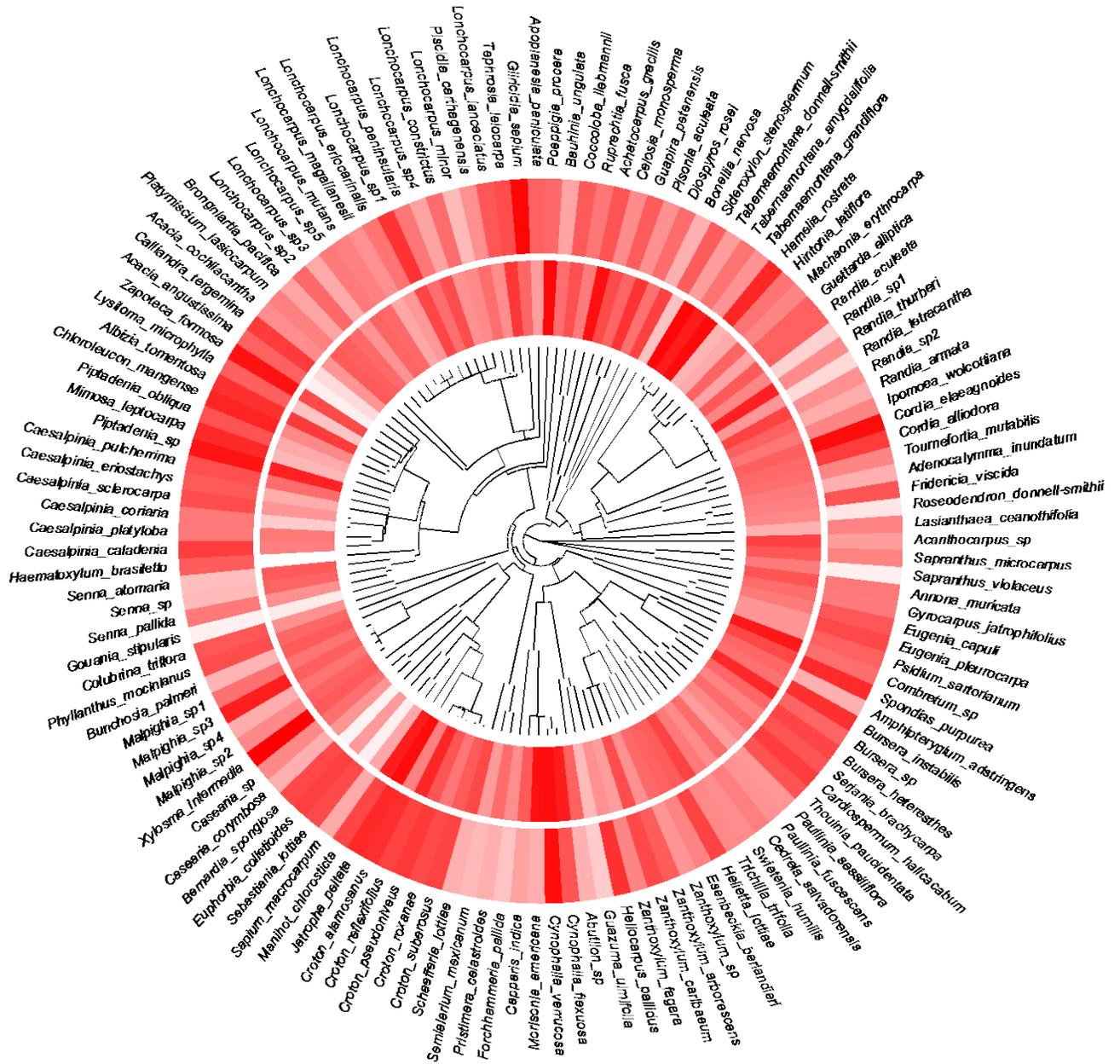
	ÍNDICES				
	I	C_{mean}	K	K^*	λ
VIS					
Eje1	0.04 / 0.01	0.29 / 0	0.23 / 0	0.21 / 0.01	0.62 / 0
Eje 2	0.04 / 0.02	0.15 / 0.01	0.21 / 0	0.22 / 0	0.63 / 0
NIR					
Eje 1	0.01 / 0.13	0.04 / 0.18	0.24 / 0.01	0.25 / 0.01	0.75 / 0.07
Eje 2	0.02 / 0.03	0.16 / 0.01	0.19 / 0.11	0.20 / 0.09	0.47 / 0
SWIR					
Eje 1	0.05 / 0.01	0.17 / 0	0.18 / 0.01	0.19 / 0.01	0.57 / 0
Eje 2	0.05 / 0	0.15 / 0.01	0.17 / 0.02	0.17 / 0.03	0.29 / 0.01

Índices de señal filogenética: I de Moran (I); C_{mean} de Abouheif's (C_{mean}); K de Blomberg (K) y K^* de Blomberg (K^*) y λ de Pagel (λ) (Keck et al. 2016). La significancia estadísticas ($P < 0.05$) de los índices K, K^* and I y C_{mean} se evaluó utilizando pruebas de Monte Carlos, basadas en 999 permutaciones, mientras que para la de λ empleamos una prueba de razón de verosimilitud (likelihood ratio test).

S4.2. Visualización de valores de las especies a lo largo de los ejes 1 y 2 del RLQ extendido.

Para VIS





Bibliografía

Keck F, Rimet F, Bouchez A, and Franc A. 2016. Phylosignal: an R package to measure, test and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution* 6(9): 2774-2780.

Apéndice S5. Correlación entre los atributos ambientales y los atributos espectrales (ejes de los PCoAs) con los ejes resultantes de los análisis RLQ extendido.

ATRIBUTOS	VIS		NIR		SWIR	
	Eje1	Eje2	Eje1	Eje2	Eje1	Eje2
Espectrales						
VIS						
PCoA3	-0.90	-0.47	-	-	-	-
PCoA5	0.19	-0.86	-	-	-	-
NIR						
PCoA8	-	-	-0.17	-0.77	-	-
PCoA9	-	-	0.92	-0.27	-	-
SWIR						
PCoA1	-	-	-	-	0.50	-0.06
PCoA3	-	-	-	-	-0.59	0.08
PCoA6	-	-	-	-	0.21	0.72
PCoA7	-	-	-	-	0.72	-0.20
Ambientales						
Aéreos						
ETavg	-	-	-	-	0.39	0.52
EHavg	0.92	0.54	-	-	0.94	0.43
SRmax	-0.12	-0.89	-	-	-	-
PAR	-0.83	-0.04	-0.86	0.44	-0.75	0.12
Edáficos						
TSavg	-0.85	-0.54	-	-	-0.88	-0.42
SWC	-0.80	-0.20	-0.74	-0.61	-0.83	-0.39
C:N	-	-	-	-	-0.18	0.83
C:P	-0.55	-0.12	-	-	-	-
PO4	-	-	-	-	-0.11	-0.76
NH4:NO3	-	-	-	-	0.22	0.74
PME	-0.69	0.26	-0.91	0.28	-0.65	-0.17
BG	0.65	0.39	-	-	0.69	-0.10

Parámetros ambientales: el promedio de la temperatura ambiente (ETavg), el promedio de la humedad relativa (EHavg), la radiación solar máxima (SRmax), la radiación fotosintéticamente activa (PAR), la temperatura promedio del suelo (TSavg), el contenido de agua en el suelo (SWC), la proporción de C:N en el suelo, la proporción de C:P en el suelo, la concentración de PO4 en el suelo, la proporción de NH4:NO3 en el suelo, la actividad de la enzima fosfomonoesterasa (PME) y la actividad de la enzima β -1, 4-glucosidasa (BG).