



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

ANÁLISIS CON IMÁGENES SATELITALES DE LOS
RECURSOS FORESTALES EN EL TRÓPICO
HÚMEDO DE CHIAPAS: UN ESTUDIO DE CASO EN
MARQUÉS DE COMILLAS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

MIGUEL ANGEL CASTILLO SANTIAGO

TUTORES: DR. HANS MARTIN RICKER REYMANN Y
DR. BERNARDUS HENDRICUS JOZEPH DE JONG

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2009



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.



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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 20 de febrero de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **CASTILLO SANTIAGO MIGUEL ANGEL** con número de cuenta **504009024** con la tesis titulada: "Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: Un estudio de caso en Marqués de Comillas.", realizada bajo la dirección del **DR. BERNARDUS HENDRICUS JOZEPH DE JONG**:

- Presidente: DR. HANS MARTIN RICKER REYMANN
- Vocal: DR. MIGUEL MARTINEZ RAMOS
- Vocal: DR. JOSE LUIS PALACIO PRIETO
- Vocal: DRA. MARIA ISABEL RAMIREZ RAMIREZ
- Secretario: DR. BERNARDUS HENDRICUS JOZEPH DE JONG
- Suplente: DR. JOSE LUIS HERNANDEZ STEFANONI
- Suplente: DR. DIEGO RAFAEL PEREZ SALICRUP

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria D.F. a 29 de mayo de 2009.

Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por haber apoyado esta investigación mediante los proyectos “Análisis de los Recursos Forestales de la Región Selva en el Estado de Chiapas” (clave FOMIX CHIS030617) y “Modelizaciones prospectivas del uso del suelo por enfoques geomático y estadístico” (clave ECOS-México-Francia M05A04).

Al Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas (COCYTECH) por haber financiado esta investigación a través del proyecto FOMIX (CHIS030617). Así también por el apoyo proporcionado para finalizar la tesis mediante una beca del Sistema Estatal de Investigadores.

Al Colegio de la Frontera Sur por todas las facilidades proporcionadas para realizar esta investigación.

A los miembros de mi Comité Tutorial:

Dr. Martin Ricker,

Dr. Bernardus H.J. de Jong, y

Dr. Diego Pérez Salicrup.

DEDICATORIA

A mis padres, por todo su amor.

A Claudia, por su apoyo incondicional en los días aciagos.

A mis hijos, Andrea y Rodrigo por haber sido mi inspiración.

TABLA DE CONTENIDO

1. RESUMEN.....	1
1. SUMMARY.....	2
2. INTRODUCCIÓN.....	3
3. OBJETIVOS.....	7
4. ANTECEDENTES.....	8
4.1. MAPEO DE LOS TIPOS DE VEGETACIÓN CON IMÁGENES DE SATÉLITE.	8
4.2. LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LOS BOSQUES. ...	11
4.3. ESTIMACIÓN DE VARIABLES BIOFÍSICAS DEL BOSQUE CON IMÁGENES DE SATÉLITE.....	15
4.4. MODELACIÓN DEL CAMBIO EN LA COBERTURA DEL SUELO.....	17
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	20
6. MÉTODOS.....	24
6.1 COBERTURA DEL SUELO Y TIPOS DE VEGETACIÓN.....	24
6.2. ESTRUCTURA, DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES.	25
6.3. MODELO PARA ESTIMAR BIOMASA.....	28
6.4 CAMBIO EN LA COBERTURA DEL SUELO, MODELO DE ESCENARIOS Y EMISIONES DE CO ₂	29
7. RESULTADOS.....	35
7.1. LA COBERTURA DEL SUELO Y LOS TIPOS DE VEGETACIÓN.	35
7.2 ESTRUCTURA, DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES LEÑOSAS.....	41
7.2.1. COMPOSICIÓN FLORÍSTICA.....	41
7.2.2. LA ESTRUCTURA DE LOS TIPOS DE BOSQUE.....	42
7.2.3. ANÁLISIS DE ORDENACIÓN.....	48
7.2.4. RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES.....	52
7.3. MODELO PARA LA ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA.....	56
7.4. CAMBIOS EN LA COBERTURA DEL SUELO, MODELO DE	

ESCENARIOS Y EMISIONES DE CO ₂	57
7.4.1 CAMBIOS EN LA COBERTURA DEL SUELO.....	57
7.4.2. MODELO DE CAMBIOS EN LA COBERTURA DEL SUELO.	61
7.4.3. ESTIMACIÓN DE EMISIONES DE CO ₂	66
8. DISCUSIÓN.....	70
8.1 COBERTURA DEL SUELO.....	70
8.2. ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE ESPECIES LEÑOSAS.....	71
8.3. MODELO PARA LA ESTIMACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA BIOMASA.....	73
8.4. CAMBIOS EN LA COBERTURA DEL SUELO.....	75
9. CONCLUSIONES.....	79
10. BIBLIOGRAFÍA.....	80
ANEXO 1. DESCRIPCIÓN DE LOS TIPOS DE VEGETACIÓN....	88
ANEXO 2. LISTADO DE ESPECIES LEÑOSAS REGISTRADAS EN 93 PARCELAS DE 0.1 HECTÁREA.....	94
ANEXO 3. ACRÓNIMOS Y NOMBRES DE LAS ESPECIES USADAS EN LOS GRÁFICOS DE ORDENACIÓN.....	101
ANEXO 4. ESTIMATION OF TROPICAL FOREST STRUCTURE FROM SPOT-5 SATELLITE IMAGES.....	102

RESUMEN

México ha perdido una tercera parte de su cobertura forestal original, y con ello importantes servicios ambientales del bosque. La cuantificación de la estructura del bosque (como la biomasa) y del cambio de uso del suelo presenta aún altos niveles de incertidumbre, lo que repercute por ejemplo en la estimación de las emisiones de CO₂. Esta incertidumbre se debe a errores de estimación de las variables estructurales a nivel del paisaje, así como al continuo cambio en la cobertura forestal por actividades humanas. En esta tesis se desarrollaron métodos, basados en imágenes de satélite y trabajo de campo, para estimar la distribución espacial de la biomasa arbórea en una subregión de la Selva Lacandona en Chiapas (Marqués de Comillas). La extensión de los tipos de vegetación se determinó con imágenes SPOT5. También se realizó un análisis sobre la estructura y la diversidad de especies leñosas de los bosques maduros y secundarios, con datos de 93 parcelas de 1,000 m² resultando en un total de 267 especies (DAP ≥ 10 cm). Usando ambas fuentes de datos, se desarrolló un modelo de regresión lineal, que empleó información de las bandas espectrales para estimar la biomasa del bosque en la subregión completa. Con imágenes históricas se elaboró un modelo de cambios en la cobertura del suelo. La combinación de los modelos de cuantificación de la biomasa y de cambios en la cobertura, permitió elaborar escenarios de emisiones de CO₂.

En el año 2005, las selvas ocupaban el 35.4% de la superficie de Marqués de Comillas (2,044 km²), los bosques secundarios el 8%, y las áreas con vegetación natural no arbórea el 1.6%. El 52% correspondía a usos agropecuarios, y el 2.7% restante a las áreas desprovistas de vegetación. Se calculó que la biomasa de los bosques oscila entre 74 y 607 t/ha. Este intervalo de valores fue estimado por un modelo de regresión con razonable ajuste ($R^2 = 0.71$), cuyas variables independientes fueron la reflectancia del infrarrojo cercano y una variable de textura de la imagen. El modelo de biomasa se desempeñó bien para un intervalo de valores más amplio que los reportados anteriormente con imágenes de otros satélites y otras variables independientes de regresión.

Un análisis con imágenes de 1986, 1997 y 2005 reveló que durante estos 19 años se deforestaron 811 km², o el 48% de la cobertura existente en 1986. Las tasas anuales de deforestación se incrementaron, pasando de 2.3% en el período 1986-1997 a 4.8% en 1997-2005. Si siguen estas tendencias históricas, entonces en la próxima década se perderá entre el 12 y 15% adicional de las selvas que hubo en 1986, afectando principalmente a las selvas medianas restantes. La deforestación en Marqués de Comillas será responsable del 1.5% de las emisiones de CO₂ causadas por la deforestación en todo México, a pesar de representar solamente el 0.1% del área.

SUMMARY

Mexico has lost a third of its original forest area and with it important environmental benefits provided by the forest. The quantification of forest structure (such as biomass) and land-cover change still exhibits high levels of uncertainty, manifesting itself in turn for example in the estimate of CO₂ emissions. That uncertainty is due to estimation errors of the structural variables at the landscape level, as well as the continuous forest cover change caused by human activities. In this thesis, methods based on satellite images and field works were developed to estimate the spatial distribution of forest biomass over a complete subregion from the Lacandon forest in Chiapas (Marques de Comillas). The distribution of vegetation types was determined with SPOT5 images. Furthermore, the structure and diversity of woody species of mature and secondary forest in 93 plots of 1,000 m² each were inventoried, resulting in 267 species (≥ 10 cm dbh). Using both data sources, a linear regression model was developed that employs information from spectral bands, to estimate the forest biomass of the entire region. With historical images, a model to predict land-cover change was developed. The combination of the two models to quantify biomass and land-cover change made it possible to develop CO₂ emission scenarios.

In 2005, mature tropical forests covered 35.4% of Marques de Comillas' area (2,044 km²), secondary forest 8%, and the natural non-tree vegetation 1.6%. Pasture and agriculture covered 52% and the remaining area without vegetation 2.7%. It was calculated that forest biomass varies between 74 and 607 t/ha. These bounds were estimated with a regression model with a reasonable fit ($R^2 = 0.71$), using near infrared reflectance and a texture variable of the image as independent variables. The biomass model performed well over a wider biomass range than previously reported in studies with images from other satellites and with other independent regression variables.

An analysis, using images from 1986, 1997 and 2005 showed that over this 19-year period 811 km² were deforested, i.e., 48% of the forest coverage in 1986. The annual deforestation rates increased from 2.3% in the 1986-1997 period to 4.8% in the 1997-2005 period. If these historical trends continue, then in the following decade an additional 12 to 15% of the forest cover existing in 1986 will be lost, mainly affecting intermediate-height evergreen forest. The deforestation in Marqués de Comillas will be responsible for 1.5% of the CO₂ emissions caused by deforestation in all of Mexico, even though the area represents only 0.1% of the country.

2. INTRODUCCIÓN

La demanda de tierras para satisfacer las necesidades de una creciente población mundial ha impactado fuertemente a los ecosistemas naturales. La magnitud de estos cambios a nivel global, sin embargo, aún no se conoce con precisión. Se estima que de 39 a 50% de la superficie terrestre ha sido modificada por la acción humana (Vitousek et al. 1997). La deforestación es una de las transformaciones de la tierra más evidentes.

La pérdida de la cobertura arbórea genera impactos a diferentes escalas, a nivel local generalmente disminuye la oferta de bienes y servicios del bosque. Su impacto sobre la pérdida de diversidad biótica es incluso superior que otras perturbaciones tal como el cambio climático (Sala et al. 2000). La degradación de suelos, la pérdida de habilidad de los sistemas biológicos para soportar las necesidades humanas, el incremento en la vulnerabilidad de regiones en situaciones de perturbaciones climáticas, son también repercusiones de la disminución de la cobertura forestal (Lambin et al. 2003).

A nivel global se altera el clima mediante la modificación del albedo y con ello de los intercambios de energía entre la superficie y la atmósfera. Se alteran las tasas de evapotranspiración. También se modifica el ciclo global del carbono debido a la disminución en los reservorios y áreas de captura (Lambin et al 2003). La deforestación y algunos cambios en la cobertura del suelo liberan carbono a la atmósfera en forma de CO₂ (dióxido de carbono), pero la recuperación de bosques en tierras abandonadas, captura el CO₂ de la atmósfera reteniéndolo en forma de biomasa.

La cuantificación de las emisiones de CO₂ debido a cambios en la cobertura o cambios en el uso de la tierra, representa el componente con más incertidumbre en el estudio del ciclo global de carbono (Ramankutty et al. 2007). Las causas principales de dicha incertidumbre, son la carencia de estimaciones precisas sobre las extensiones actuales de bosque, y sus respectivas tasas de cambio. Pero sobre todo, la carencia de métodos de estimación precisos en grandes áreas de los contenidos de biomasa de los bosques, especialmente de los bosques tropicales (Houghton et al. 2001, Saatchi et al. 2007).

Con respecto a las estimaciones de la extensión que ocupan los bosques, existen problemas conceptuales (tales como la definición lo que es o no bosque), metodológicos (por ejemplo como distinguir las áreas forestales), y hasta los operativos como las

dificultades que implica el manejo de grandes cantidades de datos cuando se trabaja sobre extensiones amplias. Por lo que persisten aún muchos errores en la cuantificación de la cobertura forestal y la dinámica de cambio. Las primeras estimaciones de la cobertura forestal realizados a nivel global por la FAO (“Food and Agriculture Organization”) se basaron únicamente en los datos generados en cada uno de los países. La precisión de dichas datos ha sido ampliamente cuestionada debido a la heterogeneidad en la calidad y características de la información proporcionada (Mayaux et al. 2005)

En la última edición de su reporte decenal, FAO (2001) empleó una combinación de la información proporcionada por cada país e imágenes de baja resolución espacial, éstas últimas solo para las zonas en las que existía mayor incertidumbre. Los resultados de este trabajo muestran que para finales de la década de 1990, el 30% de la superficie terrestre (3,869 millones de hectáreas) se encontraba aún ocupado por bosques naturales y plantaciones, con una tasa de pérdida calculada en 9.4 millones de hectáreas anualmente. La tasa de deforestación anual correspondiente es de 0.8%. Sin embargo, en un estudio realizado exclusivamente sobre algunas regiones tropicales con imágenes de alta resolución (sin incluir México), Achard et al. (2002) reportan tasas de deforestación hasta 23% más bajas, en comparación con lo que reporta FAO (2001). Esta variación en las cifras demuestra que las estimaciones exactas del estado de los recursos forestales para grandes extensiones aún es una meta por alcanzar.

Tradicionalmente la biomasa se ha estimado por medio de la extrapolación de información medida en parcelas, usando mapas de tipos de vegetación. A escala regional sin embargo, la correlación entre los tipos de vegetación y la biomasa puede ser pobre, debido a múltiples factores que influyen en la distribución espacial de esta última (Saatchi et al. 2007). Esta variación depende de factores como el tipo de suelo, posición topográfica (Clark & Clark 2000), nutrientes del suelo (Laurance et al. 1999), y niveles de perturbación humana (Urquiza-Haas et al. 2007). Como resultado existe una alta variabilidad en la estructura del bosque tropical y con ello de algunos de sus parámetros, como la biomasa (Houghton et al. 2001, Saatchi et al 2007).

La percepción remota se ha convertido en una herramienta promisoría para estimar la estructura y la biomasa en extensiones forestales grandes, de manera precisa y a bajo costo. Para regiones tropicales inaccesibles, tales métodos son particularmente

atractivos por lo que han sido el propósito de varios estudios (Roy & Ravan 1996, Steininger 2000).

Las imágenes ópticas de alta resolución (tales como Landsat o SPOT) son atractivas para estimar variables continuas a nivel del paisaje, a pesar de las dificultades causadas por la frecuente nubosidad en las regiones tropicales. Comparado con los sensores activos (radar), las imágenes ópticas SPOT y Landsat TM proporcionan mas información para estimar variables de la estructura del bosque (Hyypä et al. 2000). En comparación con las imágenes Landsat, las imágenes SPOT proporcionan mejores resultados en la identificación de la cobertura forestal y algunas variables del rodal, debido principalmente a su mayor resolución espacial (Salajanu & Olson 2001). Sin embargo pocos estudios han empleado imágenes SPOT para el mapeo de la cobertura forestal o para la estimación de variables cuantitativas del bosque.

Con respecto al cambio en el uso del suelo en México, durante la década de 1990, la carencia de datos actualizados y compatibles repercutió en una proliferación de cifras dispares sobre las tasas de deforestación, una revisión de trabajos en Masera et al. (1997) mostró que estas estimaciones fluctuaban entre 329,000 ha/año y 1,500,000 ha/año. En un estudio más reciente basado en una comparación de mapas de diferentes fechas, Mas et al. (2004) reportaron que entre los años 1976 y 2000, se perdieron 20,000 km² de bosques y 60,000 km² de selvas, lo que correspondió a una tasa de deforestación anual de 0.25% (90,000 ha/año) y 0.76% (265,000 ha/año), respectivamente. Los estados con mayor tasa de pérdida de la cobertura arbórea fueron Chiapas y Yucatán.

Chiapas es probablemente el estado con mayor diversidad de especies arbóreas nativas de México (Ricker et al. 2007), destacando dos regiones críticas por la alta presencia de especies arbóreas endémicas: la Sierra Madre y la Selva Lacandona. La Selva Lacandona donde está ubicado el estudio de esta tesis, es una región montañosa ubicada al este del estado de Chiapas, que se caracteriza por presentar aún una amplia distribución de selvas altas y medianas perennifolias (bosque tropical lluvioso).

Con 13,472 km² de superficie, 50% todavía cubierto con selva, la Lacandona representa una de las últimas grandes extensiones de selvas perennifolias en México (Mendoza y Dirzo 1999). No obstante, los estudios ecológicos en esta región son escasos y se han concentrado en las zonas mejor conservadas dentro de las reservas de la región (por ejemplo Meave 1990). Fuera de las reservas, las altas tasas de deforestación eliminaron casi el 50% de la cobertura forestal original (de Jong et al.

2000), particularmente en Marqués de Comillas, una de las subregiones que conforman a la Selva Lacandona. Como consecuencia de los cambios en el uso del suelo, el paisaje actual en Marqués de Comillas está formado de fragmentos de selva madura de diferentes tamaños, un mosaico de parcelas bajo diferentes usos agropecuarios y bosques secundarios, estos últimos, resultado de incendios forestales o del abandono de tierras agrícolas.

La composición florística de estos bosques es aparentemente diferente del resto de la Selva Lacandona (Ramírez-Marcial et al. 1996). Considerando que las tasas altas de deforestación reportadas en Marqués de Comillas ponen en peligro sus últimos remanentes de bosque tropical (de Jong et al. 2000, Castillo-Santiago et al. 2007), son necesarias alternativas que permitan disminuir la pérdida de la cobertura forestal.

En reconocimiento al papel de los bosques en la mitigación de las emisiones de CO₂, conservación de la biodiversidad, regulación del ciclo hidrológico, entre otros servicios, se han diseñado mecanismos internacionales tendientes a compensar los servicios ambientales que prestan los bosques. Uno de los más recientes, denominado Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación (REDD) podría proporcionar incentivos para disminuir las tasas de deforestación (Miles & Kapos, 2008). Por lo tanto, un estudio sobre una subregión con métodos recientes de percepción remota, complementado con trabajo de campo que permita conocer su cobertura forestal, diversidad arbórea, contenidos de biomasa y tasas de cambio en la cobertura del suelo, representa una oportunidad para contribuir a su conservación y uso racional.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Explorar la contribución de los factores de cambio de uso del suelo y de la estructura y composición de la vegetación leñosa, en el proceso de emisiones de CO₂ en un sistema tropical húmedo.

Objetivos específicos:

- 1) Estimar la extensión de los tipos de vegetación en el área de estudio, con la información mas actualizada posible.
- 2) Analizar la estructura, composición y diversidad arbórea de los bosques maduros y secundarios presentes en un paisaje forestal antropizado.
- 3) Desarrollar un enfoque metodológico para extrapolar la información de la biomasa medida en parcelas, a todos los bosques de una subregión manteniendo bajos niveles de error.
- 4) Analizar la dinámica de cambio en la cobertura de suelo y elaborar un modelo espacialmente explícito de escenarios futuros de cambio en la cobertura.

ANTECEDENTES

Mapeo de los tipos de vegetación con imágenes de satélite.

Las dos familias de sensores cotidianamente empleados en el campo de la percepción remota, los sensores activos y los pasivos, tienen amplia aplicación en el estudio de los recursos forestales. Los sensores activos (radares de apertura sintética y lidars) emiten pulsos, los cuales una vez que interactúa con los materiales de la superficie terrestre son regresados al detector, en donde se registra la naturaleza de la energía resultante. Por otra parte, los sensores pasivos son aquellos que registran la energía solar reflejada y/o emitida por la superficie terrestre; ejemplo de sus productos son las imágenes ópticas multiespectrales y las fotografías aéreas. En la Tabla 4.1 se muestra un esquema de los diferentes sensores empleados en el estudio de la cobertura terrestre y algunas de sus aplicaciones.

La gama de aplicaciones de las imágenes ópticas en el estudio del bosque son muy amplias, y en gran medida la naturaleza de la aplicación dependerá de la resolución espacial. Las imágenes de muy alta resolución espacial, también denominadas hiperespaciales (porque tienen un tamaño de pixel menor a 5 m) se han empleado en la identificación de comunidades arbóreas o incluso, bajo determinadas condiciones, de especies biológicas (Carleer & Wolf 2004, Katoh 2004, Turner et al 2003). A diferencia de las imágenes hiperespaciales, la amplia extensión espacial que cubren las imágenes de alta resolución espacial (pixeles de 10-50 m) así como su disponibilidad a nivel global, las convierte en un instrumento idóneo para el mapeo de la cobertura forestal y el análisis de cambio de uso de suelo a escala del paisaje e incluso del país (Palacio-Prieto et al. 2000). Las imágenes de resolución espacial gruesa (1-4 km) sirven para la obtención de datos globales con una alta frecuencia temporal, por lo que han encontrado una gran utilidad para la generación de información sobre las propiedades biofísicas de los bosques y en el modelado de escenarios climáticos. Las imágenes hiperespectrales, es decir aquellas poseen más de 200 bandas espectrales, han mostrado potencial para la estimación de variables biofísicas del bosque e incluso para la identificación de especie del dosel (Kalácska et al. 2007, Asner et al. 2008). Sin embargo su escasa disponibilidad a nivel global aún resulta una seria desventaja para las aplicaciones en el manejo de los recursos naturales.

Tabla 4.1. Tipos de sensores y sus aplicaciones en el estudio de la vegetación terrestre (tomado de: DeFries 2008)¹

Características del sensor	Pasivos				Activos	
	Multiespectral de resolución gruesa	Multi-espectral de alta resolución	Hiper-espectral	Hiper-espectral	LIDAR	Radar
Resolución espacial	Baja (250 m-8 km)	Alta (10-50 m)	Muy alta (<5 m)	Muy alta (4-20 m)	Muy alta	Global
Cobertura espacial	Global	Limitada antes de 1990; global desde 1990	Muy limitada	Muy limitada	Muy limitada	Global
Resolución temporal	Diario desde principios de los 80s	16 días desde los 70s	Ciclo de repetición no regular	Ciclo de repetición no regular	Ciclo de repetición no regular	Varias veces al año
Resolución espectral	Bajo (< 10 bandas, que cubren la región visible al IR térmico)	Bajo (< 10 bandas, que cubren la región visible al IR térmico)	Bajo (<5 bandas, que cubren la región visible al IR cercano)	Alto (>200 bandas que cubren la región visible al IR)	-	-
Ejemplos de sensores	AVHRR, MODIS, SPOT Vegetation	Landsat ETM+, SPOT HRV, CBERS, ASTER, LISS	QuickBird, Ikonos	AVIRIS, Hyperion	LVIS	PALSAR, ASAR, GLAS
Ejemplos de aplicaciones	Mapeo de vegetación global/continental; productividad de la vegetación en el largo plazo; fuegos activos y huellas de quemados	Cambio en la cobertura del suelo; mapeo de hábitat; crecimiento urbano	Validación y calibración de la resolución espacial gruesa; mapeo de copas de árboles; patrones urbanos	Contenido de agua y nitrógeno en hojas; especies invasoras; materiales de construcción	Estructura del dosel; hábitats	Estructura del dosel; biomasa.

¹ Abreviaciones: IR=Infrarrojo, ASAR=Advanced Synthetic Aperture Radar, ASTER=Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer, AVHRR= Advanced Very High Resolution Radiometer, AVIRIS=Airborne Visible/Infrared Imaging Spectrometer; CBERS=China-Brazil Earth Resources Satellite, ETM=Enhanced Thematic Mapper, GLAS=Geoscience Laser Altimeter System, LISS=Linear Imaging Self-Scanning, LVIS=Laser Vegetation Imaging Sensor, MODIS=Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, PALSAR=Phased Array-type L-band Synthetic Aperture Radar, SPOT HRV=Le Système Pour l'Observation de la Terre High Resolution Visible.

En base al tipo de análisis de interés, se reconocen tres grupos de aplicaciones de las imágenes de satélite en el estudio de los recursos forestales (Chambers et al. 2007, Boyd y Danson 2005). El primer grupo se refiere a la clasificación de la cobertura del suelo, la cual puede ser empleada en la identificación de los tipos de vegetación y la

derivación de hábitats. El segundo grupo se refiere a la estimación de variables biofísicas del bosque tales como el índice de área foliar o la biomasa, las cuales proporcionan estimaciones indirectas de las funciones de los ecosistemas. Por último, el tercer grupo se refiere a la detección de cambios de ciertas funciones del bosque tal como la caída y rebrote de hojas, para lo cual generalmente son necesarias imágenes con frecuencia temporal alta.

Las estimaciones precisas de la extensión espacial de los bosques tropicales, de sus variantes fisiológicas (alto o bajo), funcionales (caducifolio, perennifolio), e idealmente de su composición de especies, son necesarias para su uso sustentable y para la investigación en muchos campos del conocimiento. Derivar tales resultados para extensiones grandes representa un reto conceptual y técnico. En lo conceptual una de las mayores dificultades resulta de la definición del concepto bosque; en lo técnico la selección del tipo de imágenes de satélite y métodos para trabajarlas, aún es tema de mucha investigación. Estas dificultades han llevado a una variación significativa en las estimaciones de las extensiones de bosques y por ende de las tasas de deforestación (Foody 2003).

El mapeo de la vegetación en extensiones grandes, por ejemplo a nivel de un estado o país, ha sido una de las aplicaciones idóneas de las imágenes de resolución gruesa. Su amplia cobertura espacial y alta frecuencia temporal permite subsanar los obstáculos derivados de la nubosidad frecuente en las regiones tropicales. Un problema de este tipo de imágenes se presentan en el mapeo de paisajes heterogéneos, donde los píxeles suelen registrar una mezcla de diferentes coberturas, por lo que los métodos convencionales que asumen píxeles puros son inapropiados (Foody, 2003). Se han diseñado una serie de procedimientos para estimar los porcentajes de cobertura vegetal en cada píxel, o incluso métodos de clasificación difusa que disminuyen el error en las estimaciones de la cobertura del suelo. Sin embargo, no resuelven el error en la estimación de la distribución espacial (Boyd & Danson 2005). El mapeo con alta precisión de grandes áreas aún es un problema por resolver (McDermid et al. 2005). Satélites que captan información a diferentes resoluciones, tales como IRS-P6 o MODIS/Terra, representan una opción aún poco explorada para el mapeo global.

Un aumento en la resolución espacial implica una disminución de la proporción de píxeles mezclados y en consecuencia un aumento en la capacidad para discriminar los tipos de cobertura del suelo. Las imágenes multiespectrales de alta resolución

espacial han probado su eficacia para la estimación de la extensión de la cobertura forestal a nivel local, nacional (Palacio-Prieto et al. 2000), e incluso global (Potapov 2008). Sin embargo, el empleo de este tipo de resoluciones puede tener un costo alto, generar grandes volúmenes de datos, y difícilmente se pueden obtener con alta frecuencia temporal, especialmente en regiones tropicales debido a su nubosidad frecuente (Boyd & Danson 2005). Las ventajas de estas imágenes son mejor utilizadas cuando se trabaja a escalas del paisaje (como por ejemplo en un área como Selva Lacandona), o en combinación con imágenes de baja resolución para el mapeo de áreas grandes (Achard et al. 2002).

Las imágenes de la serie Landsat (TM y ETM+) han sido ampliamente empleados en el mapeo de bosques tropicales. Su éxito ha sido moderado en la estimación de la distribución espacial de las clases de vegetación que conforman un bosque maduro (Foody & Hill 1996), en la identificación de las etapas sucesionales del bosque tropical y las biomásas asociadas (Kimes et al. 1998, Nelson et al. 2000, Lee & Nakane 1996), y para la discriminación de bosques secundarios de hasta 70 años (Vieira et al. 2003). Las imágenes SPOT por otra parte cuentan con mayor resolución espacial que las de la serie Landsat, y pueden discriminar más efectivamente los tipos de cobertura forestal (Salajano & Olson 2001), no obstante su empleo en el mapeo de los tipos de vegetación en México ha sido poco explorado, a pesar de su amplia disponibilidad. Por lo que uno de los objetivos de esta trabajo fue evaluar la capacidad de las imágenes SPOT HRV para discriminar los tipos de bosque en regiones tropicales, en base en base al sistema de clasificación propuesto por Miranda y Hernández-X (1963).

La estructura y composición de los bosques.

Los paisajes forestales formados de fragmentos de bosques maduros y secundarios en diferentes estadios sucesionales, rodeados de grandes extensiones de potreros, son cada vez más comunes en el trópico. El uso de sistemas de producción extensivos como la ganadería, así como la demanda de nuevas tierras para alimentar a una creciente población mundial, han resultado en una drástica disminución de los bosques tropicales. Por otra parte la pérdida de fertilidad de los suelos en áreas agrícolas, así como la concentración de la población en centros urbanos, han resultado en un incremento de las tierras abandonadas (Aide & Grau 2004). Por cada ocho hectáreas deforestadas anualmente en América Latina durante la década de 1990, una hectárea fue abandonada

para permanecer en diferentes estadios de sucesión secundaria (Achard et al. 2002, Wright 2005).

El estudio detallado de los paisajes antropizados en el trópico cada día cobra mayor relevancia; los bosques secundarios juegan un papel central en la mitigación de las emisiones de CO₂ (Achard et al. 2002). También representan un refugio importante para la biodiversidad en paisajes fragmentados (Chazdon 1998, Ochoa-Gaona et al. 2007).

Los estudios sobre la dinámica de los bosques secundarios han mostrado que la intensidad de la perturbación puede definir el grado de recuperación de los bosques; las áreas en donde la perturbación ha sido muy intensa, por ejemplo mucho años bajo un sistema agrícola, puede haber afectado tan radicalmente las propiedades del suelo, que la regeneración natural de los bosques se podría interrumpir y el ecosistema podría permanecer en un estado degradado por décadas (Cramer et al. 2008). En aquellas situaciones de impacto moderado, la recuperación puede tomar diferentes periodos de tiempo y trayectorias, en función de factores como el tipo de perturbación (Ferguson et al. 2003), la disponibilidad de fuentes de semillas (Wijdeven & Kuzee, 2000), la calidad del suelo (Guariguata & Ostertag 2001), la vegetación residual, entre otros. Los tipos de perturbación más frecuentes en el trópico lo representan la agricultura de roza-tumba-quema, la ganadería, los incendios forestales y la extracción de madera.

La agricultura de roza tumba y quema no produce una sensible compactación de suelos, por lo que su impacto es mucho menor, y en la etapa de abandono se dispone de abundantes fuentes de semillas, ya que este tipo de agricultura se practica por lo general en áreas pequeñas (<2 ha), dentro de una matriz de bosque secundario o bosques maduros (van Breugel et al 2006). La recuperación en área basal y número de especies suelen ser rápida durante los primeros años de la sucesión (van Breugel et al 2006, Ferguson et al, 2003). Después de 40 años de sucesión, el área basal, la altura del dosel y el número de especies en campos agrícolas abandonados, presenta valores semejantes a los encontrados en bosques maduros (Peña-Claros, 2003).

La ganadería por otra parte produce impactos más severos que la agricultura, ya que además de que se remueve toda la cobertura forestal, se practican incendios periódicos para renovar el pasto; el pisoteo del ganado produce la compactación de los suelos afectando sensiblemente sus propiedades físicas. La práctica prolongada de la ganadería puede efectos negativos para la fertilidad tal como la disminución de la

porosidad y tasas de mineralización del N de los suelo, entre otras, pero también se pueden presentar efectos positivo tal como la disminución de la acidez, quizás debido al efecto de las cenizas obtenidas de las quemas de la vegetación (Reiners et al., 1994). Sin embargo la recuperación de algunos parámetros estructurales en áreas de pastoreo abandonados, puede ser mucho mas lenta que en los campos agrícolas abandonados (Ferguson et al., 2003).

Los incendios forestales cambian significativamente la estructura de los bosques, afectan de manera diferencial a la vegetación, creando un mosaico irregular de áreas con diferente grado de combustión. La vegetación arbórea puede sobrevivir en porcentaje muy variables, en la Amazonia se han reportado porcentajes de mortalidad del 36 al 86.8% en bosques tropicales húmedos después de un incendio (Kauffman, 1991). Los árboles mas grandes suelen ser los menos afectados en incendios de intensidad moderada; sin embargo cuando los incendios son severos la mortalidad es similar en todas las categorías diamétricas (Cochrane & Schulze, 1999). La velocidad de recuperación dependerá en mucho de la capacidad de rebrote de los árboles. Las especies arbóreas con mayor capacidad de rebrote tienen mayor probabilidad de persistir y contribuirán a la rápida recuperación de las características estructurales del bosque (Kauffman, 1991).

Los aprovechamientos forestales tienen un impacto directo sobre la estructura del bosque; al eliminar los individuos mas grandes se reduce significativamente el área basal, o la densidad de árboles por hectárea (Cannon et al 1998). La caída de estos árboles generalmente causa daños adicionales a la vegetación circundante. Sin embargo evaluaciones posteriores de la diversidad arbórea indican que aproximadamente una década después de la perturbación, los bosques presentan una diversidad de especies similar al los bosques maduros (Molino & Sabatier, 2001; Cannon et al 1998).

En general las características de la estructura tal como área basal, altura del dosel y número de tallos de los bosques tropicales pueden ser recuperadas en el transcurso de 20 a 40 años (Guariguata et al., 1997; Aide et. al 1996), dependiente de la intensidad de la perturbación. Pero recuperar la composición florística de los bosques perturbados a una condición similar a la de los bosques maduros, puede requerir más de un siglo (Finegan 1996; Guariguata et al., 2001; Aide et al. 1996), si es que alguna vez esto se logra.

Los métodos empleados para evaluar cuantitativamente las diferencias en estructura y composición entre comunidades arbóreas son muy diversos, comúnmente se ha empleado la comparación de variables como el área basal, el número de especies, los índices de diversidad, las curvas de rarefacción, los valores de importancia relativa e incluso algunas técnicas multivariadas como la ordenación.

La riqueza o número de especies es uno de los conceptos más simples e intuitivos para la caracterización de la diversidad de las comunidades, su estimación guarda una relación directa con el número de individuos medidos y la abundancia relativa de las especies (Magurran, 2003). Por esta razón se dificulta su empleo para la comparación entre comunidades o ensambles con diferentes esfuerzos de muestreo.

Las curvas de rarefacción representan las medias de remuestreos repetidos de los individuos agrupados de una muestra. Son una herramienta útil para analizar comunidades con diferente tamaño de muestra, ya que permite hacer comparaciones en base al número de individuos de la muestra mas pequeña (Gotelli & Colwell 2001).

Los índices de diversidad, por otra parte, combinan riqueza con abundancia relativa. Uno de los más significativos y robustos, es el denominado índice de Simpson (Magurran 2003). Este índice estima la probabilidad de que dos individuales cualesquiera tomados aleatoriamente de una muestra infinitamente grande, pertenezcan a la misma especie; matemáticamente se define de la siguiente manera (Magurran 2003):

$$D = \sum p_i^2 \dots\dots\dots (1)$$

Donde p_i es la proporción de individuos en la i-ésima especie. Debido a que en la forma anteriormente presentada, cuando D incrementa la diversidad decrece, se prefiere expresar el índice de Simpson como complemento (1-D) ó recíproco (1/D) de (1). El índice de Simpson hace énfasis en la estimación de la dominancia de las especies, por lo que expresado en forma de complemento o recíproco, los valores más altos indican menor dominancia y mayor uniformidad en la abundancia de las especies.

La contribución relativa de cada especie o una medida de su importancia, puede derivarse directamente de tres propiedades de la muestra: el área basal (indicador de la biomasa de los árboles), el número de individuos de la especie en cuestión (una medida de la abundancia), o el número de parcelas en la que fue localizada (frecuencia). El

valor de importancia relativo (VIR) integra los tres aspectos antes mencionado en un solo valor:

$$\text{VIR} = (\text{área basal relativa} + \text{abundancia relativa} + \text{frecuencia relativa})/3$$

(2)

Por último, los métodos de ordenación son métodos multivariados que representan de forma gráfica la afinidad florísticas entre las parcelas, de tal forma que las distancias entre ellas representan una medida de su similitud o disimilitud en la composición de especies (también llamada distancia ecológica). La ordenación NMDS jerarquiza las distancias entre parcelas y usa esas relaciones para mapear los objetos de manera no lineal dentro de un espacio de ordenación simplificado, de forma que preserva las jerarquías pero no las distancias originales (Ramete 2007). El estadístico que refleja que tan bien una configuración de puntos representa las distancias originales se denomina “stress”, un valor pequeño significa que se obtuvo una buena ordenación de los datos para las dimensiones especificadas.

Los cambios en el uso del suelo en una región pueden presentar trayectorias complejas; lo que influye en la estructura y composición de las comunidades resultantes. De igual manera la intensidad de los incendios forestales, un tipo de perturbación estrechamente asociada a los cambios de usos del suelo, define la estructura del bosque secundario. Los paisajes forestales antropizados están formados de mosaicos de fragmentos de bosques primarios y bosques secundarios de diferente edad, provenientes de una amplia variedad de tipos e intensidades de perturbaciones. Los objetivos de esta sección fueron comparar la estructura, diversidad y composición de las especies leñosas de los bosques presentes en un paisaje forestal antropizado, así como evaluar el efecto de la edad e intensidad de la perturbación sobre la estructura y composición resultante.

Estimación de variables biofísicas del bosque con imágenes de satélite.

Las imágenes de satélite también pueden proporcionar estimaciones de parámetros biofísicos del bosque, tales como el índice de área foliar, o la biomasa, los cuales se encuentran estrechamente relacionados con algunas de las funciones de los ecosistemas como la productividad primaria neta (Kerr & Ostrovsky 2003). La mayor parte de los trabajos que estiman la biomasa a partir de imágenes de satélite, han usado únicamente la información espectral de las imágenes, concluyendo que una de las

regiones más estrechamente relacionada con esta variable, es la región del infrarrojo medio (Roy & Ravan 1996, Boy et al. 1999, Steininger 2000, Ingram et al. 2005).

Además de la simple respuesta espectral registrada en las bandas se han empleado una amplia variedad de índices para estimar la biomasa, especialmente los denominados “índices espectrales de vegetación”. Todas las plantas verdes absorben fuertemente la radiación electromagnética visible (0.5 a 0.65 μm), y reflejan intensamente la radiación del infrarrojo cercano (0.8 a 1.25 μm). Los índices espectrales de vegetación se han desarrollado con el objeto de enfatizar estas diferencias, mediante operaciones matemáticas que usualmente implican la diferencia o el cociente de dos bandas de una imagen multispectral (Verstraete y Pinty 1996). Uno de los índices más antiguos, el cociente de bandas SR (“Simple Ratio”), se desarrolló como un estimador del índice de área foliar en bosques tropicales (Jordan 1969). El índice de diferencias normalizadas NDVI (“Normalized Difference Vegetation Index”), se propuso inicialmente como una medida de la biomasa fotosintéticamente activa del dosel (Tucker 1979); ha sido empleado también para estimar algunas medidas de densidad de la vegetación y para compensar las diferencias en las condiciones de iluminación. Los efectos del suelo son atenuados con el SAVI (“Soil-Adjusted Vegetation Index”), un índice que fue desarrollado para minimizar la influencia de la brillantez del suelo (Huete 1988). Finalmente el índice GEMI (“Global Environment Monitoring Index”) pretende eliminar los efectos atmosféricos indeseables (Verstraete & Pinty 1996).

Los índices espectrales de vegetación han mostrado ser una herramienta valiosa para la estimación de algunas variables del bosque, tales como el índice de área foliar, el área basal, la altura media de los árboles o incluso para diferenciar las etapas sucesionales del bosque (Kalácska et al. 2004). Uno de los inconvenientes de este enfoque es que frecuentemente se presentan relaciones no lineales, y la relación entre la variable de interés y el índice de vegetación se vuelve asintótica a bajos niveles de área foliar, limitando la su aplicación solo para bosques con bajo contenido de biomasa, como los bosques secundarios. El empleo de un mayor número de bandas que captan regiones espectrales más angostas (imágenes hiperespectrales) al parecer evita la saturación del índice de vegetación, con resultados prometedores (Kalácska et al. 2007).

La información espacial presente en una imagen de satélite raramente ha sido usada de forma explícita para modelar la estructura del bosque. Actualmente debido a la mayor disponibilidad de imágenes de alta resolución, el uso de la textura para modelar

variables continuas del bosque ha recibido un interés creciente. La textura de una imagen se refiere a los patrones de variación de los valores de brillantez dentro de una imagen (Musick & Grover 1990). Aún cuando no existe una definición matemática formal para la cuantificación de la textura, se han desarrollado diferentes enfoques que extraen información textural. Con base en la forma de obtener la relación entre los píxeles vecinos se distinguen dos grupos de medidas de textura, de primer y de segundo orden. Los de primer orden se refieren a una propiedad estadística tal como la varianza o la asimetría calculada para los valores de los píxeles dentro de una ventana móvil la imagen (por ejemplo de 3×3 píxeles). Las medidas de segundo orden trabajan con dos ventanas móviles para calcular las matrices de coocurrencia de niveles de grises (Haralick et al. 1973).

El proceso de cálculo de las medidas de primer orden es mucho más simple, pero pocos estudios han realizado una comparación de la efectividad de las medidas de primer orden en relación a las de segundo (Coburns & Roberts 2004). El valor de las variables de textura depende del tamaño de la ventana y de la resolución espacial. Cuando el tamaño del píxel corresponde aproximadamente al 75% del tamaño del objeto en el suelo, tal como la copa de un árbol, se obtienen valores máximos de varianza (Woodcock & Strahler 1987). En ese sentido la información espacial de las imágenes SPOT-5 multiespectrales con una resolución de 10 m, podría estar altamente correlacionada con el tamaño de las copas del dosel. En este objetivos, se exploró el potencial de información espectral (bandas e índices de vegetación) y espacial (textura de primer y segundo orden) de las imágenes SPOT-5 HRV multiespectrales para estimar la biomasa del bosque tropical.

Modelación del cambio en la cobertura del suelo.

Las imágenes de satélite proveen una fuente de datos irremplazable para la reconstrucción histórica de los cambios. Actualmente es posible, por ejemplo obtener imágenes históricas de la serie Landsat de la década de 1970 ó escenas AVHRR desde principios de la década de 1980 (DeFries 2008). Los análisis y modelos elaborados a partir de esta información, pueden ser utilizados para evaluar el impacto de los cambios en la cobertura sobre procesos biofísicos, por ejemplo variaciones en el clima, degradación de tierras, estabilidad y diversidad de ecosistemas, y recientemente en la definición de la línea base de proyectos de deforestación evitada (Veldkamp & Lambin 2001, de Jong et al. 2005).

Uno de los requisitos para el desarrollo de un modelo de cambio de uso del suelo apegado a la realidad, es la identificación de las fuerzas socioeconómicas y culturales promotoras del cambio (Veldkamp & Lambin 2001). Sin embargo cuando estas fuerzas operan a escalas diferentes de la escala empleada en el análisis, generalmente resulta problemático incorporarlas directamente a los modelos espacialmente explícitos. Una solución generalmente empleada en estudios de escala local, es el uso de variables proxy o variables relacionadas con las fuerzas promotoras del cambio.

De manera explícita o implícita, dos aspectos interrelacionados del cambio en la cobertura/uso del suelo son generalmente abordados por los modelos para la estimación de escenarios futuros, el primero se refiere a la cantidad y el segundo a la ubicación espacial del cambio. La estimación de la cantidad es generalmente un proceso complejo, que requiere un completo entendimiento de las fuerzas socioeconómicas y culturales que promovieron el cambio en el uso del suelo. La estimación de la distribución de espacial frecuentemente se apoya en el comportamiento histórico de los patrones de cambio y su relación con variables que condicionan la distribución de las áreas transformadas, tales como las pendientes del terreno o distancia a caminos, también conocidas como variables independientes o auxiliares (Veldkamp & Lambin 2001).

En los modelos de cambio de cobertura del suelo se distinguen tres elementos: los mapas históricos de la cobertura del suelo de diferentes fechas, una serie de procedimientos que modifican los valores y el arreglo espacial de un mapa de cobertura inicial, y por último los mapas de predicción resultantes (Lambin 1994).

Es en el segundo elemento en donde se pueden diferenciar dos enfoques para la generación de los mapas de predicción, los automáticos y los supervisados. Los enfoques automáticos analizan la relación entre los datos de calibración (mapas históricos del cambio de uso del suelo) y criterios espaciales relevantes asociados al cambio de uso del suelo (variables proxy), correspondientes a las fechas de calibración, y realizan una proyección en el tiempo con localización espacial (Pagelow & Camacho-Olmedo, 2005). Ejemplo de ello son los modelos de Markov o los modelos de regresión logística. En el caso del enfoque supervisado esta relación es controlada por el usuario para obtener información sobre la probabilidad de la localización espacial y los tiempos de transición, el análisis multicriterio es un ejemplo de este último.

Los modelos de transición Markovianos, son un tipo de análisis muy frecuentemente empleado para proyectar los cambios de la cobertura del suelo (p. ej.

López et al. 2001, Flamenco-Sandoval et al. 2007). Las cadenas de Markov simulan procesos estocásticos que pueden ser parametrizados estimando empíricamente las probabilidades de transición entre estados discretos en el sistema observado (Balzter, 2000), en este caso, entre tipos de cobertura del suelo. Las ventajas de este tipo de enfoques son su simplicidad y escasa demanda de datos. Solo se requieren dos mapas de cobertura del suelo de diferentes fechas, a partir de los cuales se calculan las matrices de probabilidades de transición. Sus desventajas son la carencia de una verdadera expresión espacial de los cambios estimados, y que las matrices de transición se asumen homogéneas en el tiempo.

El proceso de definición espacial de las áreas más probables a ser cambiadas a otro uso, puede ser equiparado a un proceso de toma de decisiones para la asignación de recursos (tierras en este caso). En el contexto del análisis del cambio de uso del suelo, cada uno de los tipos de cobertura o usos del suelo representa un objetivo para el que es necesario definir criterios que norman su permanencia o cambio. Por ejemplo la probabilidad de cambio un pixel de selva, dependerá de ciertos criterios que se han empleado anteriormente para decidir su uso, tales como su cercanía a caminos, a zonas previamente transformadas o su posición en la pendiente.

La evaluación multicriterio (EMC) es una herramienta de toma de decisiones instrumentada en un ambiente de sistemas de información geográfica (SIG). La EMC utiliza una combinación de criterios (variables independientes) con diferentes pesos y restricciones definidas por el usuario, para producir los mapas de aptitud de cada tipo de cobertura (Schneider & Pontius 2001). Los *mapas de aptitud* se refieren a la probabilidad de que la cobertura del suelo en cuestión se encuentre en determinada localidad, basada en información de su dinámica previa (no se refieren al uso potencial que se le podría dar al suelo). Otra denominación, quizás más adecuada en este contexto podría ser *mapas de probabilidad de permanencia*. Posteriormente se integran los diferentes objetivos (tipos de cobertura) con base a las probabilidades de transición, calculadas de los datos históricos (Eastman 2006). Una de las ventajas de la evaluación multicriterio con múltiples objetivos, es su capacidad para trabajar directamente la complejidad de una situación real, en donde no solo existen cambios unidireccionales como la deforestación, si no también recuperación de bosques y cambios entre diferentes usos agropecuarios.

La combinación de un proceso automatizado (Cadenas de Markov) que estima la cantidad de cambio, con un proceso supervisado por el usuario (análisis multicriterio) que produce la respectiva distribución espacial, puede ser un enfoque adecuado para la modelación de cambio de uso y la cobertura del suelo con datos de resolución fina (Pagelow & Camacho-Olmedo, 2005).

ÁREA DE ESTUDIO

En esta tesis se trabajó a dos escalas, la escala del paisaje y la escala local. En la primera de ellas se realizaron los análisis geográficos, el área de estudio correspondiente fue Marqués de Comillas, una de las subregiones de la Selva Lacandona. A nivel local para la obtención de datos de campo, se trabajó en las áreas forestales de dos ejidos, La Corona y Reforma Agraria ubicados ambos en Marqués de Comillas.

La Selva Lacandona en el estado de Chiapas identificada también por algunos autores como Montañas de Oriente o simplemente Lacandona (véase Mullerried 1982, de Vos 2002), es considerada una de las zonas de mayor biodiversidad en el estado de Chiapas (Mendoza y Dirzo 1999). Esta región deriva su nombre de una comunidad indígena prehispánica que vivió en las inmediaciones de la laguna Lacam-Túm, hoy conocida como laguna Miramar. El vocablo *Lacam-Túm* fue transformado en *Lacandón*, por los conquistadores españoles. Debido a su resistencia a la colonización, los Lacandones originales fueron exterminados por los españoles a principios del siglo XVIII. Actualmente se identifica como Lacandones a un pequeño grupo de descendiente de mayas peninsulares que se establecieron en esta región en el siglo XVII (de Vos 1992). A pesar de haberle dado su identidad a la región, en términos demográficos hoy en día no son los Lacandones las comunidades con mayor presencia, sino los pueblos tzeltales y choles que se establecieron a partir de la década de 1960 (de Vos 2002). En base a una combinación de criterios geomorfológicos, administrativos y de ocupación del territorial, actualmente se reconocen de manera informal cinco subregiones de la Selva Lacandona: la subregión Norte, las Cañadas de Margaritas, las Cañadas de Ocosingo, la Comunidad Lacandona, y Marqués de Comillas.

Debido a la diversidad de enfoques que se han empleado para la delimitación de la Selva Lacandona, no existe un consenso sobre su extensión precisa. De acuerdo al criterio empleado, las estimaciones de la extensión van de 27,822 km² hasta 9,572 km²

(de Vos 2002). En este trabajo se retomó la versión más reciente empleada por SEMANARP (2000), en la que emplearon criterios socioeconómicos para su delimitación y que propone una extensión de 13,472 km².

Marqués de Comillas ocupa la porción más oriental de todas las subregiones, con una superficie de 2,032 km² representa aproximadamente el 15% de la extensión territorial de la Selva Lacandona. A diferencia de las otras subregiones, en donde predominan los paisajes montañosos, en Marqués de Comillas el relieve es relativamente plano y geomorfológicamente se encuentra bien definida. Esta subregión delimita al este por el río Lacantún y al norte y oeste por el río Usumacinta; al sur limita con la República de Guatemala (Figura 5.1).

Geológicamente la subregión está conformada por estratos sedimentarios del Cenozoico, con predominio de lutitas y areniscas (Mullerried 1982). El relieve presenta una escasa variación altitudinal que va de los 100 hasta los 260 m sobre el nivel del mar (msnm). Se distinguen tres formas del terreno que ocupan la mayor parte del territorio (SEMARNAP 2000): en las partes más bajas, zonas de influencia de los ríos, se ubican las planicies aluviales con suelos fértiles; en la porción norte y aproximadamente hasta la parte central de territorio se presenta un relieve de lomeríos suaves; a medida que se avanza hacia el sur esta geofoma, se transforma en un relieve de colinas ligeramente más abruptas que no sobrepasan los 260 msnm de elevación y que dominan el sur de esta región (Figuras 5.1 y 5.2). Sobre estas dos últimas georformas los suelos son de color oscuro, predominantemente arcillosos, y de profundidad variable.

El clima de Marqués es cálido-húmedo, con lluvias en verano y una marcada estación seca que abarca de diciembre a abril; durante los dos meses más secos (marzo y abril) la precipitación no rebasa los 40 mm mensuales. A pesar de ser una región relativamente plana, existe un ligero gradiente climático. Las temperaturas más bajas (24.3 °C promedio anual) se presentan en el sur, y las más altas el norte (26.4°C). La precipitación presenta un patrón inverso, con las precipitaciones más bajas (1,930 mm anuales) en el norte, incrementándose hacia el sur hasta llegar a los 2,950 mm/año (García-Amaro 2004). En consecuencia, la parte sur de la región es más húmeda y ligeramente de menor temperatura que la porción norte.

En los últimos 30 años, Marqués de Comillas ha sufrido una dramática pérdida de cobertura forestal. Un programa de colonización iniciado a finales de la década de 1970 estimuló el establecimiento de nuevas comunidades en zonas originalmente

cubiertas por bosque tropical, promoviendo la agricultura, algunas actividades agroforestales (cacao) y la ganadería extensiva. Esta última es actualmente la actividad productiva predominante en la subregión.

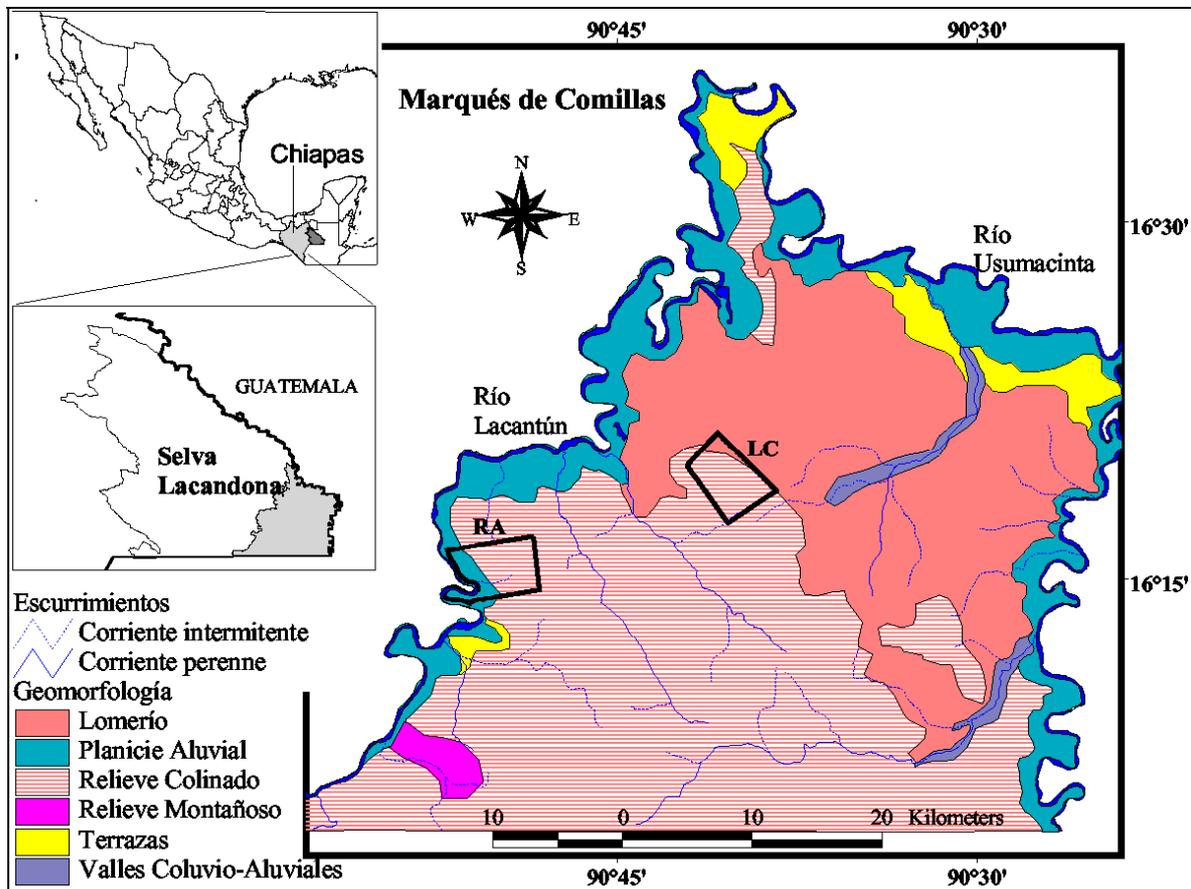


Figura 5.1. Geomorfología y ubicación del área de estudio. Fuente: Semarnap (2000). RA=Ejido Reforma Agraria, LC=Ejido La Corona.

La adquisición de datos para el análisis de la estructura de los bosques se realizó en dos ejidos de la región: La Corona (2,000 ha) y Reforma Agraria (2,500 ha). En el ejido La Corona predominan los bosques secundarios, la mayor parte de ellos como resultado de incendios forestales que afectaron el área durante 1998. El relieve en La Corona es relativamente plano. La mayor parte de sus suelos son de textura fina, los cuales originalmente mantenían selva de estatura media (<25 m de altura). En este ejido también existen fragmentos de vegetación sabanoide (abundantes cobertura de gramíneas con árboles aislados). Donde la calidad del sitio es mejor, se presenta selva alta (> 25 m).

En Reforma Agraria, el relieve es predominantemente de colinas, con suelos profundos y mayormente de textura media. La selva primaria generalmente alcanza alturas superiores a los 25 m. En este ejido, la selva no ha sido recientemente afectado por incendios, pero debido a un proceso de reordenación de los usos del suelo llevado a cabo hace aproximadamente 20 años, existen actualmente campos agrícolas y de pastoreo abandonados.

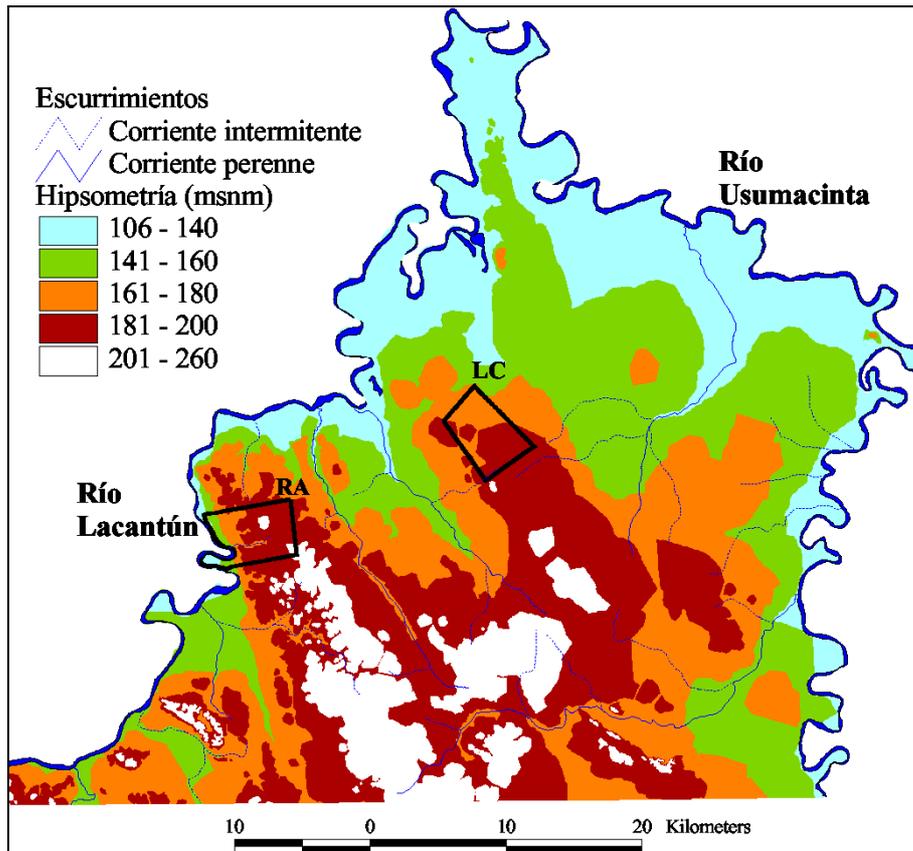


Figura 5.2 Hipsometría de Marqués de Comillas. Fuente INEGI (1980).

MÉTODOS

Cobertura del suelo y tipos de vegetación

La identificación de los tipos de vegetación se realizó mediante la interpretación visual de dos imágenes SPOT-5 multiespectrales, con una resolución espacial de 10 m en las bandas del infrarrojo cercano (IRC: 0.78-0.89 μm), rojo (R: 0.61-0.68 μm) y verde (V: 0.50-0.59 μm), y 20 m en la banda del infrarrojo medio (IRM: 1.58-1.75 μm). Las escenas correspondieron a los K/J 607/317 y 607/318 tomadas ambas el 28 de enero del 2005 a las 16:10 hrs, con un ángulo de incidencia de 29.7 grados. Las dos imágenes no presentaron nubes sobre las áreas de interés. Las imágenes fueron corregidas geoméricamente usando puntos de control terrestres tomados con GPS y corregidos diferencialmente.

En el proceso de interpretación visual se emplearon dos compuestos de color. El primero de ellos incluyó dos bandas visibles y una infrarroja (IRC,R,V), y el segundo dos bandas infrarrojas y una visible (IRM,IRC,R). La delineación de los diferentes tipos de vegetación se realizó directamente en pantalla con apoyo de software de sistemas de información geográfica (ArcView 3.2). En esta etapa se tomaron en cuenta las diferencias tonales, los patrones espaciales, el tamaño de los objetos y la textura. Esta última característica fue de suma utilidad para diferenciar los tipos de bosque en base a su tamaño. Los rasgos lineales, tales como caminos, fueron digitalizados en capas separadas.

Para la definición de la leyenda, que se empleó en la fotointerpretación, se trabajó con un enfoque de clasificación jerárquico, de acuerdo al esquema propuesto por Di Gregorio y Jansen (2000). Se separaron en primera instancia las coberturas que no presentaron vegetación (cuerpos de agua, asentamientos humanos, áreas sin vegetación aparente) de aquellas que sí lo presentaron. Las áreas con vegetación se dividieron en base a su fisonomía en selvas, vegetación herbácea, y vegetación arbustiva. Posteriormente, se agregó el grado de intervención humana en la vegetación, distinguiendo vegetación natural y semi-natural de vegetación manejada. Las selvas se separaron por su tamaño en altos, medios, y bajos. Además se clasificó la vegetación en base a la proporción de especies que pierden follaje en la temporada seca en perennifolia (75 a 100% de las especies conservan el follaje), subperennifolia (50 a

75%), y subcaducifolia (25 a 50%), de acuerdo al sistema propuesto por Miranda y Hernández-X (1963) y Gonzalez-Medrano (2004) para las zonas tropicales.

Se realizaron cuatro salidas para la adquisición de información de campo de toda la región entre febrero y mayo 2005. En cada una de ellas se visitaron sitios de selvas previamente identificados sobre las imágenes de satélite. La información que se registró para cada sitio visitado incluyó el tipo de cobertura del suelo, altura de la vegetación, especies de los árboles más altos del dosel, altura sobre el nivel mar, así como sus respectivas coordenadas geográficas.

Estructura, diversidad y composición de especies.

El trabajo de campo se realizó en las áreas forestales de dos ejidos en la región de Marqués de Comillas: La Corona y Reforma Agraria. Durante 2005 se establecieron 93 parcelas, 44 en La Corona y 49 en Reforma Agraria. La ubicación espacial de las parcelas se realizó con el apoyo de una imagen de satélite de fecha reciente. Sobre ésta, se asignaron aleatoriamente los puntos (correspondiente al centro de cada parcela) en las áreas forestales de dos ejidos.

Cada una de las parcelas consistió de tres círculos concéntricos de 100, 500 y 1,000 m². En el círculo más pequeño se identificaron y midieron todos los árboles con diámetro a la altura de pecho (DAP) \geq 5 cm y altura \geq 1.3 m; los individuos con DAP $<$ 5 cm únicamente fueron contados. Las lianas fueron medidas solo si estaban enraizadas en la parcela y alcanzaban el diámetro mínimo (5 cm). Adicionalmente, se contaron las plántulas en cuatro sub-parcelas de 1 m² que se localizaron en los puntos cardinales de la parcela de 100 m². En el círculo de 500 m² se midieron los árboles con DAP \geq 10 cm, y en el círculo de 1,000 m² se midieron todos los árboles con DAP \geq 20 cm. Las palmas fueron también incluidas. Las variables medidas fueron el DAP y la altura total del árbol. La altura se midió usando un clinómetro. De cada especie se colectaron ejemplares de herbario para su posterior identificación taxonómica¹. Un juego completo de todos los ejemplares herborizados se depositaron en el herbario de ECOSUR (CH).

Empleando de un receptor GPS (Garmin GPS III), se obtuvieron las coordenadas geográficas del centro de cada parcela. También se registró la textura del suelo en tres clases (fina, media y gruesa), así como su profundidad en cuatro (0-10 cm, 10-20 cm,

¹ La identificación taxonómica la realizó el Biól. Marcos Hernández-Vázquez (San Cristóbal de las Casas), con consultas por parte de él en el Herbario Nacional MEXU; allí se consultaron también los especialistas Biól. Esteban Martínez-Salas y M.C. Mario Sousa Sánchez (algunas leguminosas)

20-30 cm, y > 30 cm). La historia de las perturbaciones y la edad del bosque secundario fueron investigadas entrevistando a los habitantes del ejido (Tabla 6.1). También se empleó un conjunto de seis imágenes de satélite de diferentes fechas (1986, 1997, 1998, 2000, 2003, 2005), para delimitar las áreas afectadas así como determinar inicio y fin de algunas perturbaciones. Esta secuencia cronológica de imágenes permitió verificar la edad del bosque en aquellos casos en donde hubo dudas por parte de los pobladores.

Tabla 6.1. Tipos de bosque de acuerdo al tipo de perturbación; edad del bosque secundario y número de parcelas. Las palabras entre paréntesis indican la identificación de la perturbación empleada en la presentación de resultados.

Tipo de perturbación	Tiempo bajo la perturbación	Edad o tiempo desde que cesó la perturbación	Número de parcelas
Selva con evidencia de extracción de madera (<i>Madera</i>)	-	1 parcela 2 años 1 parcela 5 años	2
Plantación abandonada de cacao (<i>Cacao</i>)	10 años	18 años	3
Selva incendiada	Varios días	7 años	22
Selva secundaria de agricultura RTQ (<i>Cultivos</i>)	4 parcelas < 3 años 1 parcela 5 años	4 parcelas 18 años 1 parcela 14 años	5
Selva secundaria de potreros (<i>Potreros</i>)	1 parcela 2 años 1 parcela 4 años	1 parcela 18 años 1 parcela 12 años	2
Vegetación secundaria incendiada (<i>Veg. Sec. Incendiada</i>)	3- 8 años bajo uso agrícola, 4 años bajo sucesión, y quemado de nuevo en 1998	7 años	3
Ninguna (<i>Selva madura</i>)	-	-	56

Se analizaron tres aspectos en los diferentes tipos de bosque registrados: *la estructura* mediante la comparación de variables tales como área basal o número de tallos, *la composición florística* mediante un análisis de ordenación, y *la diversidad de especies arbóreas* mediante el cálculo de curvas de rarefacción, índices de diversidad, y valores de importancia relativa.

Para determinar las diferencias estructurales entre los diferentes tipos de bosque registrados, se compararon las siguientes variables cuantitativas en cada tipo de perturbación: área basal, altura del dosel (promedio del 20% de los árboles más altos), densidad de especies (número de especies por unidad de área), volumen de madera, y número de individuos por parcela. El volumen de madera o volumen del fuste se calculó mediante una serie de modelos que relacionan el DAP y altura del árbol y que fueron

ajustados para 16 grupos de especies arbóreas tropicales de Chiapas (SFF 1976). Las diferencias entre las medias de estas variables de cada tipo de perturbación fueron evaluadas mediante un análisis de varianza de una sola vía. También se realizó un análisis post-hoc de comparaciones apareadas para estimar los grupos homogéneos, usando para ello el criterio de Duncan.

Con el propósito de evaluar las diferencias en la composición florística entre los tipos de bosques, se realizó un análisis de ordenación, empleando la información de todas las parcelas de 500 m² (árboles con DAP \geq 10 cm) con o sin perturbación. Se excluyeron de este análisis a las especies no identificadas. Con datos de abundancia (número de individuos) se empleó el método de ordenación denominado escalamiento multidimensional no-métrico o NMDS (“Non-metric MultiDimensional Scaling”).

Adicionalmente se realizó un análisis indirecto de gradientes. Se evaluó la relación entre un grupo de variables ambientales y los datos de la ordenación. Las variables ambientales evaluadas fueron intensidad de la perturbación, la edad del bosque secundario, elevación, y altura del dosel. La intensidad de la perturbación se utilizó como una variable ordinal cuyos niveles se definieron en base a las características del evento que dio lugar al bosque secundario. Los criterios empleados son mostrados en la Tabla 6.2. Se calculó la correlación y la dirección de cambio más rápido (o la posición de los centroides) de las variables ambientales respecto a los datos de la ordenación. En esta etapa se descartó el grupo correspondiente a plantaciones abandonadas de cacao, ya que la presencia de un número alto de plantas introducidas creó un patrón atípico en la composición florística.

Se agruparon a las parcelas en base a similitud florística, tipo de perturbación y altura del dosel de las selvas maduras, para evaluar la diversidad (o dominancia) y riqueza de especies entre los grupos formados. Se calculó el índice de diversidad de Simpon (D), los valores de importancia relativa (VIR) y las curvas de rarefacción basada en muestras y reescalada al número de individuos (Gotelli y Colwell 2001). El VIR se calculó como el promedio del área basal relativa, la abundancia relativa y la frecuencia relativa. El área basal relativa se definió como el área basal de cada especie dividida entre el área basal total. La abundancia (número de individuos de una determinada especie) y frecuencia (número de parcelas en la que se encontró la especie en cuestión) relativas, se definieron de manera análoga al área basal relativa.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con los programas *R* (R Development Core Team 2008) y *Statistica*© 7.0. El análisis de ordenación se realizó con el paquete *Vegan* (Oksanen et al. 2008), y la estimación de los índices de diversidad y las curvas de rarefacción con el software *EstimateS* (Colwell 2006).

Tabla 6.2. Perturbaciones ordenadas de acuerdo a su intensidad

Nivel	Descripción	Tipo de perturbación
Ninguna	Sin evidencia de perturbación antropogénica	Ninguna (bosque maduro), claros naturales
Baja	Remoción selectiva de árboles del dosel	Extracción selectiva de madera
Intermedia	Remoción de todos los árboles del sotobosque y algunos árboles del dosel. Capacidad moderada de reproducción por rebrotes.	Incendios forestales
Alta	Remoción total del dosel y del sotobosque. Baja capacidad de reproducción por rebrote. Alteración moderada de la estructura del suelo y del banco de semillas.	Agricultura de roza, tumba y quema (RTQ); pastoreo ≤ 4 años.
Muy alta	Dos o más eventos de perturbación.	Agricultura RTQ + incendios forestales

Modelo para estimar biomasa

Se emplearon dos imágenes SPOT-5 HRV multiespectrales con una resolución de 10 m (en la sección 6.1 se presentan mayores detalles sobre las imágenes), a las cuales se les aplicó un proceso de corrección atmosférica basado en el método DOS (“Dark Object Substraction”)(Chavez 1996).

Con el apoyo de un software de SIG (Sistema de Información Geográfico), para cada centro de las parcelas medidas (ver sección 6.2), se generó un círculo de 25 m de radio. El área de este círculo se empleó para extraer los valores de los píxeles correspondientes a cada parcela. Se empleó un radio mayor al de las parcelas, para compensar por los errores en la posición geográfica tomadas con GPS, los cuales fueron aproximadamente 6 m para la mayoría de las parcelas.

A partir de las bandas espectrales corregidas por efectos atmosféricos, se derivaron índices de vegetación espectral (SR, NDVI, SAVI y GEMI), los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) y siete estimadores de textura de primer y de segundo orden. Las definiciones de estas variables, así como el proceso de cálculo de la biomasa de cada parcela se encuentran descritos detalladamente en el Anexo 4.

Se realizó un análisis de correlación lineal para seleccionar el subconjunto de variables mejor relacionadas con la biomasa. Posteriormente se realizó un análisis de regresión lineal para seleccionar las variables que estimaban a la biomasa de las

parcelas con el mínimo error. Los criterios que se emplearon para seleccionar a las variables que participarían en el modelo fueron: que presentaran un alto porcentaje de variación explicada (R^2), alta significancia estadística de los coeficientes de la regresión, un factor de inflación de varianza bajo para minimizar multicolinealidad, y que existiera normalidad en los residuales estandarizados.

Para evaluar el error del modelo se empleó un método de validación cruzada. El método consistió en eliminar una observación del conjunto de datos, ajustar el modelo con las observaciones restantes, y calcular la diferencia entre el estimado y el observado. Este proceso se repitió para todas las observaciones. A partir de estas diferencias, se calculó el error cuadrático medio (RMSE por sus siglas en inglés).

Cambio en la cobertura del suelo, modelo de escenarios y estimación de emisiones de CO₂.

La reconstrucción histórica de los cambios en la cobertura del suelo fue realizada con el apoyo de dos imágenes de satélite Landsat TM, tomadas en las fechas 14 abril de 1986 y 12 abril de 1997. La cobertura del suelo en 2005 fue representada por el mapa de los tipos de vegetación descrito en la sección anterior.

Las dos imágenes de Landsat se clasificaron de manera independiente, empleando un método paramétrico de clasificación supervisada (máxima verosimilitud). Los sitios de entrenamiento empleados para la clasificación de las imágenes históricas fueron tomados de fotografías aéreas de 1990 en escala 1:20,000, disponibles para la zona por parte del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), y de la información de campo recabada durante el año 2005. Un subconjunto de sitios no empleados en la clasificación fue utilizado para la estimación de la exactitud total de la clasificación (Congalton 1991). Las clases empleadas en la clasificación de las imágenes se presentan en la Tabla 6.3.

La presencia de bruma en la imagen de 1997 e insuficiente información de campo histórica (solo se contó con una lista georeferenciada de 10 observaciones de bosque secundario de tomados a la orilla de un camino del año 1997), dificultó la separación precisa de los bosques secundarios mayores de 10 m de la selva primaria. Por lo que se trabajó con una sola clase que agrupaba a los dos tipos de bosque.

Tabla 6.3. Tipos de cobertura del suelo y su descripción empleadas en la clasificación supervisada de las imágenes de satélite.

Identificador	Cobertura	Descripción
1	Vegetación arbórea	Se refiere al bosque tropical lluvioso maduro de diferentes alturas (selva alta, media y baja). Incluye también a la vegetación secundaria arbórea con alturas > 5 m.
2	Jimbal/tular/bosque ripario	Incluye los tipos de vegetación asociado a cuerpos de agua, tales como jimbal, tular y popal, además del bosque ripario. Este último se consideró conveniente agregarlo a esta clase, ya que mostró un patrón de distribución espacial similar, debido a que prosperan en las inmediaciones de los escurrimientos.
3	Vegetación secundaria	Se refiere a la vegetación que se establece después de haber removido la cobertura arbórea original, cuya altura y composición varía en función del tiempo transcurrido desde la perturbación. Esta clase solo incluye la vegetación secundaria herbácea y arbustiva.
4	Potreros & cultivos	Los potreros se refieren a las áreas de pastura del ganado bovino, generalmente dominadas por gramíneas inducidas o cultivadas. Dependiendo del nivel de manejo, estas coberturas presentan diferentes abundancias de hierbas y arbustos propios de la sucesión secundaria. Los cultivos se refieren a las zonas de agricultura del temporal
5	Asentamientos humanos	Zonas habitacionales
6	Cuerpos de agua	Cuerpos y corrientes de agua permanentes. Incluye también cuerpos de agua intermitentes.

Otro de los intereses iniciales fue analizar la dinámica de los potreros y los cultivos agrícolas por separado; sin embargo el resultado de las clasificaciones indicó una alta confusión espectral entre las firmas de estas dos coberturas, finalmente se decidió agruparlas en una sola clase. Una situación similar se presentó con los asentamientos humanos; los asentamientos rurales al comienzo de período de análisis, presentaron una baja densidad de viviendas y generalmente con amplio traspatios, por lo que, los métodos de clasificación automatizada, tendían a confundirlos con bosque secundario o con una cobertura agropecuaria; solo las áreas de alta densidad habitacional fueron identificadas como tal.

Una vez clasificadas las imágenes, se calcularon las tasas de deforestación anual (TDA), para ello se empleó la ecuación propuesta por FAO (1996):

$$\begin{aligned}
 TDA &= 1 - [1 - ((A_1 - A_2) / A_1)]^{1/n} \\
 &= 1 - (A_2 / A_1)^{1/n}
 \end{aligned}$$

$$= [1 - (A_2 / A_1)^{1/n}] \cdot 100$$

donde: A_1 = área al inicio del periodo;

A_2 = área al final del periodo;

n = número de años del periodo.

La elaboración de escenarios de cambio se realizó estimando en primer lugar la *cantidad de cambio*, y posteriormente su respectiva *distribución espacial*. La estimación de la cantidad del cambio de cada tipo de cobertura se realizó empleando el enfoque de cadenas de Markov (López et al. 2001), en el sistema de información geográfica IDRISI versión Andes (Eastman 2006). Las imágenes clasificadas de las tres fechas se utilizaron para la calibración del modelo markoviano. El resultado de esta etapa fueron las matrices de probabilidades de transición entre estados (coberturas del suelo).

Los *asentamientos humanos* y los *cuerpos de agua* no fueron tomados en cuenta en el análisis de cambios. En la construcción de escenarios prospectivos, solo se emplearon tres clases de cobertura: *Vegetación arbórea, Jimbal / tular / bosque ripario* y *vegetación agropecuaria*. Las coberturas de *vegetación secundaria* y los *potreros/ cultivos* se unieron en la *vegetación agropecuaria*, ya que los cambios del uso del suelo entre *vegetación secundaria*, *pastizales*, y *cultivos* son frecuentes, y no distinguen fácilmente.

La estimación de la distribución espacial del cambio se realizó bajo un enfoque de toma de decisiones multicriterio y multiobjetivo (Schneider y Pontius 2001). El resultado de la evaluación multicriterio (EMC) son los mapas de aptitud (“suitability maps”) para cada tipo de cobertura. La evaluación multiobjetivo (EMO) integra los mapas de aptitud de las diferentes coberturas, basado en las probabilidades de transición. Por último, un *autómata celular* asegura la contigüidad espacial en la estimación espacial de la deforestación. Todo el procesamiento se realizó con el software IDRISI versión Andes (Eastman 2006). En la Tabla 6.4 se esquematiza el proceso completo.

Las variables auxiliares para modelar los cambios que se emplearon fueron *distancias a áreas previamente transformadas, distancia a caminos, distancia a cuerpos de agua, distancia a poblados, densidad poblacional, y pendientes del terreno* (en la

tabla 6.5 se describen las fuentes correspondientes). La *distancia a cuerpos de agua* se empleó solamente en el mapa de aptitud de la clase *Jimbal/tular/bosque ripario*.

Tabla 6.4. Esquema de producto y flujo de procesos para el modelado del cambio de la cobertura del suelo, tomado de Pagelow y Camacho-Olmedo (2005).

Objetivo	Insumo	Proceso	Resultado
Mapas de aptitud de la cobertura del suelo	Cobertura del suelo y criterios relevantes: restricciones y factores ponderados	→ Evaluación multicriterio con elección de nivel de riesgos y compromisos	→ a) Conjunto de mapas de localidades adecuadas para cada tipo de cobertura
Probabilidades de transición	Cobertura del suelo en el tiempo t_0 y t_1	→ Análisis de Cadenas de Markov	→ b) Matriz de transiciones: probabilidades y cantidad de pixeles que probablemente cambiarían en el tiempo t_2 ; Mapas de probabilidad de coberturas del suelo en el tiempo t_2
Asignación espacial de las probabilidades de las coberturas del suelo modeladas	Cobertura del suelo en t_0 y t_1 Resultados a) y b)	→ Integración de las matrices de Markov, EMC, EMO y el Autómata Celular	→ Mapa de cobertura del suelo modelada para el tiempo t_2

Con objeto de determinar el tipo de relación existente entre las variables auxiliares (variables independientes) y los cambios en la cobertura del suelo (variable dependiente), se graficó el porcentaje de deforestación ocurrido en intervalos preestablecidos de las variables independientes, por ejemplo para la *distancia a caminos*, de todos los pixeles de bosque que se encontraron en una distancia de 0 a 500 m de un camino, se graficó el porcentaje de los que cambiaron de cobertura. Esto permitió definir visualmente el grado y la forma de la relación entre el cambio en la cobertura y las variables independientes, así como el punto crítico en el que ocurrieron la mayor parte de los cambios. El tipo de relación existente fue empleado en la definición funcional de los factores del análisis multicriterio. En base al análisis de las variables mejor correlacionadas con el cambio de uso de suelo, se elaboraron mapas de aptitud o mapas de áreas de probabilidad de permanencia.

Tabla 6.5. Variables empleadas en la modelación y fuentes de los datos

Variab les	Fuente original
Caminos	Fotointerpretación de las imágenes de satélite de los períodos analizados.
Áreas agropecuarias	Obtenidas de las clasificaciones supervisadas de las imágenes de satélite
Pendientes del terreno	Derivadas de un modelo digital de elevaciones en escala 1:50,000 (INEGI)
Densidad poblacional	Derivado de los censos de población y vivienda de 1990 y 2000 (INEGI)
Ríos y cuerpos de agua	Obtenida de la cartografía INEGI 1:50,000 e imágenes de satélite.
Poblados	Fotointerpretación de imagen de satélite SPOT 2005 y afinación de la georeferencia de los poblados reportados en los censos de población y vivienda de 1990 y 2000

Para la evaluación de la bondad de ajuste de los mapas de aptitud, se empleó la técnica ROC (“relative operating characteristic”). ROC es una técnica cuantitativa que permite validar los modelos probabilísticos de cambio de cobertura del suelo, tal como aquellos derivados de un análisis logístico (Pontius y Scheiner 2001). En el caso de la evaluación multicriterio, el mapa de aptitud representa el mapa de probabilidades. Un valor de ROC cercano a uno indica una alta similitud entre el mapa de aptitud (creado mediante las variables auxiliares o independientes) y el mapa de la cobertura actual. Un valor cercano a 0.5 indica escasa relación entre las variables independientes y la cobertura del suelo de interés. Una vez definido el mapa de aptitud con mayor bondad de ajuste, se generaron escenarios de cambio de uso del suelo a 10 años. La cantidad de cambio entre cada tipo de cobertura se estimó en base a las tendencias de observadas en los tres períodos 1986-1997, 1997-2005 y 1986-2005.

Para estimar las emisiones de CO₂ se aplicaron los modelos de cambio de cobertura y el modelo de biomasa, a toda la subregión de Marqués de Comillas. El resultado del modelo de biomasa es una imagen, en donde el valor de cada pixel representa una cantidad biomasa. El cálculo de la biomasa se realizó únicamente con los pixeles que representaron cobertura arbórea, por lo que fue necesario delimitar en primer lugar las zonas de bosque. Esto último se efectuó mediante una clasificación no supervisada de la imagen de 2005. La sobreposición espacial de los resultados del modelo de biomasa y los escenarios de cambios en la cobertura, proporcionó el estimador de la cantidad de biomasa que estaría en riesgo por el cambio de uso de suelo en el período especificado.

La cantidad de emisiones de CO₂ correspondiente se calculó bajo los siguientes supuestos: a) Los pixeles con bosque que se deforestarían se transformarían a pastizales; b) como resultado del supuesto anterior, la cantidad de biomasa que se perdería sería la diferencia entre la biomasa aérea de los bosques y la biomasa aérea de los pastizales; y c) los valores de biomasa aérea de pastizales se asumieron iguales a los reportados por de Jong et al. (2000).

RESULTADOS

La cobertura del suelo y los tipos de vegetación.

En el análisis de fotointerpretación de las imágenes de satélite SPOT5 del año 2005, el área total del territorio de Marqués de Comillas fue aproximadamente 204,440 hectáreas, de las cuales el 97% presentó algún tipo de cobertura vegetal, y el 3% restante no presentó aparentemente ninguno (Tabla 7.1). Una extensión considerable del 45.2% todavía cuenta con **vegetación natural y seminatural**, principalmente arbórea. Las Figuras 7.1 y 7.2 muestran mapas de la distribución de los diferentes tipos de vegetación en la región de Marqués de Comilla. El Anexo 1 contiene una descripción de las características de cada tipo de vegetación, con algunos de los nombres de las especies encontradas en este estudio. Debido a la variación en las características edáficas de la región, se presentan bosques de diferentes dimensiones. En los suelos más someros y de escasa fertilidad se localizaron los bosques de menor tamaño. Esta variación es frecuentemente de naturaleza continua, lo que dificulta la delimitación cartográfica de los tipos de vegetación.

Las **selva mediana subperennifolia y subcaducifolia** son los grupos de vegetación arbórea más ampliamente distribuidos en la región, ocupan actualmente una superficie de 42,738 ha, equivalente al 21% del área total. Las selvas medianas subcaducifolias ocupan una extensión sumamente inferior (173 ha) a las subperennifolias (42,565 ha), sin embargo debido a la fecha de las imágenes empleadas, es probable que se haya subestimado su distribución. Las imágenes fueron adquiridas durante el mes de enero, cuando la presencia de elementos caducifolios aún no era tan evidente.

Se pueden encontrar aún varios fragmentos continuos de **selvas altas perennifolias o subperennifolia**, los de mayor tamaño se encuentran en la porción central y hacia el oeste de la región. Las selvas altas perennifolias abarcan una extensión de 8,047 ha, mientras que las subperennifolias tienen una distribución mas amplia, 16,687 ha, mas del doble que las primeras. En total ocupan el 12% del área de la región.

La **vegetación manejada** por su parte es el tipo de cobertura predominante en la región, ocupando el 52.1% del área total. La Figura 7.2 incluye la distribución de la vegetación manejada. Las áreas sin cobertura vegetal aparente solo representan el 2.7%.

Tabla 7.1. Superficies por tipo de cobertura del suelo en Marqués de Comillas, de acuerdo a la fotointerpretación de imágenes SPOT5 del año 2005

Cobertura del suelo	Area (ha)	Area (%)
<i>Vegetación natural y seminatural</i>		
Selva mediana subperennifolia	42,565	20.8
Selva alta subperennifolia	16,687	8.2
Bosque secundario	16,544	8.1
Selva alta perennifolia	8,047	3.9
Bosque ripario	3,054	1.5
Selva baja subperennifolia	1,888	0.9
Jimbal	1,761	0.9
Sabana	819	0.4
Tular	480	0.2
Popal	327	0.2
Selva mediana subcaducifolia	173	0.1
Subtotal	92,344	45.2
<i>Vegetación manejada</i>		
Pastizales	56,339	27.6
Vegetación secundaria arbustiva	25,904	12.7
Cultivos anuales	24,324	11.9
Subtotal	106,568	52.1
<i>Sin cobertura vegetal</i>		
Corriente perenne	2,784	1.4
Asentamientos humanos	1,954	1.0
Sin vegetación aparente	450	0.2
Cuerpos de agua intermitentes	340	0.2
Subtotal	5,528	2.7
TOTAL	204,440	100.0

Las amplias extensiones de **pastizales** o potreros se refieren a las áreas de pastura del ganado bovino, generalmente con pastos cultivados (por ejemplo gramíneas del género *Bracharia*, denominado pasto toledo). Frecuentemente en esta región se practica la ganadería extensiva, con pocos insumos, por lo que es común la presencia de pastizales con escaso manejo, que muestran una abundancia de especies herbáceas propias de los primeros estadios de la sucesión secundaria. Los pastizales representan el tipo de cobertura del suelo más frecuente en la región, ocupando el 27.6% del área total.

La vegetación secundaria arbustiva representa estadios sucesionales tempranos. Generalmente estas áreas son zonas agrícolas en donde se ha permitido la sucesión vegetal con el objeto de recuperar la fertilidad de los suelos, para poder ser usados posteriormente para la agricultura. Dentro de este concepto también se

encontraron muchos potreros con escaso manejo. Ocupan aproximadamente el 21%, una porción muy importante del territorio.

En campo se pudieron identificar dos tipos de **cultivos anuales**, los permanentes que generalmente se encuentran ubicadas en sobre las terrazas aluviales aledañas a los ríos que rodean la región, y los no permanentes, ubicados al interior del territorio. Ambos tipos ocupan en total un 11.9%. En las terrazas aluviales, los suelos son fértiles, por lo que han sido destinados a la producción agrícola permanente con fines comerciales y de autoconsumo. Las áreas agrícolas no permanentes se pueden encontrar en los suelos de menor fertilidad, por lo que después de un unos ciclos de cosecha, estas áreas son abandonadas temporalmente permitiendo que se recuperen.

La superficie sin vegetación está constituida por tres tipos de coberturas del suelo: cuerpos de agua, asentamientos humanos, y áreas sin vegetación aparente. Los cuerpos de agua representados cartográficamente son de dos tipos: Los **cuerpos de agua permanentes** están constituidos por las corrientes de agua de los Ríos Usumacinta y Lacantún (véase el mapa en la Figura 7.3), los cuales sumados abarcan un 3.3% (2,784 hectáreas). Los **cuerpos de agua intermitentes** desaparecen o disminuyen considerablemente su extensión durante los meses de secas. Destacan dos grandes cuerpos de agua intermitentes, ubicado uno al norte de Pico de Oro y otro al norte de la región; ambos suman una extensión aproximada del 0.2% (320 hectáreas). Durante la corta temporada de secas, esta cobertura cede su lugar a un tipo de vegetación herbácea, por lo que en estricto sentido no son áreas carentes de vegetación.

Existen 44 **asentamientos humanos** que ocupan un 1% del territorio (1,953 hectáreas), todos ellos comunicados actualmente por carreteras pavimentadas o de terracería. Son dos los que ocupan las extensiones más grandes y que fungen también como cabeceras municipales. Benemérito de las Américas está ubicado en la parte norte y Zamora Pico de Oro en la parte central de la región.

Las áreas **sin vegetación aparente** ocupan el 0.2% (450 hectáreas), este tipo de cobertura se refiere a las playas formadas a la orilla de los Ríos Lacantún y Usumacinta. Aunque también se identificaron bancos de material, estos no alcanzaron a ser representados cartográficamente, debido la unidad mínima de mapeo empleada (una hectárea).

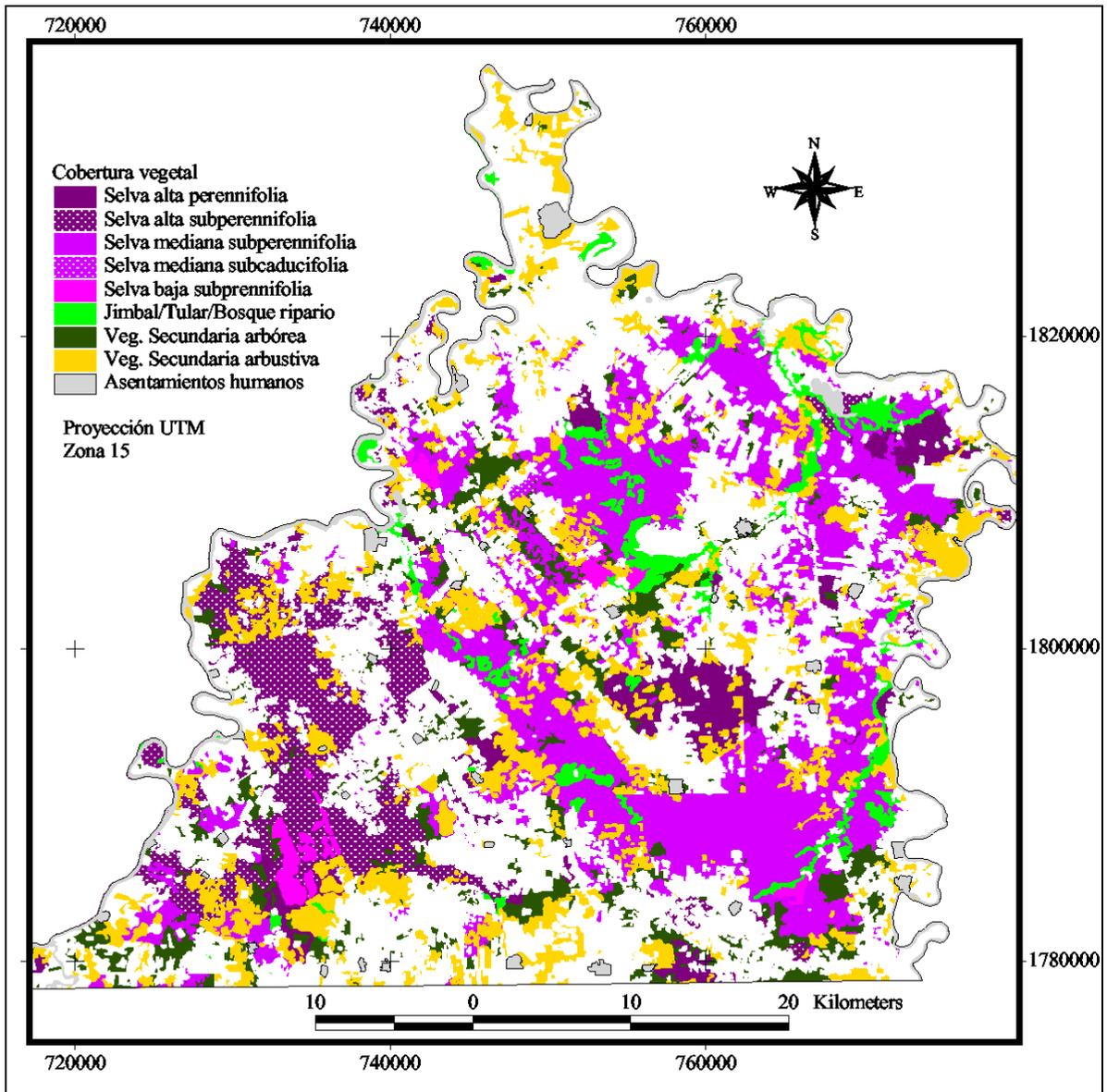


Figura 7.1. Tipos de vegetación arbórea en Marqués de Comillas.

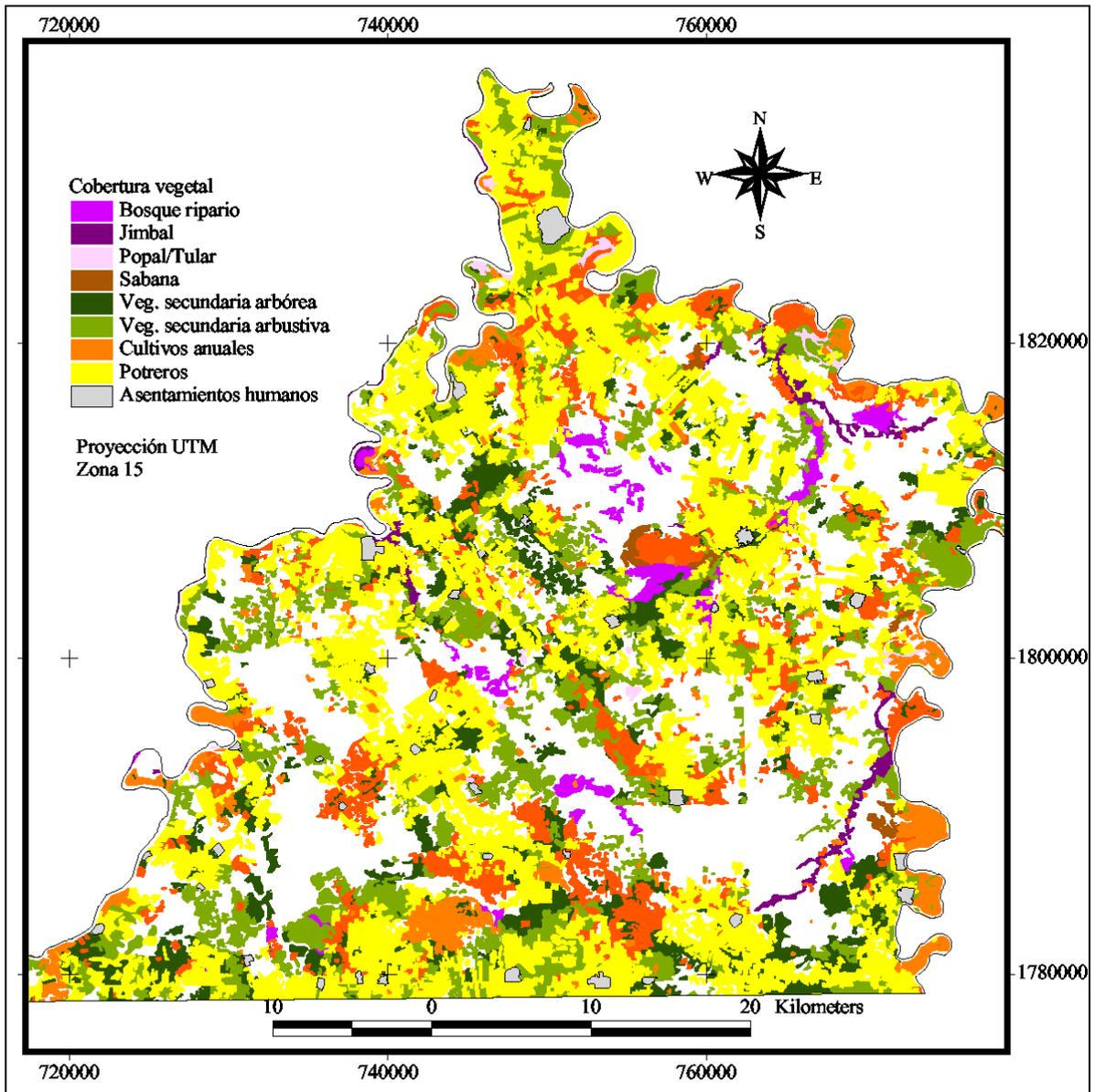


Figura 7.2. Distribución de la vegetación asociada a cuerpos de agua y vegetación manejada.

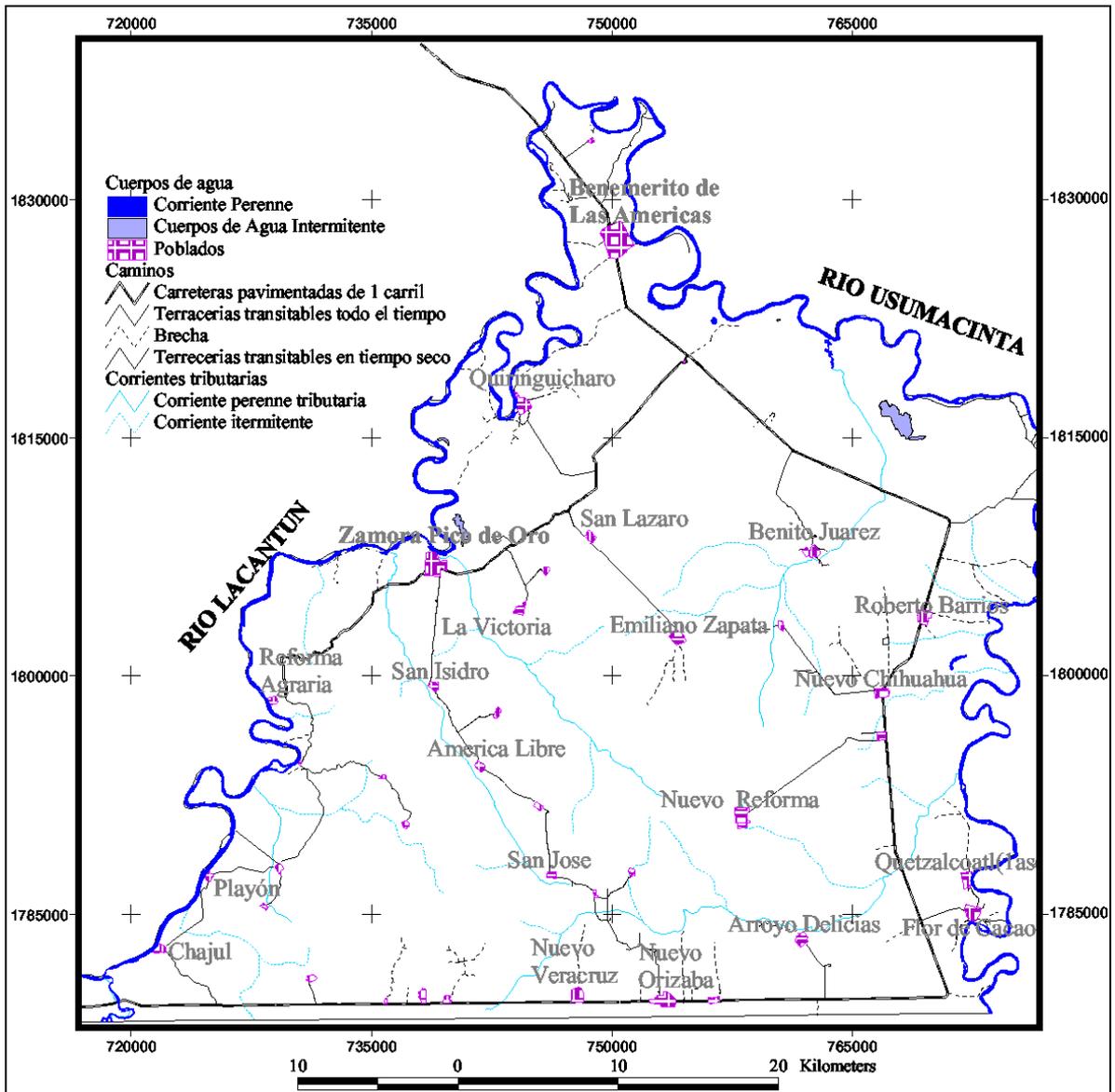


Figura 7.3. Poblados, caminos, y cuerpos de agua en Marqués de Comillas.

Estructura, diversidad y composición de especies leñosas.

Composición florística

En el inventario en las 93 parcelas de 0.1 hectáreas cada una, se registró un total de 267 especies leñosas plenamente identificadas, 29 identificadas solo a nivel de género y 25 únicamente como morfoespecies (no se pudieron identificar a nivel de familia). Esto incluyó individuos medidos e individuos contados en todas las subparcelas. Las familias más abundantes en términos del número de especies fueron: Leguminosae (37 especies), Rubiaceae (31), Arecaceae (13), Moraceae (13), Euphorbiaceae (12), Lauraceae (10) y Melastomataceae (10). Una colecta identificada en el género *Agonandra* (Opiliaceae) podría ser una nueva especie para la ciencia (Esteban Martínez, MEXU, comunicación personal 2008). En el Anexo 2 se presenta la lista completa de las especies identificadas con su autor y familia, y se mencionan también los géneros de las colectas para las cuales no se pudo determinar la especie.

De las 267 especies identificadas, 200 correspondieron a árboles (54 del estrato alto, 90 del medio, y 56 del estrato bajo), 51 a arbustos, tres especies a lianas, y 13 especies a palmas (dos generalmente presentes en el estrato alto y 11 al estrato bajo). El número de especies varió de acuerdo al tamaño del área muestreada. En las subparcelas de 100 m², en donde el DAP mínimo registrado fue de 5 cm, se midieron 1,080 individuos de 160 especies en 40 familias. La familia con mayor número de especies registradas es la Leguminosae. Las especies con mayor número de individuos en estas subparcelas fueron *Trichospermum mexicanum* (70 individuos), *Dialium guianense* (61), *Brosimum alicastrum* (59) y *Guarea glabra* (53). Hubo 52 especies con un solo individuo. En las parcelas de 500 m² (DAP ≥ 10 cm) se midieron 2,098 árboles de 160 especies en 46 familias. Con relación a las parcelas de 1,000 m² con un DAP mínimo de 20 cm, hubo 1,755 árboles de 123 especies en 39 familias.

La estructura de los tipos de bosque

Con fines de facilitar la presentación de resultados, se emplearon palabras clave para caracterizar a los bosques secundarios de acuerdo a la perturbación que les dio origen, en la tabla 6.2 (sección de métodos) se presenta la descripción de cada perturbación y su respectiva identificación.

La Tabla 7.2 y la Figura 7.4 muestran los patrones de distribución y los valores de tendencia central de las variables analizadas por tipo de perturbación. Se observa que en general el área basal, la altura del dosel, la densidad de especies, y el volumen (del tronco hasta la punta) son en promedio mayores en la *selva madura* que en cualquiera de los tipos de perturbaciones registrados. El área basal y la densidad de especies fueron más del doble en la *selva madura* en comparación con los *potreros* abandonados, y el volumen fue más de cinco veces mayor en la *selva madura* que en los bosques secundarios provenientes de *vegetación secundaria incendiada*. El número de tallos o fustes, por otra parte, fue similar en la mayoría de las parcelas, excepto en la *selva incendiada*, en este grupo de perturbaciones se presentó un número promedio ligeramente menor al resto.

Tabla 7.2. Estadísticos básicos de las variables de la estructura, por tipo de perturbación.

	Perturbación	n	Media	mínimo	máximo	desviación estándar	error estándar
Área basal (m ² /ha)	Selva madura	56	26.1	12.3	49.5	6.9	0.9
	Madera	2	22.7	19.9	25.5	4.0	2.8
	Cacao	3	22.7	20.5	24.2	1.9	1.1
	Selva incendiada	22	15.2	6.1	26.2	4.3	0.9
	Cultivos	5	22.8	14.6	28.1	5.0	2.3
	Potreros	2	10.0	8.9	11.1	1.5	1.1
	Veg. sec. incendiada	3	10.1	3.2	20.2	8.9	5.1
Altura del dosel (m)	Selva madura	56	22.8	13.4	33.4	4.8	0.6
	Madera	2	17.2	16.3	18.1	1.3	0.9
	Cacao	3	19.9	17.9	21.9	2.0	1.2
	Selva incendiada	22	15.4	12.1	19.8	2.6	0.6
	Cultivos	5	20.0	14.8	25.7	5.1	2.3
	Potreros	2	13.5	10.2	16.8	4.7	3.3
	Veg. sec. Incendiada	3	9.7	8.4	11.0	1.3	0.8
Densidad de	Selva madura	56	12.7	8	20	2.9	0.4
	Madera	2	12.0	11	13	1.4	1.0
	Cacao	3	10.0	5	15	5.0	2.9

	Perturbación	n	Media	mínimo	máximo	desviación estándar	error estándar
Especies (Número por 500 m ²)	Selva incendiada	22	12.5	5	19	3.4	0.7
	Cultivos	5	9.0	7	11	1.9	0.8
	Potreros	2	6.0	5	7	1.4	1.0
	Veg. sec. Incendiada	3	8.0	6	11	2.6	1.5
Volumen total del tronco hasta la punta (m ³ /ha)	Selva madura	56	297.9	110.0	635.8	124.7	16.7
	Madera	2	203.2	170.7	235.8	46.1	32.6
	Cacao	3	211.1	187.6	225.5	20.5	11.8
	Selva incendiada	22	118.2	35.5	258.6	43.9	9.4
	Cultivos	5	203.2	115.8	283.4	81.0	36.2
	Potreros	2	64.9	45.4	84.4	27.6	19.5
	Veg. sec. Incendiada	3	53.2	16.0	115.3	54.1	31.3
	Selva madura	56	23.1	14	36	4.7	0.6
	Madera	2	24.5	22	27	3.5	2.5
	Cacao	3	23.0	19	28	4.6	2.6
Número de tallos	Selva incendiada	22	20.7	8	29	5.5	1.2
	Cultivos	5	25.0	21	33	4.7	2.1
	Potrero	2	25.0	25	25	0.0	0.0
	Veg. sec. Incendiada	3	19.3	7	36	15.0	8.6

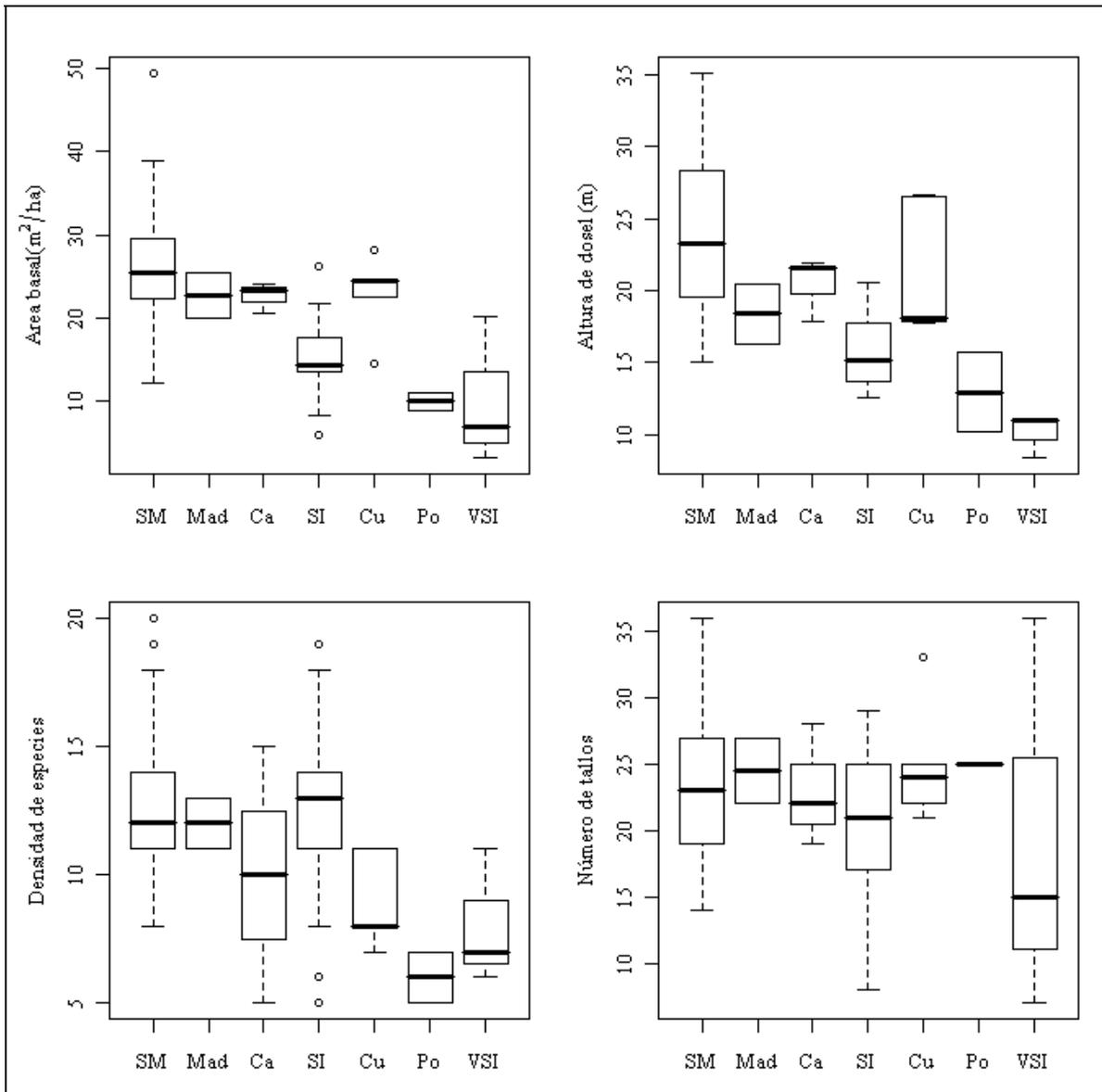


Figura 7.4. Gráfico de cajas de área basal, altura del dosel, densidad de especies y número de tallos por tipo de perturbación. SM=selva maduro, Mad=Madera, Ca=Cacao, SI=Selva incendiada, Cu=Cultivos, Po=Potreros, VSI= Vegetación secundaria incendiada.

Tabla 7.3. Resultados del ANOVA y análisis post-hoc.

Variable	R ²	F	p		Grupos homogéneos			
					1	2	3	4
Área basal (m ² /ha)	0.449	11.71	<0.001	Selva madura		b		
				Madera	a	b		
				Cacao	a	b		
				Selva incendiada	a		c	
				Cultivos	a	b		
				Potreros			c	
				Veg. Sec. Incendiada			c	
Altura del dosel* (m)	0.496	14.14	<0.001	Selva madura		b		
				Madera	a	b	c	
				Cacao	a	b		
				Selva incendiada	a		c	
				Cultivos	a	b		
				Potreros			c	d
				Veg. Sec. incendiada				d
Densidad de Especies (# spp/500 m ²)	0.2	3.76	0.002	Selva madura	a			
				Madera	a			
				Cacao	a	b		
				Selva incendiada	a			
				Cultivos	a	b		
				Potreros		b		
				Veg. Sec. incendiada	a	b		
Volumen total del fuste* (m ³ /ha)	0.55	15.6	<0.001	Selva madura		b		
				Madera	a	b		
				Cacao	a	b		
				Selva incendiada	a		c	
				Cultivos	a	b		
				Potreros			c	
				Veg. Sec. Incendiada			c	
Número de Tallos	0.06	1.02	0.417					

* A estas variables se les aplicó una transformación (raíz cuadrada) para homogeneizar varianzas.

Los resultados del análisis de varianza y su respectivo análisis post-hoc para las variables de la Tabla 7.2 y la Figura 7.4 se muestran en la Tabla 7.3. En relación al área basal, existieron diferencias significativas entre las medias de los tipos de perturbación.

De acuerdo al análisis post-hoc, existen tres grupos con valores similares. En el primer grupo se encuentran aquellos que muestran un área basal intermedia, y en el que se encuentran los bosques con extracción de madera (*madera*), las plantaciones abandonadas de cacao (*cacao*), los incendios forestales (*selva incendiada*) y las parcelas agrícolas abandonadas (*cultivos*). En el segundo grupo se encuentran los bosques que registraron las áreas basales más altas, tal como la *selva madura* y algunas perturbaciones que no afectaron radicalmente la estructura o que se han recuperado rápidamente, entre las que se encuentran algunas que también están también en el primer grupo. El tercer grupo corresponde a los bosques secundarios de menor área basal, incluyendo la *selva incendiada*, los *potreros* abandonados y la *vegetación secundaria incendiada*. El volumen de madera mostró un patrón idéntico al área basal. La altura del dosel mostró cuatro grupos homogéneos, los cuales presentaron un patrón similar al área basal, excepto que en el último grupo con las alturas más bajas solo lo integraron dos miembros, los *potreros* y la *vegetación secundaria incendiada*. La densidad de especies mostró también un patrón diferenciado. Las densidades más bajas se encontraron en las áreas que sufrieron las perturbaciones más intensas, esto es, *cacao*, *cultivos*, *potreros* y *vegetación secundaria incendiada*. Un caso especial lo representa la *selva incendiada*, la cual presentó las menores áreas basales y volumen, pero densidades de especies altas, similares a las *selvas maduras*.

Los valores de área basal, altura del dosel, y volumen del fuste en la *selva madura* presentaron un intervalo de valores muy amplio. Esta variación se debe a dos fuentes: Primero, dos parcelas se localizaron parcialmente sobre claros naturales, las cuales registraron valores considerablemente más bajos de las variables mencionadas. Segundo, en el campo se identificaron al menos dos tipos de selva: selva alta de 25 a 38 m de altura (del dosel), generalmente encontrados en suelos profundos no inundables, y selva mediana de 16 a 24 m que prospera en suelos superficiales y a veces pobremente drenados (Figura 7.5).

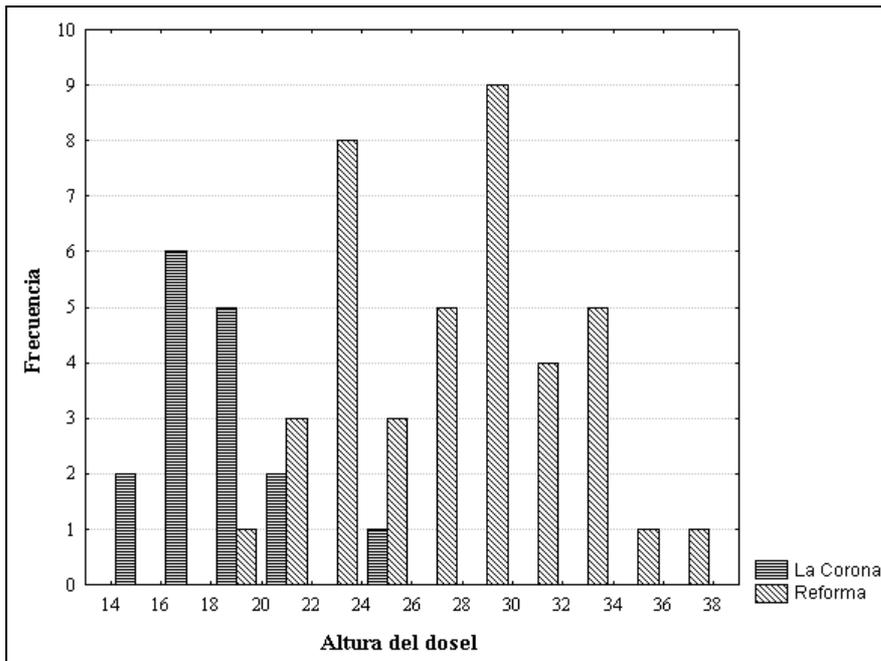


Figura 7.5. Histograma de las alturas del dosel.

La selva mediana fue la más afectada por los incendios forestales. Los incendios eliminaron en algunos casos casi todo el dosel, y en otros solo a la vegetación del sotobosque. De las 22 parcelas registradas con este tipo de perturbación, seis sufrieron daños severos y las 16 restantes tuvieron daños moderados. En las áreas con quemas severas, la mayoría de los individuos fueron eliminados, permaneciendo únicamente los árboles con las tallas más grandes. La estructura diamétrica discontinua con una ausencia de individuos en la categoría de 30-40 cm es un indicador de la severidad del daño (Figura 7.6).

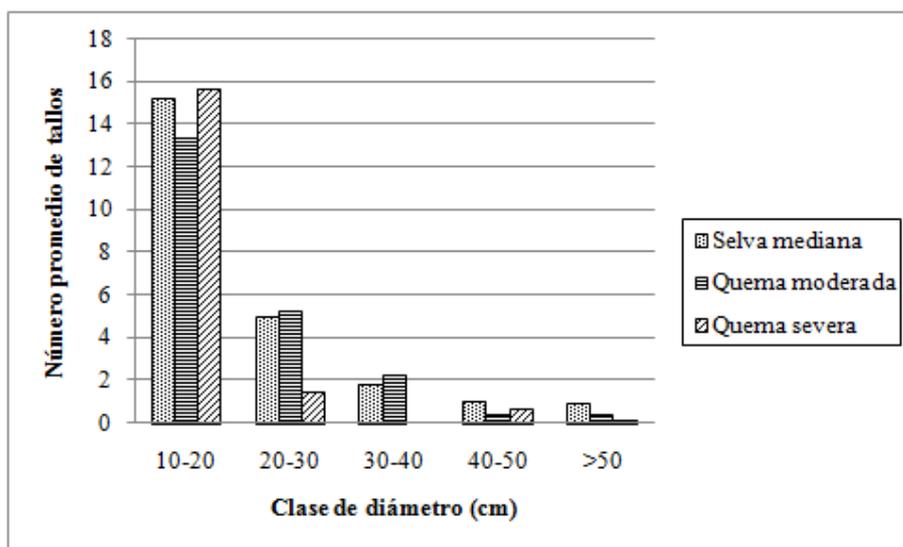


Figura 7.6. Distribución de diámetros de acuerdo al tipo a la intensidad del incendio forestal.

Análisis de ordenación

Para comparar la composición florística entre las 93 parcelas del estudio, se llevó a cabo un análisis de ordenación. Los resultados se muestran en la figura 7.7. Cada punto corresponde a una parcela. Una mayor cercanía entre las parcelas indica una mayor similitud florística entre ellas. Se destacan algunos patrones en la similitud de las composiciones florísticas. La composición de los bosques perturbados es completamente diferente a la de las parcelas con *selva madura*. Los bosques secundarios derivados de campos agrícolas y potreros abandonados muestran mayor similitud florística entre sí, en comparación con las parcelas con las demás perturbaciones, por lo que en la gráfica se aprecia la formación de un conglomerado.

También las plantaciones abandonadas de cacao son completamente diferentes en términos florísticos entre sí y del resto de las parcelas, aun después de 18 años de abandono, debido a la influencia de las densidades variables de las plantas de *Theobroma cacao* y de las especies arbóreas empleadas como sombra. Por el otro lado, la extracción selectiva de madera no afectó sensiblemente la composición florística. Las parcelas con este tipo de perturbación se ubican en posiciones similares a las de la *selva madura*.

Algunas parcelas de *selva incendiada* presentan una composición similar a la de *selva madura*. Las parcelas afectados por incendios forestales y las de *selva madura* forman dos grandes conglomerados de puntos; ambos muestran una variación en la estructura florística relativamente amplia, similar a la variación presentada también en los parámetros estructurales (área basal, altura del dosel y número de individuos).

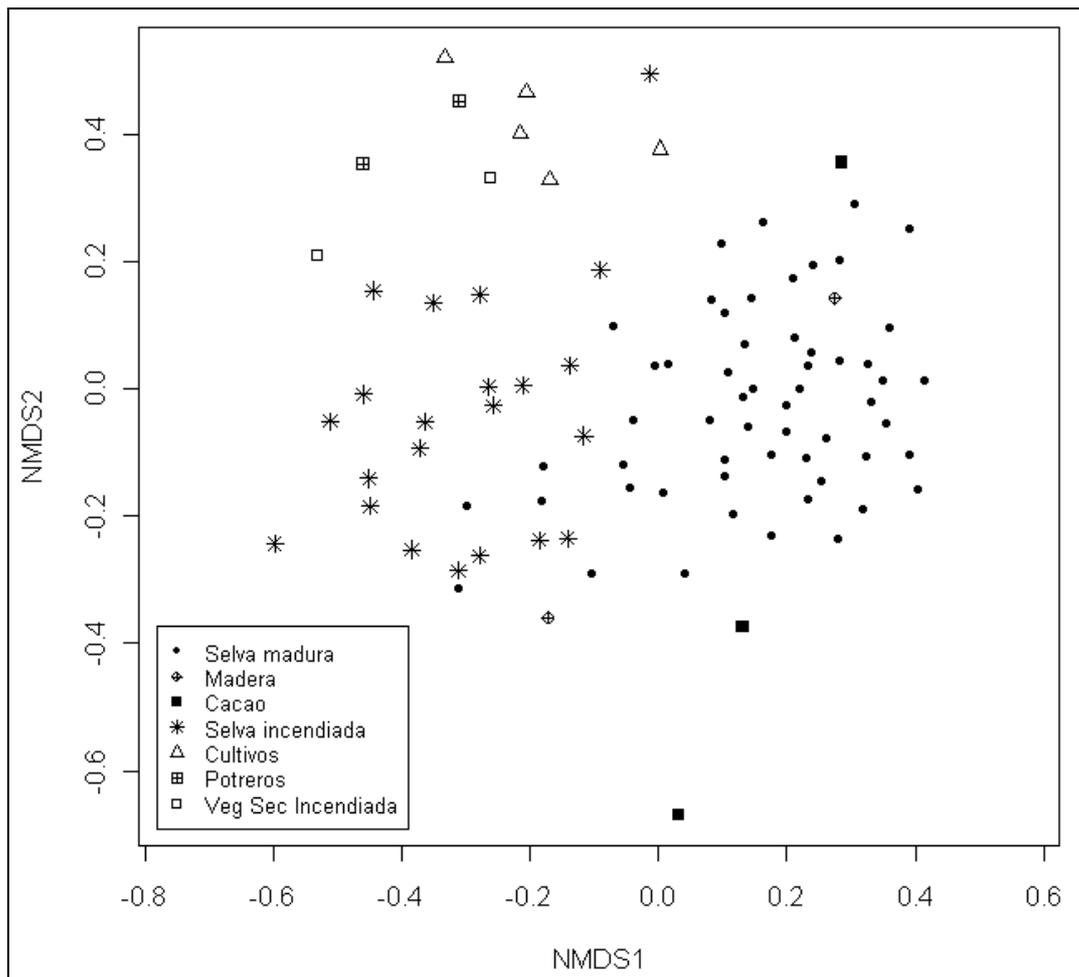


Figura 7.7. Gráfica de ordenación NMDS de la composición florística de las 93 parcelas de 500 m² (DAP ≥ 10 cm). *Stress* = 22%, disimilaridad = Bray-Curtis.

La gráfica 7.8 muestra la ordenación de las 34 parcelas con bosque perturbado. Además se despliegan también abreviaturas de los nombres de las especies más frecuentes. La posición del nombre de las especies en la gráfica indica el promedio ponderado de su abundancia en las parcelas. La correlación entre los datos de ordenación (posición de las parcelas) y cada una de las variables *edad del bosque secundario* (según los ejidatarios), *nivel de perturbación* (en cuatro clases), *altura del dosel* (en m) y *elevación* (en msnm) se muestra en la tabla 7.4. Sobre todas las variables *edad del bosque secundario* y *nivel de perturbación* se correlacionan significativamente con las posiciones de las parcelas, lo que significa que la edad e intensidad de la perturbación definen en gran medida la composición florística actual de los bosques secundarios. Las parcelas con mayor edad e intensidad de la perturbación se ubican a la derecha en la Figura 7.8. Las parcelas y especies asociadas a las perturbaciones

intermedias, los incendios forestales en este caso, ocupan la parte central del gráfico de ordenación.

Algunas especies asociadas con las perturbaciones más intensas y mayor tiempo de abandono son: *Zanthoxylum riedelianum* (Zantried en la Figura 7.8), *Lonchocarpus guatemalensis* (Loncguat) and *Cecropia obtusifolia* (Cecrobtu). Las especies que predominan en los niveles de perturbación intermedio (incendios forestales) son: *Acacia gentlei* (Acacgent), *Coccoloba belizensis* (Coccbeli), y *Apeiba tibourbou* (Apeitibo). Las especies encontradas en niveles de perturbación bajo incluyen: *Zuelania guidonia* (Zuelguid), *Calophyllum brasiliense* (Calobras) and *Pouteria durlandii* (Poutdurl). La lista completa de acrónimos empleados para abreviar los nombre de las especies se encuentra en el Anexo 3.

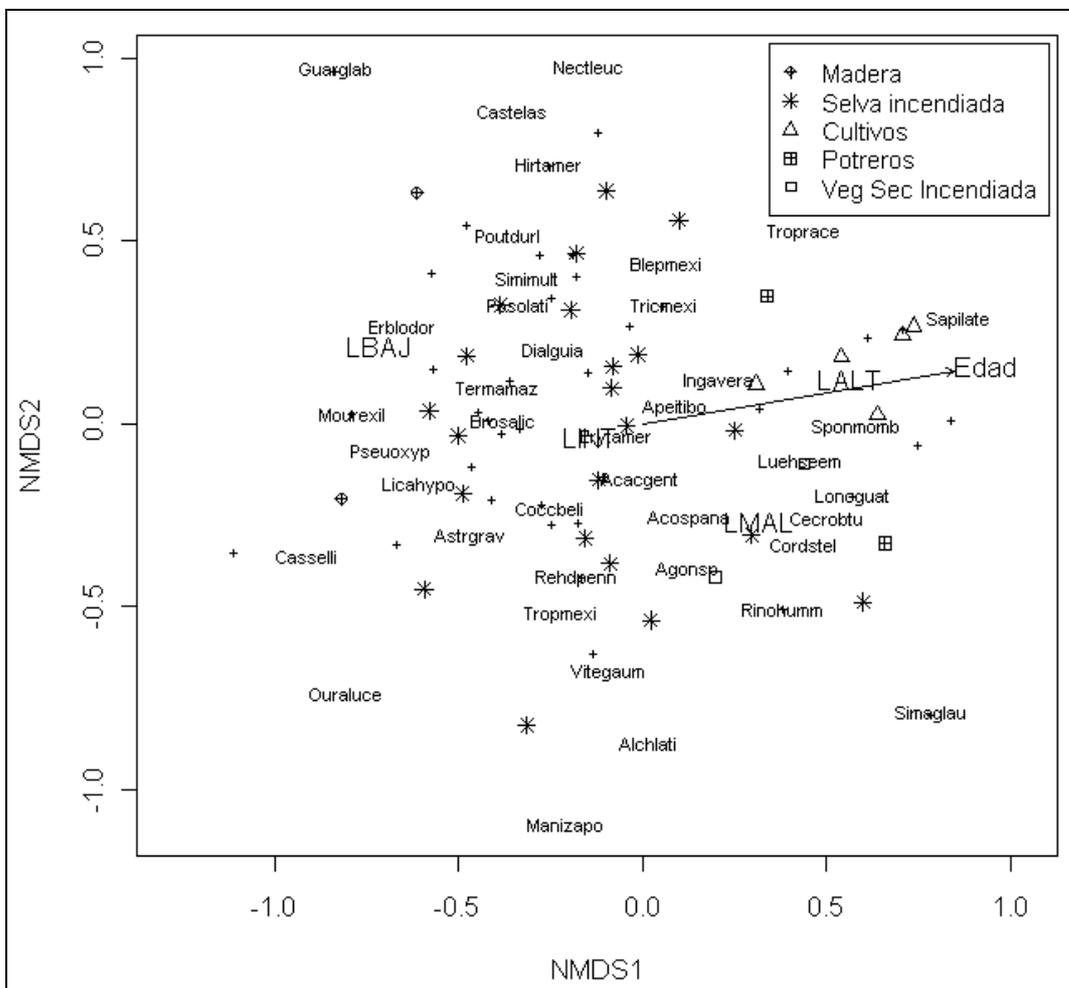


Figura 7.8. Gráfica de ordenación NMDS de la composición florística de 34 parcelas con bosque perturbado. Las letras mayúsculas de las abreviaturas para las especies indican los centroides de los niveles de perturbación, LBAJ=bajo, LINT=intermedio, LALT=alto y LMAL= muy alto. El vector señala la dirección de cambio más rápido en la edad del bosque. *Stress*=22.9, disimilaridad = Bray-Curtis.

Tabla 7.4. Coeficientes de correlación (al cuadrado) de Spearman entre la posición de la parcela (valor en el eje NMDS1 en la Figura 6.25) y cuatro variables.

Variable	R ²	Pr(>r) [*]
Edad ^{**}	0.442	<0.001
Nivel de perturbación ^{**}	0.421	<0.001
Altura del dosel [†]	0.272	<0.001
Elevación [†]	0.128	0.029

*Para el cálculo del nivel de confianza se emplearon 1,000 permutaciones.

** Variables analizadas con los datos de bosques perturbados.

† Variables analizadas con los datos de selva madura.

Finalmente, la Figura 7.9 muestra la ordenación de las 56 parcelas con *selva madura*. Se muestra también una clasificación de las selvas en base a su altura. Dos variables ambientales fueron analizadas, la *altura del dosel* y la *elevación*. Esta última fue solo marginalmente significativa. En la Figura 7.9 que aunque no existe una separación clara, en términos florísticos la composición de la selva más baja es diferente en comparación con la selva de mayor altura. Las especies positivamente asociadas con la selva de mayor altura (y generalmente mayor productividad del sitio) son *Guarea glabra* (Guarglab en la Figura 7.9), *Dialium guianensi* (Dialguia), y *Eugenia koepperi* (Eugekoep). Aquellas encontradas más frecuentemente en selva de menor altura son *Brosimum panamense* (Brospana), *Coccoloba belizensis* (Coccbeli), y *Simira multiflora* (Simimult).

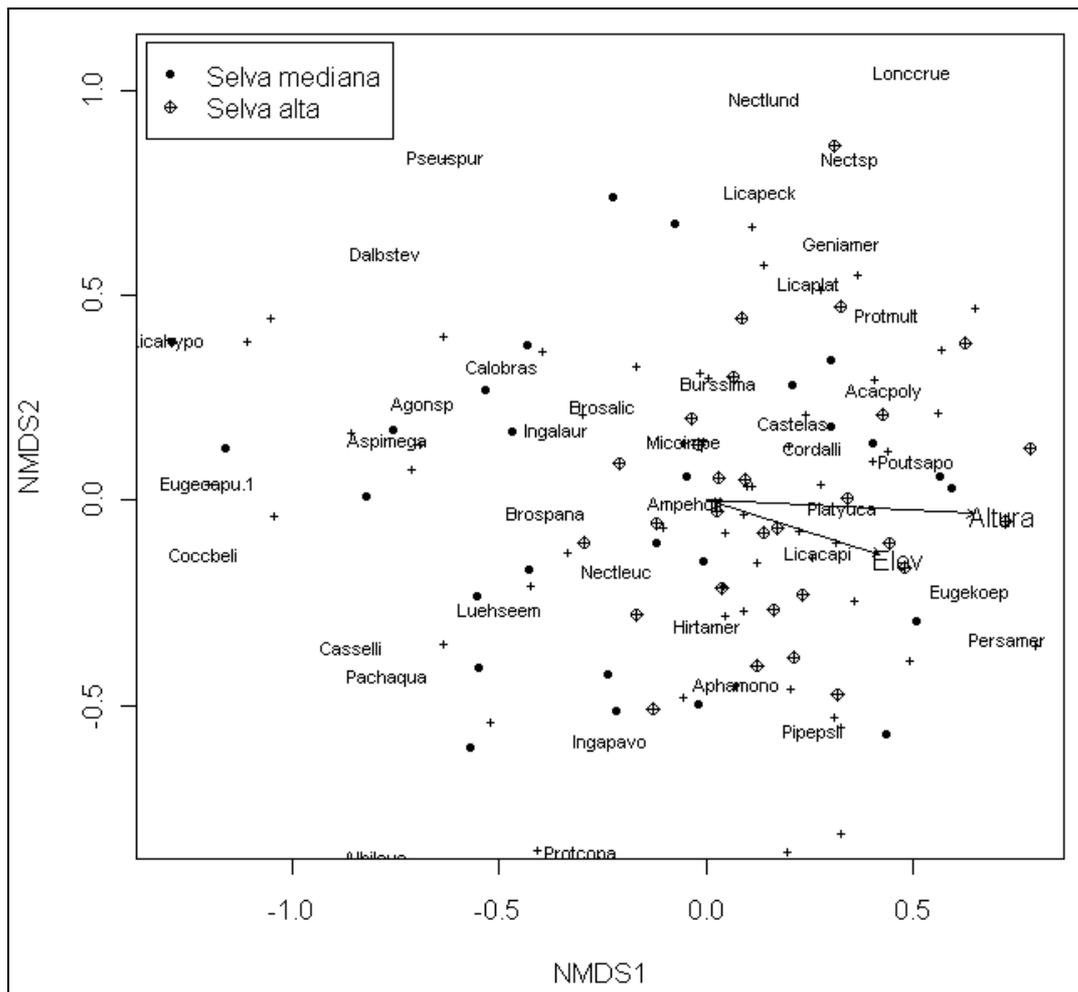


Figura 7.9. Gráfica de ordenación NMDS de la composición florística de 56 parcelas con selva madura. Las cruces en color gris y las abreviaturas se refieren a las especies arbóreas. *Altura* = altura del dosel, *Elev* = altura sobre el nivel del mar. *Stress* = 24.3, disimilitud = Bray-Curtis.

Riqueza y diversidad de especies.

Con base en los análisis de ordenación, se crearon cuatro grupos de parcelas con composición florística similar y tipos de perturbación afines. También se separaron las selvas en función a su altura del dosel. Los grupos formados fueron: *cultivos*, *potreros* y *vegetación secundaria incendiada* (10 parcelas), *selva incendiada* (22 parcelas), selva alta (29 parcelas), y selva mediana (27 parcelas). Para cada grupo se calculó el índice de diversidad de Simpson (D) con su desviación estándar (Tabla 7.5). Además, se calcularon los valores de importancia relativa (VIR) de las especies, presentando en la Tabla 7.5 únicamente las especies con valores más altos. El valor de importancia relativa toma en cuenta la abundancia, la frecuencia, y el área basal de los árboles de una especie en cuestión. Las plantaciones abandonadas de cacao y parcelas con evidencia de extracción de madera no fueron consideradas, debido a su bajo número.

Las parcelas afectadas por las perturbaciones más intensas (*cultivos, potreros y vegetación secundaria quemada*) mostraron una marcada dominancia de especies pioneras de rápido crecimiento. La edad de los bosques en este grupo varía entre 12 y 18 años, y son comunes especies como *Spondias mombin* y *Cecropia obtusifolia*. Las primeras seis especies representan aproximadamente el 59% del VIR de este grupo. El índice de diversidad de Simpson mostró un valor comparativamente bajo ($D = 11.6$), indicando una menor diversidad de especies arbóreas.

Tabla 7.5. Valores de importancia relativa (VIR), índices de diversidad de Simpson (D), sus respectivas desviaciones estándar (s_D), de los tipos de bosque agrupados en base a intensidad de la perturbación y tamaño del bosque maduro.

Especies	VIR	Especies	VIR
Cultivos, potreros y Veg. Sec. incendiada (D=11.6, s_D=0.51)		Selva incendiadas (D=19.5, s_D=1.5)	
<i>Spondias mombin</i>	14.0	<i>Trichospermum mexicanum</i>	10.5
<i>Cecropia obtusifolia</i>	12.4	<i>Coccoloba belizensis</i>	7.0
<i>Sapium lateriflorum</i>	10.3	<i>Cecropia obtusifolia</i>	4.6
<i>Trichospermum mexicanum</i>	7.9	<i>Brosimum alicastrum</i>	4.5
<i>Schizolobium parahyba</i>	7.2	<i>Vatairea lundellii</i>	4.2
<i>Bursera simaruba</i>	7.0	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	4.1
<i>Cordia stellifera</i>	5.1	<i>Terminalia amazonia</i>	4.1
<i>Sabal mauritiiformis</i>	4.2	<i>Simira multiflora</i>	3.7
<i>Attalea butyracea</i>	3.5	<i>Bursera simaruba</i>	3.5
<i>Vitex gaumeri</i>	3.3	<i>Vitex gaumeri</i>	3.4
Selva alta (D=14.6, s_D=0.30)		Selva mediana (D=21.8, s_D=0.52)	
<i>Dialium guianense</i>	15.1	<i>Dialium guianense</i>	9.8
<i>Sabal mauritiiformis</i>	9.7	<i>Sabal mauritiiformis</i>	9.2
<i>Brosimum alicastrum</i>	9.5	<i>Brosimum alicastrum</i>	8.4
<i>Guarea glabra</i>	6.6	<i>Ampelocera hottlei</i>	3.8
<i>Pouteria durlandii</i>	4.0	<i>Coccoloba belizensis</i>	3.4
<i>Garcinia intermedia</i>	3.3	<i>Guarea glabra</i>	3.0
<i>Posoqueria latifolia</i>	3.0	<i>Blepharidium mexicanum</i>	3.0
<i>Spondias mombin</i>	3.0	<i>Terminalia amazonia</i>	2.5
<i>Castilla elástica</i>	2.9	<i>Licania platypus</i>	2.5
<i>Quararibea funebris</i>	2.8	<i>Pouteria durlandii</i>	2.4
<i>Cojoba arbórea</i>	2.5	<i>Guarea glabra subespecie excelsa</i>	2.4

*VIR=[abundancia relativa+frecuencia relativa+área basal relativa]/3

** $D = 1 / \sum_{i=1}^S p_i^2$ con p_i = proporción de la especie i, y S=número de especies

El grupo de parcelas afectadas por incendios forestales mostró un patrón de abundancia más uniforme y mayor diversidad de especies, lo cual es confirmado por el relativamente alto valor del índice de diversidad ($D = 19.5$). Este grupo muestra una combinación de especies de bosque maduro (por ejemplo *Brosimum alicastrum* y

Terminalia amazonia) y especies pioneras. La mezcla de esas especies es un indicador de que muchos árboles de la selva original sobrevivieron y/o se reprodujeron por rebrotes.

La selva mostró un patrón de diversidad diferenciado. La selva mediana fue más homogénea en la abundancia de especies ($D = 21.8$). Las tres especies más abundantes representaron el 27.8% del VIR, mientras que en la selva alta, las primeras tres especies concentraron una cantidad mayor (33.8%), además de un menor índice de diversidad ($D = 14.6$).

Las curvas de rarefacción en la Figura 7.10 muestran el número esperado de especies correspondientes a una determinada cantidad de individuos, por lo que este tipo de curvas son útiles para comparar la riqueza de especies de dos comunidades con diferentes tamaños de muestra. En la figura, los bosques secundarios derivados de campos agrícolas y pastizales abandonados desarrollan los valores de riqueza de especies más bajos, y la selva mediana los valores más altos de todos los grupos considerados. La curva de las parcelas incendiadas intersecta a las curvas de la selva alta y mediana. Este comportamiento es característico de las comunidades heterogéneas como las que han sufrido incendios (Lande et al. 2000).

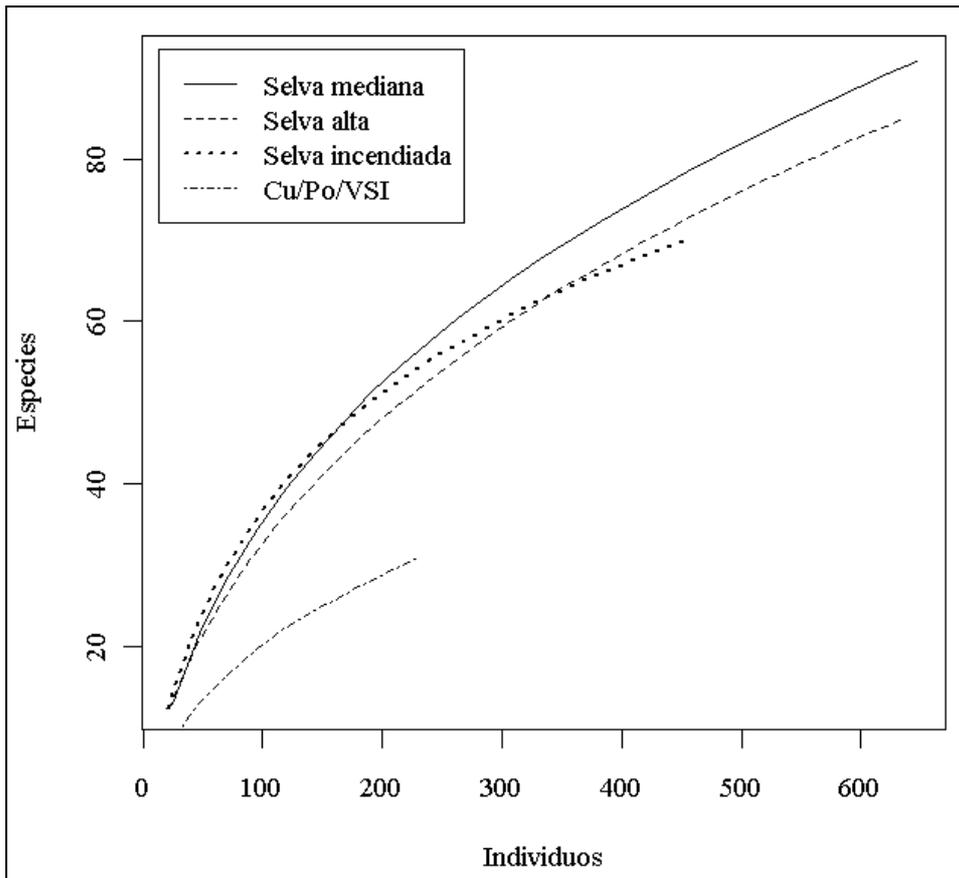


Figura 7.10. Curvas de rarefacción de selvas perturbadas y maduras, reescaladas al número de individuos. *Cu/Po/VSI* es el grupo formado por las perturbaciones: *cultivos, potreros* y *vegetación secundaria incendiada*.

Modelo para la estimación de la biomasa.

Los resultados de la selección de modelos para la extrapolación de la biomasa medida en parcelas a toda la subregión, se encuentra descrita en detalle en el Anexo 4. En esta sección solo se presenta un breve resumen.

Las dos bandas visibles correspondientes a las regiones espectrales del verde (V) y el rojo (R) y el infrarrojo cercano (IRC) se encontraron altamente correlacionados con la biomasa. El infrarrojo medio (IRM) presentó el nivel de correlación mas bajo de las cuatro bandas espectrales (ver Tabla 2 del Anexo 4). Todos los índice espectrales de vegetación presentaron baja correlación con la biomasa, excepto GEMI, el cual presentó un coeficiente de correlación lineal similar al IRC. La medida de textura que presentó la correlación más alta fue un estadístico de textura de primer orden, la varianza calculada sobre la banda del infrarrojo cercano (VAR_{NIR}) con un tamaño de ventana de 9×9 píxeles.

El modelo de regresión que presentó el mejor ajuste fue el que incluyó como variables independientes el IRC y VAR_{NIR} . Sin embargo el modelo con las variables originales presentó problemas de heteroscedasticidad (varianza no homogénea). Para corregir este problema, cuidando de mantener normalidad en los residuales, se aplicó una transformación Box-Cox a la variable de respuesta. El modelo resultante presentó un R^2 de 0.71 y RMSE de 59.7 (21.3% en términos relativos). La variable VAR_{NIR} contribuyó con el 66% de la varianza explicada por el modelo.

Cambios en la cobertura del suelo, modelo de escenarios y estimación de emisiones de CO₂.

Cambios en la cobertura del suelo

El análisis de cambio de la cobertura forestal en la región de Marqués de Comillas fue hecho con imágenes de los años 1986 y 1997 clasificadas automáticamente, además una imagen fotointerpretada de 2005. La *exactitud total* calculada de la imagen clasificada de 1997 fue de 78%. Esta imagen presentó zonas de bruma, lo que influyó en la calidad de la clasificación final. Una vez agrupada la clase “potreros y vegetación secundaria”, este valor de exactitud incrementó a 89% (ya que no se distinguen fácilmente los potreros y la vegetación secundaria). Este dato fue empleado como medida de incertidumbre posteriormente en el análisis de Markov. Para la imagen de 1986, no se pudo calcular la exactitud total, ya que no se contó con datos de campos y/o fotos aéreas de este año.

La Tabla 7.6 muestra las extensiones de los tipos de cobertura del suelo en las tres fechas de análisis. La diferencia con respecto a las áreas totales presentadas en la Tabla 7.1 se debe a problemas de redondeo resultado de la transformación de la información del formato vectorial al formato raster; esta transformación fue necesaria para poder analizar los datos en el software IDRISI. Las Figuras 7.11 y 7.12, ilustran la dinámica del cambio en la cobertura del suelo.

Tabla 7.6. Superficies por tipo de cobertura en las tres fechas de análisis

Cobertura del suelo	1986		1997		2005	
	(hectáreas)	(%)	(hectáreas)	(%)	(hectáreas)	(%)
Vegetación arbórea	169,019	83.2	130,619	64.3	87,939	43.3
Potreros & cultivos	22,457	11.1	34,954	17.2	79,551	39.2
Vegetación secundaria	1,270	0.6	30,366	14.9	25,246	12.4
Jimbal/tular/bosque ripario	6,688	3.3	4,572	2.3	5,124	2.5
Cuerpos de agua	3,409	1.7	2,171	1.1	3,335	1.6
Asentamientos humanos	303	0.1	462	0.2	1,953	1.0
Total	203,145	100.0	203,144	100.0	203,148	100.0

La superficie de *vegetación arbórea* disminuyó notoriamente durante el período de análisis. Al inicio de éste ocupaban el 83.2% del área, y en el último año ya solo representaron el 43.3%, lo que significó una disminución a casi la mitad (en términos absolutos una disminución de 81,080 hectáreas). La velocidad a la que se perdieron los

bosques fue variable. Durante los primeros 11 años (1986 a 1997) se registró una pérdida de 38,400 hectáreas, correspondiente a una tasa de deforestación de 2.31% anual. En los últimos ocho años (1997 a 2005) esta cantidad se incrementó, ya que se eliminaron 42,680 hectáreas, correspondiente a una tasa de deforestación anual de 4.82 %, es decir, dos veces la tasa del primer período. Finalmente considerando el período de análisis completo de 19 años, se transformaron más de 4,260 hectáreas por año, correspondiente a una tasa de deforestación anual de 3.38 %. La superficie transformada durante este período representa aproximadamente el 48% de la extensión original de la clase *vegetación arbórea*.

La superficie de *potreros & cultivos* agrícolas incrementó como consecuencia del cambio en el uso del suelo, ya que se eliminaron selvas para establecer áreas dedicadas a las actividades agropecuarias. Esta clase pasó de ocupar el 11.1% en 1986 al 39.2% en 2005, un aumento de 3.5 veces (en términos absolutos una incremento de 57,094 hectáreas). Además aumentó en el primer periodo el área de *vegetación secundaria* no arbórea considerablemente (Tabla 7.6 y Figura 7.11).

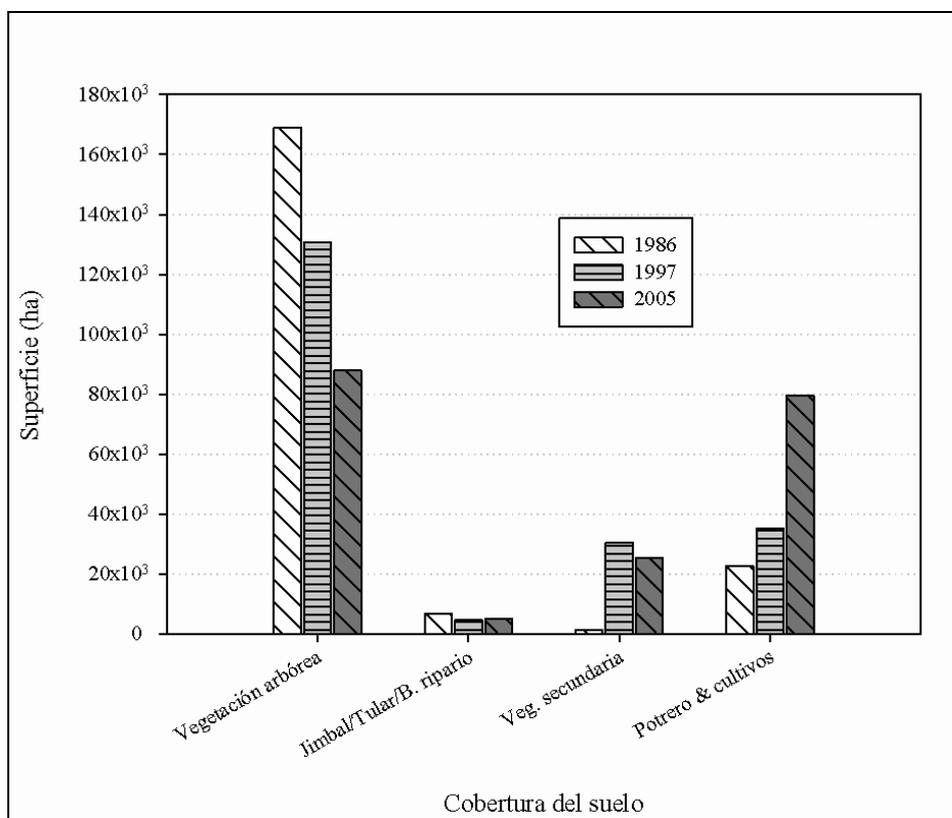


Figura 7.11. Superficies por tipo de coberturas del suelo en las tres fechas de análisis.

La superficie de los asentamientos humanos mostró un fuerte incremento entre 1986 y 2005, pasando de 303 hectáreas a 1,953 hectáreas, un crecimiento de más de 6 veces. Hay incertidumbre en estos datos, sin embargo, porque en las imágenes de 1986 solo se identificaron las zonas de mayor densidad habitacional; en la imagen de 2005 sí fue posible delimitar correctamente todas las zonas dedicadas a asentamientos humanos, debido a su mejor resolución. Por esta incertidumbre en esta clase se excluyó en el análisis de escenarios.

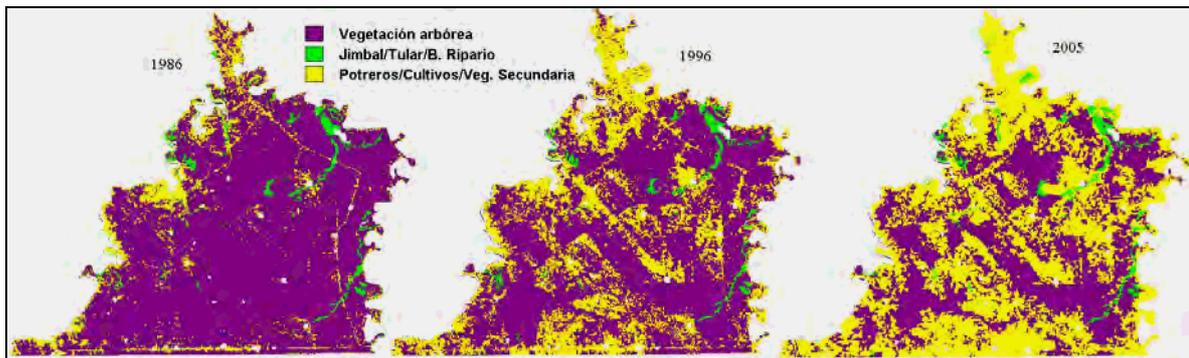


Figura 7.12. Cambio en la cobertura del suelo de 1986 a 2005.

La vegetación asociada a los cuerpos de agua (jimbal, tular, popal, y bosque ripario) disminuyó en el primer período (1986-1997), pero se mantuvo constante e incluso aumentó ligeramente en el siguiente. Durante el periodo completo registró una pérdida de 1,564 hectáreas, lo que equivale en términos porcentuales al 23% de la extensión original. Como se trata de una superficie relativamente pequeña en términos absolutos, puede haber un error alto en la estimación de su cambio porcentual. Los terrenos que ocupan estos tipos de vegetación no son adecuadas para las actividades agrícolas o de pastoreo.

El resultado tabular de la sobreposición espacial (matriz de cambios) de los mapas de 1986, 1997 y 2005 se muestra en las Tablas 7.7 y 7.8. En estas tablas, las columnas representan las superficies correspondientes al año de inicio, y las hileras a las del final del período; en ese sentido cada celda indica la superficie (en hectáreas ó %) que al inicio del período se encontraba con la cobertura indicada en la cabecera de la columna, que al final se encuentra con una cobertura indicada al inicio de la hilera. Por ejemplo, 692 hectáreas (11% de 6,520 hectáreas en 1986) de tular se habían convertido

en selva en 1997; 124,993 hectáreas (74% de 168,047 hectáreas en 1986) de selva se habían mantenido como selva en 1997 (Tabla 7.7).

Tabla 7.7. Matriz de cambios de la cobertura en los mapas derivadas de 1986 a 1997. Las unidades fuera de los paréntesis son hectáreas y dentro de ellos son porcentajes relativos al total de la columna.

		1986 superficie en hectáreas				
		Vegetación arbórea	Tular, popal & bosque ripario	Vegetación secundaria	Potrero & cultivos	Total
1997	Vegetación arbórea	124,993 (74)	692 (11)	218 (18)	3,844 (18)	129,747
	Tular, popal & bosque ripario	257 (0)	3,920 (60)	2 (0)	320 (2)	4,499
	Vegetación secundaria	21,729 (13)	1,145 (18)	321 (27)	6,444 (31)	29,638
	Potreros & cultivos	21,068 (13)	763 (12)	661 (55)	10,450 (50)	32,943
	Total	168,047 (100)	6,520 (100)	1,201 (100)	21,058 (100)	196,827

Tabla 7.8. Matriz de cambios (absolutos y relativos) de la cobertura en los mapas derivadas de 1997 a 2005

		1997 superficie en hectáreas (%)				
		Vegetación arbórea	Tular, popal & bosque ripario	Vegetación secundaria	Potreros & cultivos	Total
2005	Vegetación arbórea	83,678 (64)	85 (2)	2,895 (10)	1,074 (3)	87,732
	Tular, popal, bosque ripario	0 (0)	4,014 (89)	663 (2)	306 (1)	4,983
	Vegetación secundaria	15,030 (12)	65 (1)	5,519 (19)	4,514 (14)	25,127
	Potreros & cultivos	31,039 (24)	335 (7)	20,561 (69)	27,049 (82)	78,984
	Total	129,747 (100)	4,499 (100)	29,638 (100)	32,943 (100)	96,827

Las matrices de cambio destacan algunas transiciones no reveladas en el análisis independiente de las superficies en la Tabla 7.6. Por ejemplo, al final del primer período (1986 a 1997), el 64% de la superficie originalmente identificada como *Vegetación arbórea* permaneció como tal, mientras que el 13% se encontraba como *Vegetación secundaria* y otro porcentaje igual como *Potreros & cultivos*. El cambio de *Vegetación arbórea* a *Jimbal/tular/bosque ripario* posiblemente es un error en la clasificación. Por otra parte, en ese mismo período 218 hectáreas de *vegetación secundaria* no arbórea y 3,844 hectáreas de *potreros & cultivos* se regeneraron para convertirse nuevamente en *vegetación arbórea*. Esto significa que aproximadamente por cada 10 hectáreas de

vegetación arbórea que se deforestaron, a una se le permitió recuperarse. En el segundo período (1997-2005), el porcentaje de la superficie regenerada disminuyó, por cada 11 hectáreas deforestadas solo una se transformó a bosque secundario.

En la Tabla 7.8 se puede apreciar claramente otro de los procesos de cambio en la cobertura, el de la *vegetación secundaria* que se transforma de nuevo a *potreros & cultivos*. En 1997 la *vegetación secundaria* ocupaba una superficie de 29,638 ha, pero en el año 2005 ya solo el 19% (5,519 ha) permanecían en esta clase; el 69% había cambiado a *potreros & cultivos*. Esta última clase presentó un comportamiento más estable: el 82% de la superficie original no registró ningún cambio, el 14% cambió a *vegetación secundaria* y solo un 3% a la clase de *vegetación arbórea*.

Modelo de cambios en la cobertura del suelo.

VARIABLES QUE PUEDEN INFLUIR LA TASA DE DEFORESTACIÓN INCLUYEN LA DISTANCIA DE LA SELVA A LOS CAMINOS, LA DISTANCIA A POBLADOS, LA DISTANCIA A CAMPOS AGRÍCOLA, LA DENSIDAD DE LA POBLACIÓN HUMANA, Y LAS PENDIENTES DEL TERRENO. LA RELACIÓN ENTRE ESTAS VARIABLES INDEPENDIENTES Y LA TASA DE DEFORESTACIÓN EN LA REGIÓN DE MARQUÉS DE COMILLA SE MUESTRA EN LA FIGURA 7.13.

La *pendiente del terreno* no muestra un patrón de asociación en la Figura 7.13 y se descartó del modelo por su escasa significancia, lo cual es congruente con las características geomorfológicas de la región. Esta es una región con escasa variación altitudinal, por lo que las pendientes ligeras no representan un obstáculo físico para el cambio en el uso del suelo.

Las variables de *distancia a zonas agropecuarias* y *densidad de la población* muestran un patrón monótonico solo para valores bajos. Después de ciertos valores umbrales (1,500 m y 15 habitantes por km², respectivamente) se manifiesta un cambio en la dirección de la relación. Debido a que el cambio en la cobertura del suelo, en términos absolutos, fue generalmente bajo después de dichos umbrales, en la evaluación multicriterio solo se consideró la primera parte de la relación, ignorando sus valores más allá del umbral identificado. Para la clase *Jimbal/tular/bosque ripario* una variable adicional, *distancia a ríos* (no mostrada en la gráfica), fue la única que mostró una relación clara.

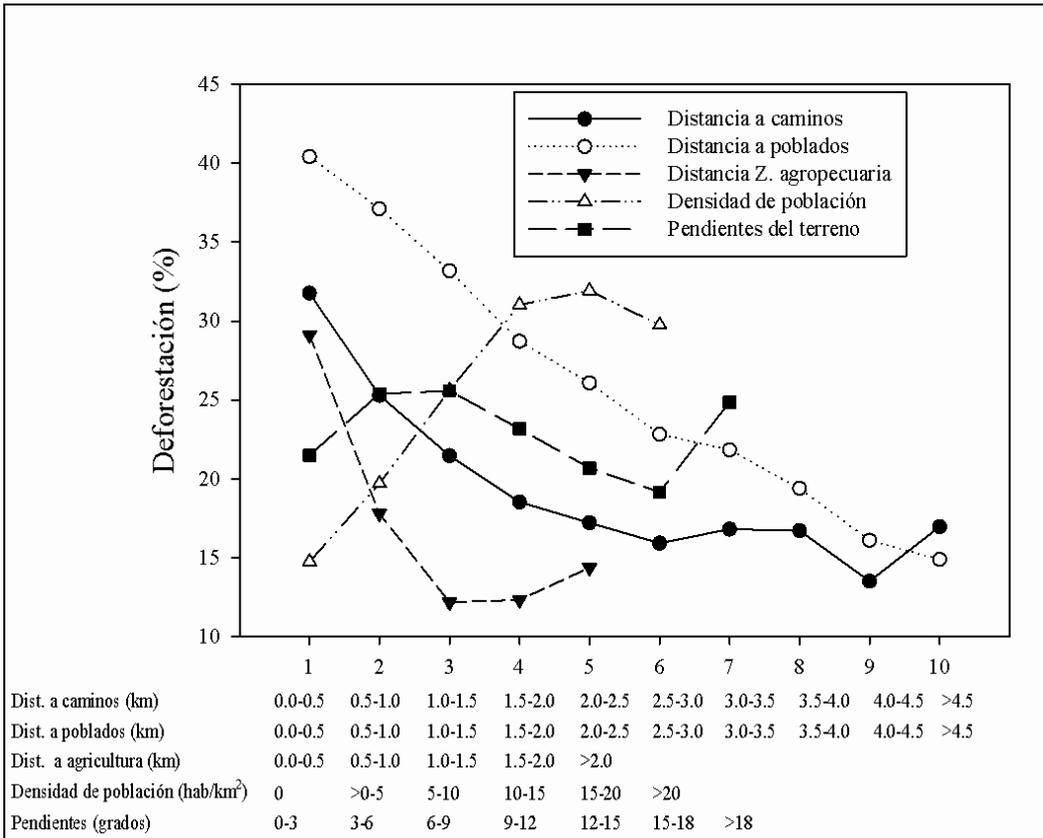


Figura 7.13. Relación entre cinco variables independientes y la deforestación.

Los resultados de la evaluación multicriterio se muestran en los mapas de aptitud de la Figura 7.14. En estos mapas, los pixeles con valores altos indican que existe una probabilidad alta de permanencia de la clase en cuestión de un período al otro. De esta manera, un valor alto (por ejemplo 255) para un pixel en el mapa de selva indica que es altamente probable que este pixel permanezca con el mismo tipo de cobertura en el siguiente período, debido a que se encuentra retirado de camino, de poblados, de áreas agropecuarias y en zonas de baja densidad poblacional.

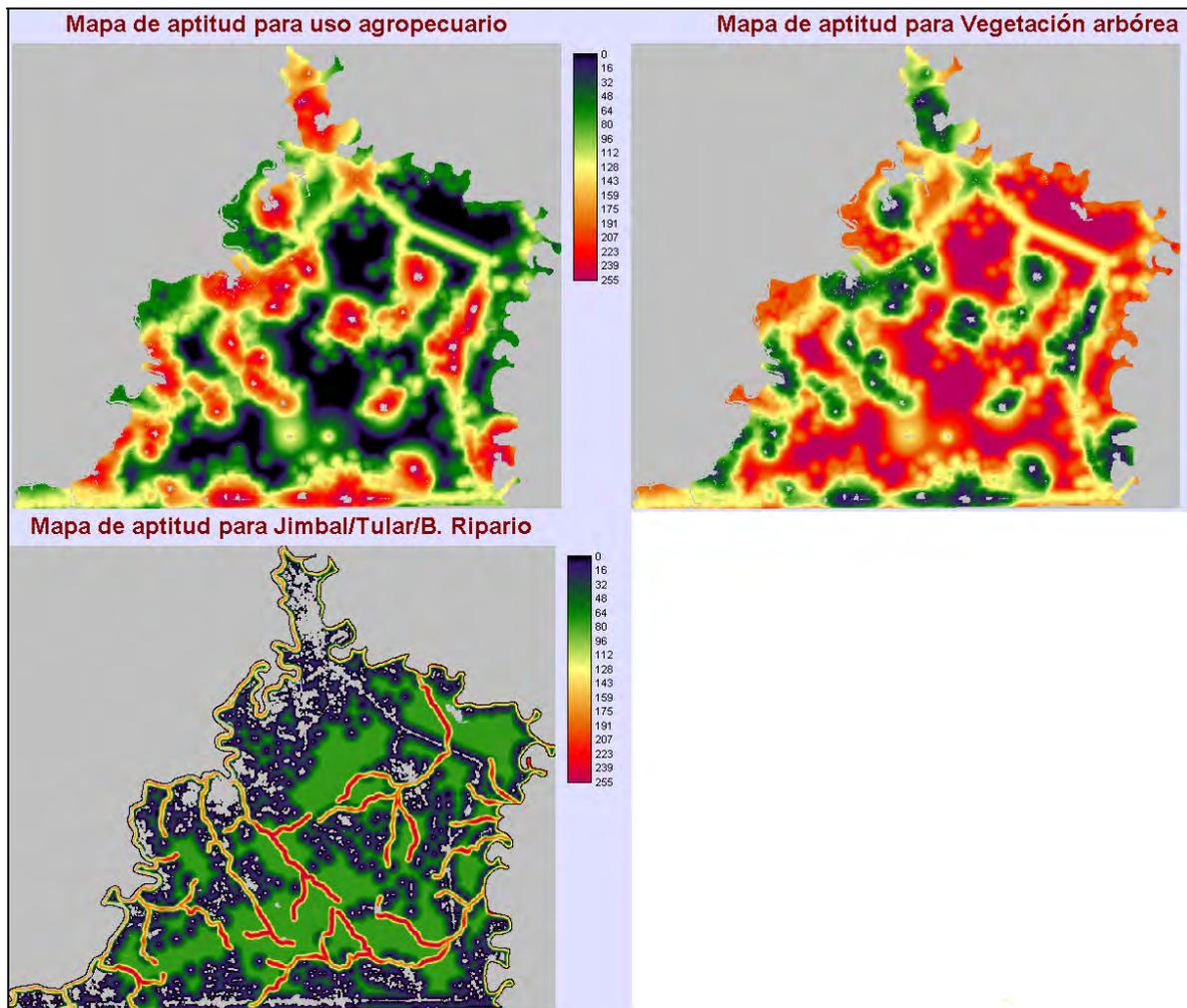


Figura 7.14. Mapas de aptitud para las clase agropecuaria (*potreros & cultivos + vegetación secundaria*) y *vegetación arbórea* y *Jimbal/Tular/B. Ripario*. Valores altos indican una mayor probabilidad de permanencia de la clase en cuestión.

La evaluación de la bondad de ajuste del mapa usando la técnica ROC (según Schneider y Pontius 2001) se muestra en la Figura 7.15. De acuerdo a los resultados de este análisis, el mapa de aptitud con mejor ajuste es el de selva (0.896) y el de menor ajuste fue de Jimbal/Tular/B. Ripario (0.671). Niveles de ajuste mayores a 0.6 son considerados adecuados para la modelación de clases muy dinámicas (Martin Pagelow, Universidad deToulouse, comunicación personal 2008).

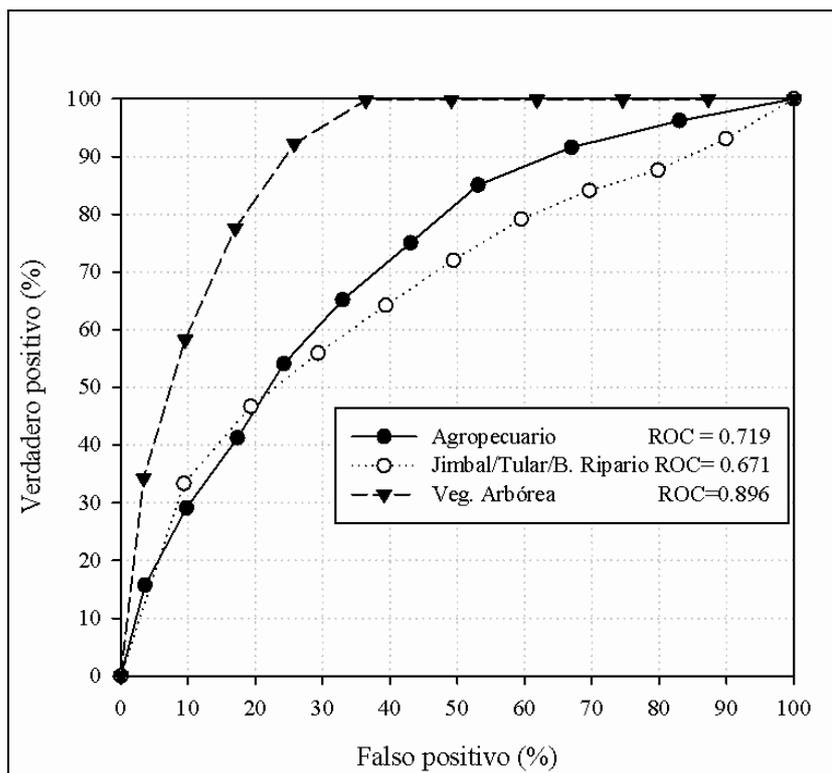


Figura 7.15. Gráficas ROC de los tres tipos de cobertura empleados en el análisis de cambios. La cobertura agropecuaria es la agrupación de potreros, cultivos y vegetación secundaria.

En la Tabla 7.9 se presentan los dos escenarios de cambio en la cobertura del suelo para el año 2015. El escenario A se elaboró con las probabilidades de transición según el análisis para el período completo de 1986 a 2005. El escenario B refleja las tendencias observadas solamente durante el segundo período de 1997 a 2005. En ambos existe una contribución importante de la cobertura *agropecuaria* (*potreros, cultivos & vegetación secundaria*) que se transforma de regreso a *vegetación arbórea*. En el escenario A, al final del período de proyección solo permanecerían 47,946 hectáreas de *vegetación arbórea* de las 87,828 hectáreas de la extensión original; pero se regenerarían 19,347 hectáreas a partir de la cobertura *agropecuaria* presente en 2005. Hay que destacar que la vegetación arbórea regenerada tardaría todavía décadas para presentar las características de la selva madura con árboles grandes y diferentes estratos. Si estas nuevas selvas realmente se puedan desarrollar dependería de factores que permitan revalorar económicamente al bosque tal como el pago por servicios ambientales.

La cobertura *agropecuaria* es la que notoriamente incrementa en superficie en ambos escenarios, a costo de la *vegetación arbórea*, pasaría de aproximadamente 104,000 hectáreas en 2005 a 121,628 ó 127,275 hectáreas en 2015, de acuerdo a la

respectiva tasas de deforestación entre 1986 y 2005 versus 1997 y 2005. En ambos escenarios, la cobertura denominada *Jimbal/Tular/B. Ripario* presenta una recuperación de áreas (Tabla 7.9).

Tabla 7.9. Escenarios de cambio en la cobertura del suelo 10 años después de la última fecha de análisis.

Escenario A		2005			
		Veg. Arbórea	Jimbal/Tular/B. Ripario	Agropecuario	Total
2015	Veg. Arbórea Jimbal/Tular/B.	47,946	279	19,347	67,572
	Ripario	-	3,413	4,406	7,819
	Agropecuario	39,882	1,311	80,435	121,628
	Total	87,828	5,004	104,188	
Escenario B					
2015	Veg. Arbórea Jimbal/Tular/B.	41,893	238	19,550	61,681
	Ripario	6	3,719	4,892	8,618
	Agropecuario	45,932	1,092	80,271	127,295
	Total	87,831	5,049	104,714	

La Figura 7.16 muestra el patrón en 2005 y el proyectado en 2015 de la cobertura del suelo de acuerdo al escenario A. En el mapa proyectado se manifiesta un patrón de formación de grandes fragmentos en detrimento de los pequeños. La distribución espacial proyectada de los fragmentos de *Vegetación arbórea* obedece a los criterios especificados en los mapas de aptitud: las áreas más propensas al cambio son los fragmentos pequeños, los cuales por lo general se encuentran rodeados de usos agropecuarios. Solo fragmentos que se encuentran retirados de caminos, de poblados o de áreas agropecuarias se mantienen. La clase *Jimbal/Tular/Bosque ripario* es mucho más persistente. El aumento proyectado de esta clase se da a lo largo de los escurrimientos superficiales que se encuentran en el sur de la región.

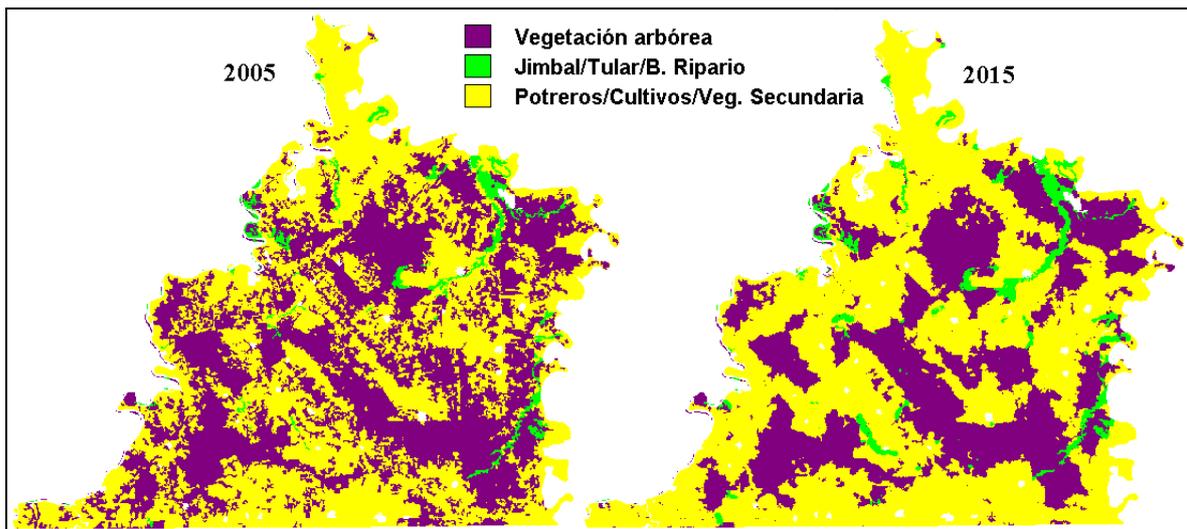


Figura 7.16. Cobertura del suelo en 2005 y proyectada al año 2015, de acuerdo al escenario de menor deforestación (A).

En la clase *vegetación arbórea* al inicio del período de proyección la proporción de selva madura y bosque secundario es de 4:1, es decir por cada cuatro hectáreas de selva madura, existe una de bosque secundario (véase Tabla 7.1). Sin embargo al final del período de proyección, esta relación disminuye sustancialmente, hasta llegar a ser aproximadamente 1:1 o incluso menos dependiendo del escenario, por ejemplo en el escenario B, la clase *vegetación arbórea* estaría constituida de 41,893 ha del bosque que permaneció y 45,932 ha del bosque que se regeneró, una relación de 0.9:1. Esto significa que la mayor parte de la *vegetación arbórea* al final del período de proyección, estaría constituida principalmente por bosque secundario, con la consecuente pérdida de biodiversidad asociada a este proceso.

Estimación de emisiones de CO₂

Aplicando el modelo de biomasa obtenido en 7.3 para todas las áreas forestales de Marqués de Comillas, se obtiene un mapa de biomasa (Figura 7.17). La distribución de valores de biomasa más altos corresponde aproximadamente a la localización de la selva alta. Las áreas en negro no presentan actualmente cobertura arbórea, por lo que no se realizó ningún cálculo sobre ellas.

Las áreas de cambio se muestran en la Figura 7.18. En ella se señalan tanto las áreas en la que ocurriría deforestación (28,741 hectáreas), como la que presentarían regeneración (8,216 hectáreas). Las áreas de regeneración se refieren a bosques secundarios que tardarán todavía décadas para poder ser considerados selva.

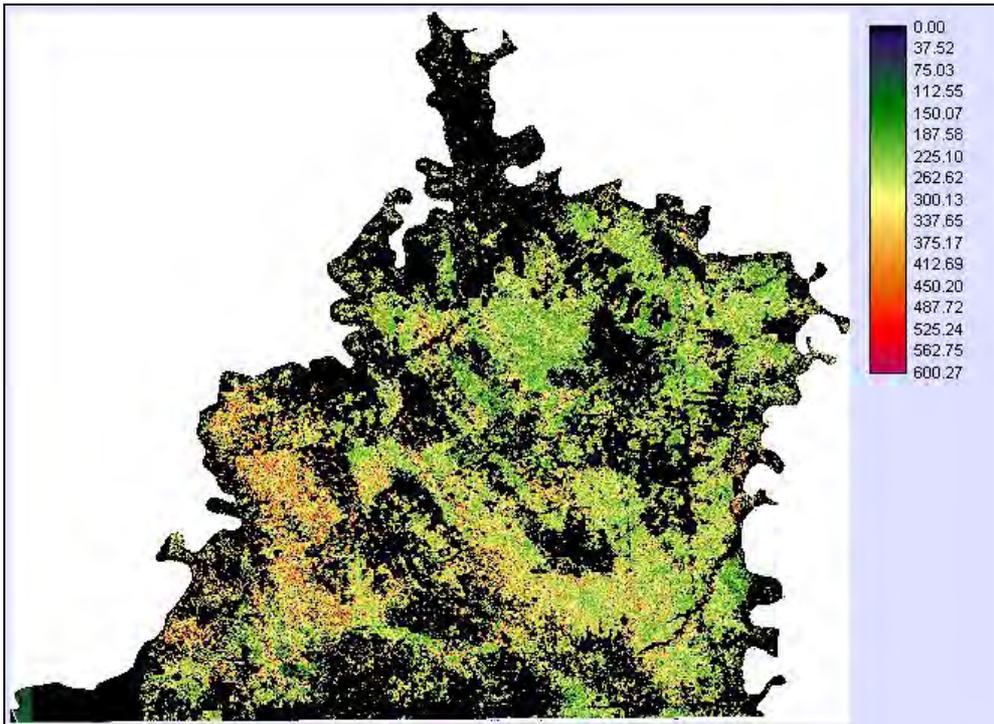


Figura 7.17. Distribución espacial de la biomasa aérea de las selvas y bosques secundarios. Áreas en negro indican zonas sin vegetación arbórea.

Aplicando un análisis de sobreposición de mapas en un SIG, se combinaron los mapas de biomasa y las áreas de cambio. De acuerdo a este análisis, 6,224,801 toneladas de biomasa aérea se encuentran actualmente en las 28,471 hectáreas que se deforestarían entre los años 2005 y 2015. La biomasa vulnerable, es decir la biomasa que se eliminaría por un cambio en la cobertura del suelo, se calculó restando al dato anterior el valor correspondiente de la biomasa de potreros (46.4 toneladas por hectárea, reportado en de Jong et al. 2000). Resultado una biomasa vulnerable de 4,903,721 toneladas.

También existiría una recuperación de 8,215 hectáreas de áreas arboladas. Para la estimación de la biomasa recuperada en esta superficie, se empleó el promedio de la biomasa calculada en los parcelas de bosque secundario (14 a 18 años de edad), la cual corresponde a 71.9 toneladas por hectárea. De acuerdo a estos supuestos, 590,723 toneladas de biomasa se recuperarían. La biomasa aérea vulnerable neta de las áreas de cambio se estimó como la diferencia entre las zonas de pérdida y las de captura, resultando en 4,312,998 toneladas ($4,903,721 - 590,723$). En consecuencia, asumiendo que el 50% de la composición de la biomasa arbórea seca es carbono, se estima que una cantidad de 2,156,499 toneladas de carbono se emitirían en una década (2005 y 2015) por cambios en el uso y la cobertura del suelo (en términos anuales serían

215,649.9 tC/año). Para convertir la anterior cantidad a un equivalente de CO₂ se multiplicó por el factor 3.67, el cual se obtuvo de dividir el peso de la molécula de CO₂ entre el peso atómico del carbono, resultando en 791,435 tCO₂/año.

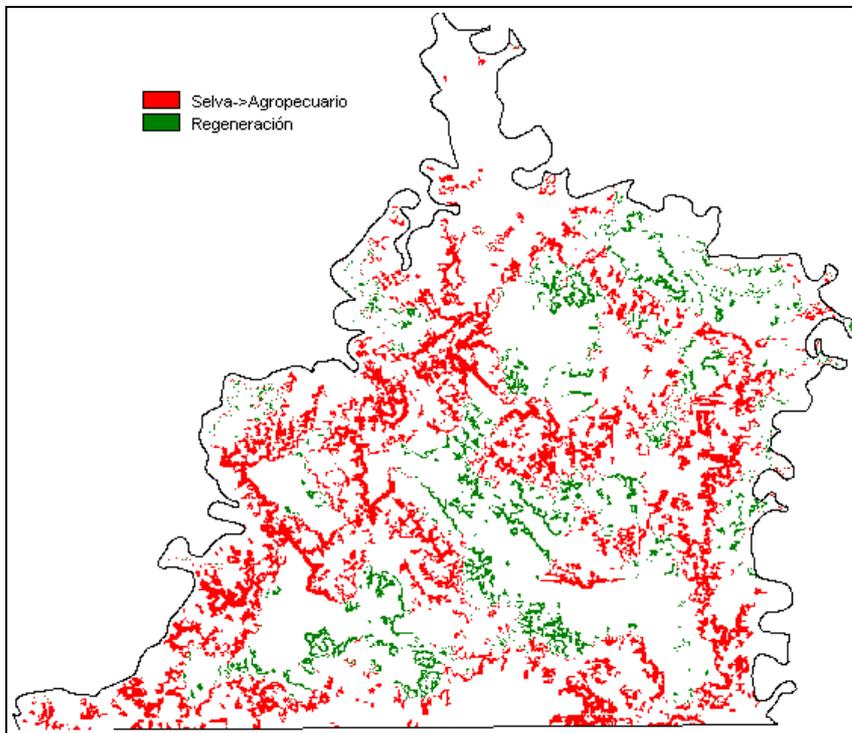


Figura 7.18. Localización de áreas de deforestación (rojo) y recuperación (verde) de la vegetación arbórea, de acuerdo al escenario de menor deforestación para el año 2015 en la Tabla 7.5 (escenario A).

Con fines de tener una referencia sobre la relación de los datos anteriores y las emisiones estimadas a nivel nacional, se emplearon los datos de INE (2006), quienes calcularon que en México durante los años 1993 a 2002, se emitieron 86.87 millones de toneladas de CO₂ anualmente en la categoría *uso de suelo, cambio de uso de suelo y actividades silvícolas*. Esta cantidad se desglosó de la siguiente manera: 64.48 millones correspondieron a la combustión y descomposición de la biomasa aérea asociada a los procesos de conversión de bosques a otros usos; 30.34 millones a emisiones derivadas de los suelos minerales y áreas agrícolas; 4.93 millones correspondió a emisiones en bosques manejados; y finalmente se estimó una captura anual de 12.88 millones de toneladas de CO₂ en tierras abandonadas.

Dado que las estimaciones derivadas en este trabajo, no toman en cuenta las emisiones de suelos minerales ni aquellas derivadas del manejo forestal, se consideró para fines de comparación únicamente la emisión neta correspondiente a la biomasa

aérea de los procesos de cambio de uso del suelo (64.48-12.88). La cantidad resultante 51.6 millones de toneladas de CO₂ equivalente, fue la que se empleó finalmente para la comparación ($0.79/51.6 = 0.015$)

En consecuencia, las emisiones anuales de Marqués de Comillas que se podrían dar por cambio de uso del suelo en los siguientes 10 años, corresponderían aproximadamente al 1.5% de las emisiones anuales estimadas para todo México durante en el período 1993-2002.

DISCUSIÓN

El propósito de esta tesis fue explorar algunos aspectos de la contribución del cambio de uso del suelo en el ciclo global del carbono, tomando como estudio de caso un área forestal tropical fuertemente modificada por las actividades humanas. Para ello se estimó la extensión y distribución actual de los tipos de vegetación. Se estudió la estructura, composición y diversidad de las especies leñosas de los bosques maduros y secundarios. Se desarrolló un método para la extrapolación de la biomasa del bosque, medidos en un área representativa campo, a toda una región mediante imágenes de satélite. Se estudió la dinámica de cambio de la cobertura del suelo en un lapso de 19 años, y se elaboraron proyecciones de cambio para 10 años posteriores a la última fecha de análisis (2005), además de se proporcionó un ejemplo de la integración del modelo de biomasa y de cambio de uso de suelo, para la estimación de escenarios de emisiones de CO².

Cobertura del suelo

De acuerdo a los resultados presentados en la sección sobre los tipos de vegetación, es notoria la variedad de ecosistemas forestales presentes en una región de escasa variación altitudinal (100 a 260 msnm). Once tipos de ecosistemas no perturbados se presentan aún, siete de ellos no rebasan un 2% de extensión. De acuerdo al mapa del Inventario Nacional Forestal de 1976, prácticamente todo el territorio de Marqués de Comillas aún estaba cubierto por vegetación no perturbada, principalmente por selvas medianas (SFF 1976). En contraste hoy en día, de acuerdo la información cartográfica mas reciente, este tipo de vegetación no sobrepasa el 21%. Con lo que se puede afirmar que las selvas medianas ha sido el tipo de vegetación arbórea más afectado por el cambio de uso del suelo.

La abundante presencia de los potreros (27.6% del territorio) es un indicador de la importancia económica de la actividad ganadera en esta región. En total en una región en donde no existen reservas ecológicas oficiales, el 45.2 % del territorio presenta aún vegetación aparentemente no perturbada y mas de la mitad (52.1%) se encuentra bajo usos agropecuarios, de acuerdo a la última fecha de análisis (2005).

Aunque los bosques secundarios representan solo una pequeña fracción del territorio (8%), son indicador de la voluntad en ciertos ejidos para permitir la recuperación de áreas perturbadas. Debido a dificultada para discriminarlos cuando

alcanzan alturas similares al bosque maduro, este tipo de cobertura está subestimada en la fotointerpretación.

Estructura y diversidad de especies leñosas

El reducido tamaño de muestra registrado para algunos tipos de bosques perturbados, tales como aquellos derivados de plantaciones abandonadas o sujetos a extracción de madera; así como la escasa similitud de edades entre las perturbaciones, impide llegar a conclusiones sólidas sobre sus niveles de recuperación para todos bosques secundarios. Sin embargo se pudieron observar algunos patrones generales, los cuales se plantean a continuación.

Los incendios forestales aún cuando impactan fuertemente la estructura de las selvas no disminuyen necesariamente la riqueza y diversidad de especies arbóreas tan fuertemente como otros tipos de perturbaciones en donde se remueve toda la vegetación original para establecer cultivos agrícolas o potreros. En las áreas quemadas, la sobrevivencia de individuos de talla grande y la capacidad de rebrote de muchas especies contribuye a atenuar la pérdida de riqueza de especies. Por ejemplo, una de las especies propias del bosque maduro que destacó por su habilidad para reproducirse a partir de rebrotes después de un incendio moderado, fue *Coccoloba belizensis*, la mayor parte de los individuos observados en campo presentaron múltiples tallos, un patrón característico de este tipo de reproducción. Esta habilidad le permitió dominar la composición florística de la vegetación después de la perturbación, pasando de un quinto lugar en bosque de baja estatura a un segundo lugar en el bosque secundario (ver Tabla 7.5).

De acuerdo a las edades del bosque secundario, se puede inferir que los campos agrícolas abandonados presentan valores relativamente altos de las tasas de recuperación en altura y área basal. Después de 14 a 18 años de abandono, estos bosques secundarios presentan valores de estas dos variables, similares a los de la selva madura. Estas tendencias coinciden con otros trabajos realizados en parcelas permanentes en la región (van Breugel et al., 2006; Ferguson et al., 2003) en los cuales se reportaron tasas de acumulación altas de área basal, que oscilan entre 2 y 7 m²/ha/año e incrementos en altura de 0.75 a 4 m/año, en los primeros años de la sucesión. Sin embargo contrastan con otros estudios realizados en la Amazonia. Saldarriaga et al. (1988), en suelos de escasa fertilidad, después de 20 años de sucesión reportaron en bosques secundarios un área basal inferior al 50% de la de los bosques maduros; Peña-

Claros (2003) reporta que después de 25 años de sucesión, el área basal es aún inferior en un 30% al de los bosques maduros. En otras condiciones Martin et al (2004) mencionan que incluso después de 40 años de sucesión en suelos fértiles, el área basal de los bosques secundarios es aún 27% inferior al de los maduros, atribuyendo esta baja recuperación al largo periodo bajo uso agrícola. Por lo que estos resultados sugieren que las altas tasas de recuperación en nuestra zona de estudio, se deben a los cortos periodos de ocupación y la presencia de suelos relativamente fértiles.

Por otra parte la riqueza de especies fue sumamente baja para este tipo de bosque secundarios, como resultado de la dominancia de un pequeño grupo de especies pioneras de rápido crecimiento; esta condición ha sido señalada por Finegan (1996) y Guariguata y Ostertag (2001), como una característica de los primeros años de la sucesión secundaria, por lo que la mortalidad inminente de dichos árboles disminuirían en el corto plazo, las tasas de crecimiento observadas actualmente.

Los potreros abandonados de 12 a 18 años de edad presentan una composición florística relativamente similar a las parcelas que tuvieron cultivos como uso anterior, sin embargo, sus niveles de recuperación son inferiores en términos de área basal, altura del dosel y densidad de especies, aún cuando las edades son relativamente similares; todos sus valores se encuentran por debajo del intervalo de valores de las parcelas agrícolas abandonadas. Ferguson et. al (2003) observaron también este comportamiento diferencial de las tasas de recuperación entre estos dos tipos de disturbio. En general los tiempos para la recuperación de las características estructurales en potreros abandonados se han estimado superiores a los 40 años (Aide et. al, 2000, Aide et. al, 1996), excepto en suelos fértiles y poco tiempo de ocupación, en estos casos se han observado tiempos de recuperación menores a las dos décadas (Guariguata et. al, 1997).

La fertilidad de los suelos es uno de los factores que influyen en la velocidad de recuperación de las funciones de un ecosistema, así como también en las dimensiones finales del bosque. La altura de los árboles más altos del rodal ha sido tradicionalmente empleada en la práctica del manejo forestal, como un indicador de la calidad del sitio (Avery y Burkhart, 2002). En nuestro caso, las selvas altas generalmente se presentaron sobre suelos mas fértiles (mayor profundidad y de textura media) en comparación a los selvas medianas, además se encontró una correlación significativa entre la altura del dosel y la composición florística. Por lo que podría hipotetizarse que la mayor riqueza y diversidad de especies observada en las selvas medianas, es el resultado de un

ambiente menos benévolo en comparación a las selvas altas, en donde pocas especies dominan en la composición.

Comparativamente, selvas altas de Marqués de Comillas son de menores dimensiones que las selvas que se encuentran en las inmediaciones de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en donde un estudio previo (Meave, 1990) reporta las áreas basales medias de 41.8 m²/ha (intervalo de 35.1 - 56.1 m²/ha), cantidades mucho mayores a las encontradas en nuestro estudio 26.1 m²/ha (intervalo de 12 - 49 m²/ha). Por lo que una comparación de la riqueza de especies de estos dos sitios podría arrojar información interesante sobre la influencia de la calidad del sitio sobre la riqueza de especies.

Modelo para la estimación de la distribución espacial de la biomasa.

La variación de los valores de reflectancia de las bandas espectrales o sus transformaciones (índices de vegetación y componentes principales), proporciona poca información para explicar la variación de la estructura forestal, especialmente de los bosques maduros. Cuando se empleó únicamente esta información, la exactitud de la predicción fue baja. En bosques boreales, usando únicamente la información de la reflectancia de imágenes SPOT multiespectrales (tamaño de pixel de 20 m), Hyypä et al. (2000) obtuvieron R² de 0.44 en área basal y volumen (variables estrechamente relacionadas con la biomasa), con un error estándar de 42% y 50% respectivamente. Muukkonen & Heiskanen (2005) reportaron un RMSE relativo de 43% para la estimación de la biomasa y 42.7% para el volumen usando valores de reflectancia de imágenes ASTER. En esta tesis se evaluó un modelo para explicar la variación en biomasa que empleaba únicamente variables espectrales (V, R e IRC) y se obtuvo un R² bajo 0.45. Por otra parte, el aumento en resolución espacial no necesariamente lleva a mayor poder de predicción, por ejemplo Hyde et al. (2006) obtuvieron R² de 0.55 cuando estimaron la biomasa de un bosque templado con imágenes Quickbird (resolución espacial de 2 m).

En bosques tropicales, los mejores resultados para explicar la variación de la estructura forestal se han obtenido en bosques con bajos niveles de biomasa. Steininger (2000) reportó un R² de 0.73 en bosques secundarios con un máximo de 150 t/ha, pero cuando incluyó los bosques maduros, el R² disminuyó a 0.51 debido a la saturación de la banda del infrarrojo medio (IRM). Con imágenes hiperespectrales del satélite

Hyperion, Kalácska et al. (2007) lograron obtener R^2 de hasta 0.85 con una biomasa máxima en su estudio de 234 t/ha, comparado con las 607 t/ha registradas en esta tesis. Al parecer la mayor resolución espectral (mayor número de bandas que registran información en regiones espectrales más angostas) puede evitar el problema de saturación generalmente presente con imágenes multiespectrales; por lo que sería conveniente explorar el desempeño de las imágenes hiperespectrales en bosques de altos contenidos de biomasa como los que se encuentran en la Selva Lacandona. Las desventajas de estas imágenes son: que cubren áreas más pequeñas (11 veces más pequeña que una SPOT), su costo por unidad de área es mucho mayor, pero sobre todo que su disponibilidad global es restringida.

La información espectral de las imágenes de satélite es afectada no solo por la naturaleza de la vegetación, si no también por la cantidad de sombras. Un incremento en la densidad de la vegetación implica generalmente un incremento en las sombras (Asner & Warner 2003). Esto representa una desventaja cuando un modelo emplea solamente la información espectral como variables explicativas. Las sombras sin embargo pueden ayudar a enfatizar el relieve del dosel y de esta forma ser útil para el cálculo del estimador de la textura de la imagen.

Texturas más gruesas en la imagen generalmente implican árboles con copas más grandes en el bosque, los cuales tienden a ser más altos y con mayor biomasa. Por lo que un estimador de la textura de la imagen, puede ayudar a explicar un mayor porcentaje de la variación observada. Kayitakire et al. (2006) encontró que la textura de las imágenes de 1 m de resolución espacial (Ikonos-2) explicó el 76% de la variación en la altura del dosel en bosques templados. Empleando imágenes Landsat TM, Lu (2005) obtuvo R^2 s de 0.49 a 0.78 cuando combinó una medida de textura y variables espectrales en un modelo de biomasa de bosques tropicales. En nuestro caso, una variable de textura (varianza del IRC) fue el predictor más importante; combinando variables espectrales texturales se obtuvo R^2 similar a los obtenidos con imágenes Ikonos-2 (Kayitakire et al. 2006) o imágenes obtenidas en plataformas suborbitales (Hyypä et al. 2000).

Una de las ventajas de este estudio fue el gran número de parcelas empleadas, con 87 observaciones en el modelo de regresión, se cubrió una amplia gama de condiciones del bosque y contenidos de biomasa (74-607 t/ha), lo que incluyó a la mayoría de las etapas de desarrollo del bosque.

Aunque que el modelo presentado acá mejora los resultados obtenidos en estudios anteriores, persiste aún un porcentaje considerable de variación no explicada. La vegetación del sotobosque y las diferencias en propiedades del suelo que afectan la alometría de los árboles pueden explicar esta variación. En bosques cerrados, las imágenes de satélite capturan solo la reflectancia de la parte superior de las copas de los árboles del dosel, como resultado, la biomasa de los árboles más pequeños es solo considerada en la medida que esté relacionada con la biomasa del dosel.

Cambios en la cobertura del suelo

Las primeras estimaciones de la deforestación en México, presentaron altos niveles de incertidumbre, las cifras sobre las cantidades de deforestación ocurrida en la década de 1980 fluctuaba entre 329,000 y 1,500,000 ha/año (Masera et al. 1997). En un estudio reciente realizado por Mas et al. (2004), quienes emplearon una cobertura exhaustiva de mapas en escala 1:250,000 de tres diferentes épocas (1976, 1993 y 2000), reportaron 90,000 ha/año (0.25%) en bosques de clima templado y 265,000 ha/año (0.76%) en bosques tropicales, cifras de deforestación similares a las tasas mas bajas estimadas para la década de 1980. A nivel global algunos trabajos que analizaron varias regiones tropicales, han reportado un fenómeno de disminución en tasas recientes de deforestación anual e incluso una reconversión de áreas abandonadas a bosques (Grau y Aide 2008, Aide y Grau 2004, Hecht y Saatchi 2007). Los factores citados son múltiples y se refieren a la concentración de la población en centros urbanos (migración campo-ciudad), uso más eficiente de las tierras agrícolas, abandono de tierras marginales, entre otros. Este fenómeno de recuperación de los bosques, ha sido atribuido a una de las consecuencias del desarrollo económico y la globalización (Klooster 2003, Mather & Needle 1998).

Sin embargo lo que pareciera un panorama alentador para la conservación de los bosques y todos los servicios asociados, debe ser matizado bajo las siguientes consideraciones: que los patrones geográficos del cambio de uso del suelo no se manifiestan de manera regular en el territorio (Mayaux et al 2005), que las áreas mas afectadas por el cambio de uso del suelo han sido las regiones tropicales, y que las experiencias exitosas en recuperación de bosques son escasas,

Por otra parte, así como reconoce la existencia de zonas de recuperación de bosques, también existen regiones que debido a sus características pueden continuar proporcionando productos agrícolas a bajos precios o bajas cantidades de insumos, tal

como la ganadería extensiva. Por lo que estas regiones continuarán experimentando pérdida de sus recursos naturales para alimentar a una creciente población mundial, especialmente en América Latina (Grau & Aide 2008).

Un estudio reciente sobre el cambio de uso del suelo en la Selva El Ocote, otra de las regiones del estado de Chiapas considerada críticas por la alta riqueza y endemismos de especies arbóreas que resguarda, se presentó una tasa de deforestación de 1.2% de 1986 a 1995, pero de 1995 a 2000 esta cifra se elevó al 6.8% (Flamenco-Sandoval et al 2007). Este patrón es similar al encontrado en este trabajo, en donde de manera preocupante en las fechas mas recientes el cambio de selva a potreros se ha intensificado, duplicándose las tasas de deforestación observadas en el periodo anterior.

Las selvas medianas de Marqués de Comillas representan uno de los ecosistemas de mayor diversidad arbórea de la región. Sin embargo es también uno de los más amenazados por el cambio en el uso del suelo. Las tasas recientes de deforestación de 3.4% (todo el período) y 4.8% (últimos años), indican que la permanencia de los escasos remanentes de selva madura están seriamente amenazados y que pueden prácticamente reducirse al 24% (41,893 ha) de la extensión al inicio del período de estudio.

Asociado a la deforestación creciente, en las regiones tropicales existe un proceso pequeño pero significativo de regeneración de áreas arboladas (Achar et al. 2002). En el caso particular de Marqués de Comillas, este proceso representa un porcentaje representativo, de la vegetación arbolada observada al final del último período de análisis, 2,895 ha cambiaron de vegetación secundaria a vegetación arbórea (aproximadamente el 10% de las vegetación secundaria inicial se recuperó a una cobertura arbórea). Los bosques secundarios pueden recuperar rápidamente algunas propiedades de la estructura y con ello muchas funciones ecológicas del bosque original, sin embargo su composición será muy diferente y riqueza de especies muy baja, ya que son propiedades del bosque que pueden requerir de muchos años para recuperarse (mas de un siglo según Finegan (1996)). De acuerdo al escenario de mayor deforestación, los bosques secundarios representarían más del 50% de la vegetación arbórea presente en 2015, por lo que los paisajes forestales futuros podrían ser mosaicos de bosques secundarios de baja diversidad de especies.

De continuar estas tendencias, altas tasas de pérdida de la selva madura y una fracción de bosque secundario recuperado, de acuerdo a los escenarios de cambio

resultantes, los paisajes forestales de un futuro muy cercano (aproximadamente 10 años) serán una serie de mosaicos de vegetación secundaria que cumplen ciertas funciones ecológicas tales como la captura de carbono, retención de suelos, entre otros, sin embargo serán bosques con baja diversidad biológica.

Con respecto a los factores promotores del cambio, a comienzos de la década de 1980, las causas del cambio en el uso del suelo fueron principalmente un proceso de colonización dirigida a satisfacer la demanda de tierras de otras regiones del país, la exploración petrolera, y finalmente un impulso en la construcción de nuevas vías de comunicación (de Jong et al. 2000). Actualmente las fuerzas promotoras del cambio en el uso del suelo son de diferente naturaleza, los procesos de cambio de la cobertura de suelo en la región, son detonados por la demanda de tierras para la producción de ganado bovino y en menor medida para la producción agrícola, tal como lo demuestra la proporción de tierras ocupada por ambos usos (Tabla 7.1). El crecimiento en la tasa de deforestación del último periodo puede ser explicado en parte por la construcción de un tramo carretero que conectó las regiones más inaccesibles de Marqués. Esta carretera denominada Fronteriza, fue concluida a raíz del levantamiento insurgente Zapatista de 1994, por lo que su probable efecto sobre el cambio de uso del suelo, se manifestó en el último periodo de análisis (1997-2005).

Otro de los factores del cambio es la ausencia de opciones económicamente viables para el manejo y la conservación de los bosques. Durante la década de 1990, se exploraron opciones para la valorización de la aptitud forestal de la región, se promovió el manejo forestal comunitario mediante una iniciativa estatal denominada Plan Piloto Forestal de Marqués de Comillas, sin éxito alguno (Bray y Klepeis 2005). Parte del fracaso de esta iniciativa se debió a la carencia de mercado para muchas especies maderables tropicales, por lo que el aprovechamiento estuvo centrado en un grupo pequeño de especies consideradas valiosas. Una vez que aprovechadas estas especies, el bosque dejaba de ser rentable para esos fines.

Por lo que, otras alternativas que reconozcan todos los servicios ecológicos que presta el bosque tropical, tales como los mecanismos financieros globales para la reducción de emisiones por deforestación y degradación forestal (REDD por sus siglas en inglés), podrían proporcionar incentivos para disminuir las tasas de deforestación (Miles y Kapos, 2008).

Con respecto al modelo de cambio en la cobertura del suelo, basado en Cadenas de Markov, representa una alternativa muy sencilla y rápida para el establecimiento de escenarios, ya que se basa únicamente en el comportamiento histórico del cambio de uso del suelo, y no se requieren contar con información socioeconómica para estimar las cantidades del cambio. Sin embargo en esa misma medida, se encuentra limitado, ya que es difícil bajo ese enfoque simular el efecto de variables de manera independiente tal como el crecimiento de caminos en el último período. Por otra parte, una de las ventajas del análisis multicriterio es la posibilidad de modelar espacialmente todas las formas de cambio de uso del suelo, por ejemplo deforestación, regeneración y cambios entre usos agropecuarios, por lo que resulta una herramienta valiosa para analizar situaciones complejas como el flujo de emisiones de CO₂.

CONCLUSIONES

En este trabajo se muestra que las imágenes de alta resolución combinados con trabajo de campo, pueden ser empleados con exactitud razonable para la estimación de la distribución espacial de la biomasa a nivel del paisaje.

Por otra parte, la disponibilidad de datos históricos de alta resolución, tales como los de la serie Landsat, representa una oportunidad para profundizar en el estudio de la dinámica de cambio de áreas de importancia estratégica. La combinación de imágenes de alta resolución para definir trayectorias de cambio de la cobertura del suelo y para la interpolación espacial de la biomasa, es una opción viable para la solución de interrogantes relacionadas con el cambio climático, tales como la estimación de las emisiones de CO₂ derivadas del cambio de uso del suelo.

El uso de imágenes de satélite de alta resolución actuales e históricas, así como de datos de campo, resulta un enfoque indispensable en el estudio integrado de los recursos forestales de áreas de importancia estratégica del país, como lo son los bosques tropicales de Marqués de Comillas

BIBLIOGRAFÍA

- Achard, F., Eva H. D., Stibing, H. J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. & Malingreau, J. P., 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297:999-1002.
- Aide, T. M., & Grau, H.R., 2004. Globalization, migration and Latin American ecosystems. *Science* 305:1915-1916.
- Aide, T.M., Zimmerman, J.K, Pascarella, J.B., Rivera, L. & Marcano-Vega, H., 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8:328-338.
- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Rosario, M. & Marcano, H., 1996. Forest recovery in abandoned cattle pasture along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28:537-548.
- Asner, G.P., Jones, M.O, Martin, R.E., Knapp, D.E., & Hughes, R.F., 2008. Remote sensing of native and invasive species in Hawaiian forest. *Remote Sensing of Environment* 112: 1912-1926.
- Avery, T.E & Burkhardt H.E. 2002. *Forest measurements* (5th edition). McGraw-Hill, New York. 312-319 pp.
- Balzter, H., 2000. Markov chain models for vegetation dynamics. *Ecological Modelling* 126:139-154.
- Bartholomé, E. & Belward, A.S., 2005. GLC2000: A new approach to global land cover mapping from Earth observation data. *International Journal of Remote Sensing* 26:1959-1977.
- Boyd, D.S. & Danson, F.M., 2005. Satellite remote sensing of forest resources: three decades of research development. *Progress in Physical Geography* 29:1-26
- Bray, D.B., & Klepeis, P., 2005. Deforestation, forest transitions, and institutions for sustainability in Southeastern Mexico, 1900-2000. *Environment and History* 11:195-223.
- Cannon, C.H., Peart, D.R., & Leighton, M., 1998. Tree species diversity in commercially logged Bornean rainforest. *Science* 281:1366-1368.
- Carleer, A., & Wolf, E., 2004. Exploitation of very high resolution satellite data for tree species identification. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 70:135-140.
- Castillo-Santiago, M.A., Hellier, G., Tipper, R., & de Jong, B.H.J., 2007. Carbon emissions from land-use change: an analysis of causal factors in Chiapas, Mexico. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 12:1213–1235.
- Castillo-Santiago, M.A., Ricker, M., & de Jong, B.H.J., 2009. Estimation of tropical forest structure from SPOT-5 satellite images. *International Journal of Remote Sensing* En prensa.
- Chambers, J.Q., Asner, G.P., Morton, D.C., Anderson, L.O., Saatchi, S.S., Espírito-Santo, F.D.B., Palace, M., & Souza Jr., C., 2007. Regional ecosystem structure

- and function: ecosystem insights from remote sensing of tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 22:414-423
- Chazdon, R.L., 1998. Tropical forest—Log'em or leave'em?. *Science* 281:1295-1296.
- Cochrane, M.A., & Schulze, M.D., 1999. Fire as a recurrent event in tropical forest of the eastern Amazon: effects on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica* 31:2-16.
- Colwell, R. K., 2006. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. URL<purl.oclc.org/estimates>.
- Congalton, R.G., 1991. A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote Sensing of the Environment* 37:35-46.
- Cramer, V.A., Hobbs R.J. & Standish, R.J., 2008. What's new about old fields?, Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 23:104-112.
- DeFries, R., 2008. Terrestrial vegetation in the coupled Human-Earth system: contributions of remote sensing. *Annual Review of Environment and Resources* 33:369-390.
- de Jong, B.H.J, Hellier, A., Castillo-Santiago, M.A., & Tipper, R., 2005. Application of the "CLIMAFOR" approach to estimate baseline carbon emission of a forest conservation project in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 10:265-278
- de Jong, B.H.J, Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, N., & Cairns, M.A., 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO* 29:504-511.
- de Vos, J., 1992. Una selva herida de muerte, historia reciente de la Selva Lacandona. En: Vázquez-Sánchez, M.A., & Ramos, M.A. (eds.). *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Publ. Esp. ECOSFERA, 1:267-286. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- de Vos, J., 2002. *Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona 1950-2000*. Fondo de Cultura Económica, Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social. México. 505 p.
- di Gregorio, A., & Jansen, L.J.M., 2000. *Land cover classification system (LCCS): Classification concepts and user manual*. Environment and Natural Resources Service, GCP/RAF/287/ITA Africover - East Africa Project and Soil Resources, Management and Conservation Service. FAO, Roma, 179 p.
- Eastman, J.R., 2006. *IDRISI Andes, Guide to GIS and image processing*. Clark Labs, Clark University. Worcester, MA. 327 p.
- FAO [Food and Agriculture Organization], 2001. *Global forest resources assessment 2000. Main report*. FAO Forestry paper. Roma, Italia, 479 pp.
- FAO [United Nations Food and Agriculture Organization], 1996. *Forest resources assessment 1990. Survey of tropical forest cover and study of change processes*. Number 130, Roma Italia, p.
- Ferguson, B.G., Vandermeer, J., Morales, H., & Griffith, D.M., 2003. Post-agricultural succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology* 17:818-828.

- Finegan, B., 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11:119-124
- Flamenco-Sandoval, A., Martínez-Ramos, M. & Maser, O.R., 2007. Assessing implications of land-use and land-cover change dynamics for conservation of a highly diverse tropical rain forest. *Biological Conservation* 138:131-145.
- Foody, G.M., 2003. Remote sensing of tropical forest environments: towards the monitoring of environmental resources for sustainable development. *International Journal of Remote Sensing* 24:4035-4046.
- Foody, G. M. & Hill, R.A., 1996. Classification of tropical forest classes from Landsat TM data. *International Journal of Remote Sensing* 17:2353-2367.
- García-Amaro, E., 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen* (5th edition). Instituto de Geografía de la UNAM. Mexico, DF. 90 p.
- González-Medrano, F., 2004. *Las comunidades vegetales de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto de Ecología, México. 2ª Edición, 82 p
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurements and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Grau, H.R., & Aide, M., 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* 13:16
- Guariguata, M.R., Chazdon, R.L., Denslow, J.L., Dupuy, J.M. & Anderson, L., 1997. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132:107-120.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Hecht, S.B., & Saatchi, S.S., 2007. Globalization and forest resurgence: Changes in forest cover in El Salvador. *BioScience*, 57:663-672.
- Houghton, R. A., Lawrence, K. T., Hackler, J. L., & Brown, S., 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology* 7:731-746.
- Hyde, P., Dubayah, R., Walker, W., Blair, J.B, Hofton, M., & Hunsaker, C., 2006. Mapping forest structure for wildlife habitat analysis using multi-sensor (LiDAR, SAR/InSAR, ETM+, Quickbird) synergy. *Remote Sensing of Environment* 10: 63-73.
- INE [Instituto Nacional de Ecología], 2006. Inventario nacional de emisiones de gases de efecto invernadero 1990 – 2002. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, 258 p.
- Kalácska, M., Sánchez-Azofeifa, A., Rivard, B., Calvo-Alvarado, J.C., Journet, A.R.P., Arroyo-Mora, J.P., & Ortiz-Ortiz, D., 2004, Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment* 91:134-152.
- Kalácska, M., Sánchez-Azofeifa, A., Rivard, B., Caelli, T., White, H.P., & Calvo-Alvarado, J.C., 2007, Ecological fingerprinting of ecosystem succession:

- Estimating secondary tropical dry forest structure and diversity using imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment* 108:82–96
- Katoh, M., 2004. Classifying tree species in a northern mixed forest using high-resolution IKONOS data. *Journal of Forest Research* 9:7-14.
- Kauffman, J.B., 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forest on eastern Amazon. *Biotropica* 23:219-224.
- Kerr, J.T., & Ostrovsky, M., 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution* 18:299-305
- Kimes, D.S., Nelson, R.F., Skole, D.L., & Salas, W.A., 1998. Accuracies in mapping secondary tropical forest age from sequential satellite imagery. *Remote Sensing of the Environment* 65: 112-120.
- Klooster, D., 2003. Forest transitions in Mexico: Institutions and forest in a globalized countryside. *The Professional Geographer* 55:227-237.
- Lambin, E.F., 1994. *Modelling deforestation processes: a review*. European Commission & European Space Agency, Luxemburgo, 113 p.
- Lambin, E. F., Geist H.J., & Lepers, E., 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources* 28:205-241
- Lande, R., Devries, P.J. & Walla, T.R., 2000. When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples. *Oikos* 89:601-605.
- Lee, N.J., & Nakane, K., 1996. Forest vegetation classification and biomass estimating based on Landsat TM data in a mountainous region of west Japan. En: H.L. Gholz, K. Nekane, y H. Shimoda (eds). *The use of remote sensing in the modeling of forest productivity*, pp. 159-171. Kluwer, Netherland.
- López, E., Bocco, G., Mendoza, M., & Duhau, E., 2001. Predicting land-cover and land-use change in the urban fringe: a case in Morelia city, Mexico. *Landscape and Urban Planning* 55:271-285.
- Lu, D., 2005. Aboveground biomass estimation using Landsat TM data in the Brazilian Amazon. *International Journal of Remote Sensing* 26:2509-2525.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Oxford. 255 p.
- Martin, P.H., Sherman, R.E., & Fahey, T.J., 2004. Forty years of tropical forest recovery from agriculture: structure and floristics of secondary and old-growth riparian forest in the Dominican Republic. *Biotropica* 36:297-317.
- Mas, J.F., Velázquez, A., Díaz-Gallegos, J.R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, C., Bocco, G., Castro, R., Fernández, T., & Pérez-Vega, A., 2004. Assessing land use/cover changes: a nationwide multidecade spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 5:249-261.
- Masera, O.R., Ordoñez, M.J., & Dirzo, R., 1997. Carbon emissions from mexican forest: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35:265-295.

- Mayaux, P., Holmgren, P., Achard, F., Eva, H., Stibing, H.J., & Branthomme, A. 2005. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360:373-384.
- McDermid, G.J., Franklin, S.E., & LeDrew, E.F., 2005. Remote sensing for large-area habitat mapping. *Progress in Physical Geography* 29:449-474
- Meave Del Castillo, J., 1990. *Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak*. INAH y CNCA. México, D.F. 147 p.
- Mendoza, E. & Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): Evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621–1641.
- Miles, L. & Kapos, V., 2008. Reducing greenhouse gas emissions from deforestation and forest degradation: Global land-use implications. *Science* 320:1454-1455
- Miranda, F. & Hernández-X, E., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 29: 29-179.
- Molino, J.F., & Sabatier, D., 2001, Tree diversity in tropical rain forest: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702-1704
- Mullerried, F.K.G., 1982. *Geología de Chiapas* (2nd edition). Gobierno del Estado de Chiapas. 66-67 pp.
- Nagendra, H., 2001. Using remote sensing to assess biodiversity. *International Journal of Remote Sensing* 22:2377-2400
- Neef, T., Vieira Dutra, L., dos Santos, J.R., da Costa Freitas, C., & Spinelli Araujo, L., 2005. Tropical forest measurement by interferometric height modeling and P-band radar backscatter. *Forest Science* 51:585-594.
- Nelson, R.F., Kimes, D.S., Salas, W.A., & Routhier, M., 2000. Secondary forest age and tropical forest biomass estimation using Thematic Mapper imagery. *BioScience* 50: 419-431.
- Ochoa-Gaona, S., Hernández-Vázquez, F., De Jong, B.H.J., & Gurri-García, F.D., 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación de sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:65-80
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'hara, B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., & Wagner, H., 2008. *vegan: Community Ecology Package. R package ver 1.15-0*. <http://vegan.r-forge.r-project.org/>
- Paegelow, M., & Camacho-Olmedo, M.T., 2005. Possibilities and limits of prospective GIS land cover modelling – a compared case study: Garrotxes (France) and Alta Alpujarra Granadina (Spain). *International Journal of Geographical Information Science* 19 (6):697-722.
- Palacio-Prieto, J.L., Bocco, G., Velázquez, A., Mas, J.F., Takaki-Takaki, F., Victoria, A., Luna-González, L., Gómez-Rodríguez, G., López-García, J., Palma, M., Trejo-Vázquez, I., Peralta, A., Prado-Molina, J., Rodríguez-Aguilar, A., Mayorga-Saucedo, R., & González-Medrano, F., 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía* 43:183-203

- Peña-Claros, M., 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35:450-461
- Pontius Jr, R.G., & Schneider, L.C., 2001. Land cover change model validation by an ROC method for the Ipswich watershed, Massachusetts, USA. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 85:239-248.
- Potapov, P., Yaroshenko, A., Turubanova, S., Dubinin, M., Laestadius, L., Thies, C., Aksekov, D., Egorov, A., Yesipova, Y., Glushkov, I., Karpachevskiy, Kostikova, A., Manishsa, A., Tsybikova y Zhuravleva, I., 2008. Mapping the world's intact forest landscapes by remote sensing. *Ecology and Society* 13:51. [online] URL:<http://www.ecologyandsociety.org/vol137iss2/art51/>
- R Development Core Team, 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Ramette, A. 2007. Multivariate analysis in microbial ecology. *FEMS Microbiological Ecology* 62:142-160.
- Ramírez-Marcial, N., Ochoa-Gaona S., & de Jong B.H.J., 1996. *Fragmentación forestal y la vegetación de la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Reporte técnico, ECOSUR, San Cristóbal de las Casas, Chiapas. 19 p.
- Reiners, W.A., Bouwman, A.F., Parsons, W. F. J. & Keller, M., 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: Changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4:363-377
- Ricker, M., Ramírez-Krauss, I., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Ramos, C.H., González-Medellín, G., Gómez-Rodríguez, G., Palacio-Prieto, J.L., & Hernández, H.M., 2007. Optimizing conservation of forest diversity: a country-wide approach in Mexico. *Biodiversity and Conservation* 16:1927-1957.
- Sala, O.E., Chapin III, F.S., Armesto J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo. R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L., Jackson, R.B., Kinsing, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774
- Saldarriaga, J.G., Darrell, C.W., Tharp, M.L. & Uhl, C., 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76:938-958.
- Schneider, L.C. & Pontius Jr., R.G., 2001. Modeling land-use change: the case of the Ipswich watershed, Massachusetts, USA. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 85:83-94.
- Semarnap [Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca], 2000. *Atlas Cibernético de la Selva Lacandona. Historia del impacto ecológico*. <<http://www.centrogeo.org.mx/ciberatlas/lacandona/>>
- SFF [Subsecretaría Forestal y de la Fauna], 1976. *Inventario Forestal del Estado de Chiapas*. Dirección General del Inventario Nacional Forestal - Subsecretaría Forestal y de la Fauna. Mexico.
- Thenkabail, P.S., Hall, J., Lin, T., Ashton, M.S., Harris, D., & Enclona, E.A., 2003. Detecting floristic structure and pattern across topographic and moisture gradients in a mixed species Central African forest using IKONOS and Landsat-

7 ETM+ images. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 4:255-270.

- Thompson, J., Brokaw, N., Zimmerman, J.K., Waide, R.B., Everham Iii, E.M., Lodge, D.J., Taylor, C.M., García-Montiel, D. & Marcheterre, F., 2002. Land use history, environment, and tree composition in a tropical forest. *Ecological Applications* 12:1344-1363.
- Tucker, C.J., 1979. Red and photographic infrared linear combination for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* 8:127–150.
- Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., y Steininger, M., 2003, Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18:306-314
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F., 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 22:663-674.
- Veldkamp, A. & Lambin, E.F., 2001. Predicting land-use change. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 85:1-6.
- Verstraete, M. & Pinty, B., 1996. Designing optimal spectral indexes for remote sensing applications. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 34, 1254–1265.
- Vieira, I.C.G., de Almeida, A.S., Davidson, E.A., Stone, T.A., de Carvalho, C.J.R., & Guerrero, J.B., 2003. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazônia. *Remote Sensing of the Environment* 87: 470-481.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499
- Wijdeven, M.J. & Kuzee, M.E., 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8:414-424.

ANEXOS

ANEXO 1. DESCRIPCIÓN DE LOS TIPOS DE VEGETACIÓN.

En esta sección se describen algunas características de los tipos de vegetación empleados en la elaboración del mapa de la cobertura del suelo en Marqués de Comillas.

Selva mediana subperennifolia y subcaducifolia. Son bosques cuyos elementos arbóreos dominantes alcanza alturas entre 15 y 30 m. Algunas de las especies arbóreas que frecuentemente se encuentran en ambas selvas son: *Dialium guianense*, *Sabal mauritiiformis*, *Brosimum alicastrum*, *Ampelocera hottlei*, *Coccoloba belizensis*, *Guarea glabra*, *Blepharidium mexicanum*, *Terminalia amazonia*, *Licania platypus*, *Pouteria durlandii*, *Guarea glabra subsp. excelsa*, *Ficus obtusifolia*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Garcinia intermedia*, *Licania hypoleuca*, *Acacia gentlei*, *Castilla elástica*, *Bursera simaruba*, *Spondias mombin*, *Posoqueria latifolia*, *Vatairea lundellii*, *Vitex gaumeri*, entre otras. Las figuras 1 y 2 muestran dos aspectos de las selvas mediana, un sotobosque con abundancia de palmas y un árbol de canacoite (*Bravaisia integerrima*), esta última una especie que prospera en zonas inundables.



Figura 1. Sotobosque de una selva mediana



Figura 2. Árbol de *Bravaisia integerrima* en una selva mediana.

Selva alta perennifolia o alta subperennifolia. En estos tipos de bosques, los árboles dominantes pueden alcanzar alturas superiores a los 30 m, se localizan generalmente sobre suelos profundos, de textura media. De acuerdo a la proporción de árboles que pierden follaje, se clasifican en perennifolias y subperennifolias. No se encontraron diferencias florísticas aparentes entre estos dos tipos de bosques; algunas de las especies arbóreas representativas son: *Dialium guianense*, *Sabal mauritiiformis*, *Brosimum alicastrum*, *Guarea glabra*, *Pouteria durlandii*, *Garcinia intermedia*, *Posoqueria latifolia*, *Castilla elastica*, *Quararibea funebris*, *Cojoba arborea*, *Ampelocera hottlei*, *Faramea occidentalis*, *Blepharidium mexicanum*, *Licania platypus*, *Schizolobium parahyba*, *Guarea glabra subesp excelsa*, *Vatairea lundellii*, entre otras.



Figura 3. Árbol de *Vatairea lundellii* en una Selva alta.



Figura 4. Selva mediana subcaducifolia perturbada siete años antes por incendios forestales.

Bosque secundario. Se definieron como tal los fragmentos de vegetación arbóreas cuya altura del dosel fue superior a los cinco metros. Las especies que conforman el bosque

secundario son diversas, la composición dependerá de su edad y uso anterior o de la perturbación que les dio origen. En los bosques con uso agrícola se pueden encontrar especies de crecimiento rápido tales como: *Spondias mombin*, *Cecropia obtusifolia*, *Sapium lateriflorum*, *Trichospermum mexicanum*, *Schizolobium parahyba*. Los bosques secundarios derivados de incendios forestales presentan una combinación de especies de crecimiento rápido y especies del bosque maduro, la figura 4 muestra un ejemplo de este último caso. En la figura 5 se muestra un bosque secundario de 18 años de edad, cuyo uso anterior fue agricultura.



Figura 5. Bosque secundario de 18 años de edad.

Bosque ripario. Son comunidades arbóreas aledañas a los escurrimientos o en zonas que se inundan temporalmente durante el período de lluvias. Una característica de este tipo de vegetación es la abundancia de palmas de corozo y especies arbóreas tolerantes a las inundaciones tales como el zapote de agua (*Pachira aquatica*) y el barí (*Calophyllum brasiliense*). En áreas en donde la permanencia de agua es mayor, este tipo de vegetación cede su lugar a los jimbales o a rodales puros de zapote de agua.

Selvas bajas subperenifolias. Este tipo de vegetación presenta una distribución muy restringida, los únicos fragmentos se encuentran al este del poblado Playón de la Gloria,

sobre una serie de lomeríos que siguen la dirección sur-noroeste. No fue posible tomar información de campo sobre este tipo de vegetación, por lo que la única información de referencia para calificarlas como tal, fueron las fotografías aéreas.



Figura 6. Aspecto de un Jimbal a la orilla de un escurrimiento.

Comunidades subacuáticas. Las comunidades subacuáticas tales como los jimbales, tulares y popales, se encuentran en áreas muy restringidas en la región aledañas a los ríos y cuerpos de agua. Uno de sus elementos característicos de los **jimbales** es una gramínea conocida localmente como jimba (*Bambusa longifolia*), cuya abundancia le da el nombre a esta comunidad. Aún cuando predominan elementos arbustivos en su composición, también se encuentran elementos arbóreos dispersos, ocupan una extensión cercana al 1% (1,761 ha). En la figura 6 muestra una imagen de esta comunidad, se puede observar también la presencia frecuente de palmas de Corozo (*Attalea butyracea*). Los **popales** son comunidades herbáceas que se caracterizan por la abundancia de la especie *Thalia geniculata*, ocupan una extensión restringida 0.2% (326 ha). Los **tulares**, por otra parte, se refieren a las comunidades herbáceas dominadas por la especie *Typha dominguensis*, su distribución está limitada a pequeñas cuerpos de agua intermitentes ocupando 0.2% del territorio (479 ha), principalmente en la parte norte de Marqués (véase Figura 7).

Las sabanas se refieren a aquella cobertura de suelo en donde predominan gramíneas con árboles dispersos. Se les localiza sobre suelos muy delgados con un horizonte rocoso a escasa profundidad. La figura 8 muestra un panorama de esta cobertura. Generalmente se presenta en pequeños manchones dentro de las selvas medianas, ocupando un 0.4% del territorio (819 ha).



Figura 7. Aspecto de un Tular sobre un cuerpo de agua intermitente.



Figura 8. Imagen de una Sabana.

ANEXO 2. LISTADO DE ESPECIES LEÑOSAS REGISTRADAS EN 93 PARCELAS DE 0.1 HECTÁREA.

Familia	Especies	Forma de vida	DAP max (cm)	Altura max (m)	
ACANTHACEAE	<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl). Sm.	Arbusto			
	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	Árbol	30	19	
	<i>Louteridium mexicanum</i> (Baill.) Standl	Arbusto			
AMARANTHACEAE	<i>Iresine arbuscula</i> Uline & W.L. Bray	Árbol	11	6	
ANACARDIACEAE	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Árbol	27	21	
	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i> Krug & Urb.	Árbol	24	13	
	<i>Spondias mombin</i> L.	Árbol	27	21	
ANNONACEAE	<i>Annona scleroderma</i> Saff.	Árbol	22	20	
	<i>Cymbopetalum mayanum</i> Lundell	Árbol	20	19	
	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill.	Árbol	26	22	
	<i>Rollinia membranacea</i> Triana & Planch.	Árbol	35	23	
APOCYNACEAE	<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	Árbol	20	13	
	<i>Aspidosperma cruentum</i> Woodson	Árbol	20	14	
	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	Árbol	43	22	
	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	Árbol	43	19	
	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	Árbol			
AQUIFOLIACEAE	<i>Tabernaemontana chrysocarpa</i> S.F. Blake	Árbol			
	<i>Thevetia ahouai</i> (L.) A. DC.	Arbusto	11	10	
	<i>Ilex valerioi</i> Standl.	Árbol	18	12	
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne & Planch.	Árbol			
ARECACEAE	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyer. & Frodin	Árbol			
	<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L. f.) Wess. Boer	Palma	64	16	
	<i>Bactris baculifera</i> Karw. ex Mart.	Palma	5	8	
	<i>Bactris balanoidea</i> (Oerst.) H. Wendl.	Palma			
	<i>Chamaedorea elegans</i> Mart.	Palma			
	<i>Chamaedorea ernesti-augusti</i> H. Wendl.	Palma			
	<i>Chamaedorea neurochlamys</i> Burret	Palma			
	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	Palma			
	<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. ex Mart.	Palma	5	6	
	<i>Cryosophila argentea</i> Bartlett	Palma			
	<i>Desmoncus chinantlensis</i> Liebm. ex Mart.	Palma			
	<i>Geonoma interrupta</i> (Ruiz & Pav.) Mart.	Palma	6	8	
	<i>Geonoma magnifica</i> Linden & H. Wendl. ex H.	Palma			
	<i>Sabal mauritiiformis</i> (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl.	Palma	39	33	
	BIGNONIACEAE	<i>Amphitecna apiculata</i> A.H. Gentry	Árbol	13	11
		<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G. Nicholson	Árbol		
<i>Tabebuia guayacan</i> (Seem.) Hemsl.		Árbol	9	9	
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.		Árbol	23	14	
BOMBACACEAE	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Árbol	141	45	
	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Árbol	27	19	
	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Árbol	113	17	

Familia	Especies	Forma de vida	DAP max (cm)	Altura max (m)
	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	Árbol	22	26
	<i>Quararibea gentlei</i> Lundell	Árbol	23	14
	<i>Quararibea yunckeri</i> Standl.	Árbol		
BORAGINACEAE	<i>Bourreria oxyphylla</i> Standl.	Árbol	50	13
	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Árbol	45	29
	<i>Cordia stellifera</i> I. M. Johnst.	Árbol	33	18
BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Árbol	90	28
	<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	Árbol	11	9
	<i>Protium glabrescens</i> Swart	Árbol	40	13
	<i>Protium multiramiflorum</i> Lundell	Árbol	30	32
CAPPARIDACEAE	<i>Capparis tuerckheimii</i> Donn. Sm.	Arbusto		
CARICACEAE	<i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn. Sm.) Woodson	Árbol	10	10
CECROPIACEAE	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Árbol	27	18
CELASTRACEAE	<i>Maytenus schippii</i> Lundell	Arbusto		
	<i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell	Árbol		
CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella americana</i> L.	Árbol	40	22
	<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Árbol		
	<i>Licania hypoleuca</i> Benth.	Árbol	29	16
	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	Árbol	107	39
CLUSIACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Árbol	83	45
	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	Árbol	23	20
	<i>Garcinia parviflora</i> Benth.	Árbol		
	<i>Vismia camparaguey</i> Sprague & L. Riley	Árbol	5	6
COMBRETACEAE	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	Árbol	75	33
DILLENACEAE	<i>Davilla kunthii</i> A. St.-Hil.	Liana		
	<i>Tetracera volubilis</i> L.	Liana	20	
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	Arbusto		
	<i>Acalypha macrostachya</i> Jacq.	Arbusto		
	<i>Acalypha skutchii</i> I. M. Johnst.	Arbusto		
	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Árbol	28	10
	<i>Croton glabellus</i> L.	Árbol	21	10
	<i>Croton nitens</i> Sw.	Árbol	20	13
	<i>Drypetes brownii</i> Standl.	Árbol		
	<i>Mabea occidentalis</i> Benth.	Árbol		
	<i>Pera barbellata</i> Standl.	Árbol		
	<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	Árbol	50	28
	<i>Sapium macrocarpum</i> Müll. Arg.	Árbol	21	13
	<i>Sebastiania longicuspis</i> Standl.	Árbol	22	18
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia nítida</i> (L.) Jacq.	Arbusto		
	<i>Laetia thamnia</i> L.	Árbol	5	
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	Árbol		
	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	Árbol	23	16
LAURACEAE	<i>Beilschmiedia hondurensis</i> Kosterm.	Árbol	5	5
	<i>Licaria capitata</i> (Schltdl. & Cham.) Kosterm.	Árbol	12	12
	<i>Licaria peckii</i> (I.M. Johnst.) Kosterm.	Árbol	38	15
	<i>Nectandra ambigens</i> Rol. ex Rottb.	Árbol	23	13
	<i>Nectandra leucocome</i> Rohwer	Árbol	30	30
	<i>Nectandra longicaudata</i> (Lundell) C.K. Allen	Árbol		

Familia	Especies	Forma de vida	DAP max (cm)	Altura max (m)
	<i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen	Árbol	35	24
	<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	Árbol	20	20
	<i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez	Árbol	32	17
	<i>Persea americana</i> Mill.	Árbol	54	23
LEGUMINOSAE	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	Árbol		
	<i>Acacia gentlei</i> Standl.	Árbol	21	22
	<i>Acacia mayana</i> Lundell	Árbol		
	<i>Acacia polyphylla</i> DC.	Árbol	65	26
	<i>Acacia usumacintensis</i> Lundell	Árbol		
	<i>Acosmium panamense</i> (Benth.) Yakovlev	Árbol	60	24
	<i>Albizia leucocalyx</i> (Britton & Rose) L. Rico	Árbol	89	36
	<i>Andira galeottiana</i> Standl.	Árbol	28	22
	<i>Bauhinia divaricata</i> L.	Arbusto		
	<i>Bauhinia herrerae</i> (Britton & Rose) Standl. & Steyerm.	Árbol	5	4
	<i>Bauhinia rubeleruziana</i> Donn. Sm.	Árbol		
	<i>Calliandra houstoniana</i> (Mill.) Standl.	Arbusto		
	<i>Calliandra tergemina</i> var. <i>emarginata</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Barneby	Árbol		
	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	Árbol	80	45
	<i>Cojoba haematoloba</i> L. Rico	Árbol		
	<i>Dalbergia</i> aff. <i>cubilquitzensis</i> (Donn. Sm.) Pittier	Árbol		32
	<i>Dalbergia stevensonii</i> Standl.	Árbol	65	20
	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Árbol	37	37
	<i>Erythrina americana</i> Mill.	Árbol	92	11
	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	Árbol	30	12
	<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	Árbol	15	22
	<i>Inga pavoniana</i> G. Don	Árbol	60	17
	<i>Inga sapindoides</i> Willd.	Árbol	31	12
	<i>Inga vera</i> Willd.	Árbol	25	20
	<i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl.	Árbol	27	20
	<i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell	Árbol	51	31
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Árbol	40	13
	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.	Árbol	27	
	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Arbusto		
	<i>Ormosia schippii</i> Pierce ex Standl. & Steyerm.	Árbol		
	<i>Platymiscium dimorphandrum</i> Donn. Sm.	Árbol		
	<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl.	Árbol	26	26
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Árbol	26	21
	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	Árbol	85	37
	<i>Senna peralteana</i> (Kunth) H.S. Irwin & Barneby	Árbol	5	
	<i>Swartzia guatemalensis</i> (Donn. Sm.) Pittier	Árbol		
	<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	Árbol	90	34
LILIACEAE	<i>Dracaena americana</i> Donn. Sm.	Árbol		
MALPIGHIACEAE	<i>Bunchosia guatemalensis</i> Nied.	Arbusto		
	<i>Bunchosia lanceolata</i> Turcz.	Arbusto	18	12
MALVACEAE	<i>Hampea stipitata</i> S. Watson	Árbol	7	
	<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	Arbusto		

Familia	Especies	Forma de vida	DAP max (cm)	Altura max (m)	
MELASTOMATACEAE	<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	Árbol			
	<i>Clidemia octona</i> (Bonpl.) L.O. Williams	Arbusto			
	<i>Miconia</i> aff. <i>flaviflora</i> Gleason	Arbusto	11	8	
	<i>Miconia</i> aff. <i>tomentosa</i> (Rich.) D. Don ex DC.	Arbusto	12	10	
	<i>Miconia hondurensis</i> Donn. Sm.	Árbol	14	9	
	<i>Miconia impetiolaris</i> (Sw.) D. Don ex DC.	Árbol	14	6	
	<i>Miconia triplinervis</i> Ruiz & Pav.	Árbol	12	9	
	<i>Mouriri exilis</i> Gleason	Árbol	21	15	
	<i>Mouriri gleasoniana</i> Standl.	Árbol			
	<i>Mouriri myrtilloides</i> (Sw.) Poir.	Árbol	10	9	
	MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i> L.	Árbol	12	28
		<i>Guarea glabra</i> Vahl	Árbol	35	22
		<i>Guarea glabra</i> subsp. <i>excelsa</i> (Kunth) T.D. Penn.	Árbol	37	37
<i>Swietenia macrophylla</i> King		Árbol	164	43	
<i>Trichilia chirriactensis</i> (Standl. & Steyerem.) T.D. Penn.		Árbol			
<i>Trichilia minutiflora</i> Standl.		Árbol			
<i>Trichilia montana</i> Kunth		Árbol			
MONIMIACEAE		<i>Mollinedia guatemalensis</i> Perkins	Arbusto		
	<i>Siparuna nicaraguensis</i> Hemsl.	Arbusto			
MORACEAE	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Árbol	90	35	
	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	Árbol			
	<i>Brosimum panamense</i> (Pittier) Standl. & Steyerem.	Árbol	32	22	
	<i>Castilla elástica</i> Sessé ex Cerv.	Árbol	78	29	
	<i>Ficus colubrinae</i> Standl.	Árbol	11		
	<i>Ficus glabra</i> Vell.	Árbol	51	27	
	<i>Ficus insipida</i> Willd.	Árbol	41	18	
	<i>Ficus obtusifolia</i> Kunth	Árbol	107	27	
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	Árbol			
	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	Árbol	22	20	
	<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	Árbol	19	15	
	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	Árbol	19	16	
	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	Árbol	13	14	
MYRISTICACEAE	<i>Compsonura spruce</i> (A. DC.) Warb.	Árbol			
	<i>Virola koschnyi</i> Warb.	Árbol			
MYRSINACEAE	<i>Gentlea micranthera</i> (Donn. Sm.) Lundell	Arbusto			
	<i>Parathesis belizensis</i> Lundell	Arbusto			
	<i>Parathesis serrulata</i> (Sw.) Mez	Arbusto			
MYRTACEAE	<i>Calyptanthes karlingii</i> Standl.	Árbol			
	<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	Árbol	35	22	
	<i>Eugenia capuloides</i> Lundell	Árbol	16	11	
	<i>Eugenia koepperi</i> Standl.	Árbol	20	15	
	<i>Eugenia trikii</i> Lundell	Arbusto			
	<i>Myrcia leptoclada</i> DC.	Árbol			
	<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	Árbol	13	10	
	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	Árbol			

Familia	Especies	Forma de vida	DAP max (cm)	Altura max (m)
	<i>Psidium guajava</i> L.	Árbol		
NYCTAGINACEAE	<i>Neea psychotrioides</i> Donn. Sm.	Arbusto		
OCHNACEAE	<i>Ouratea lucens</i> (Kunth) Engl.	Arbusto	17	10
OLEACEAE	<i>Linociera oblanceolata</i> B.L. Rob.	Árbol		
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora serratifolia</i> L.	Vine		
PIPERACEAE	<i>Piper aequale</i> Vahl	Arbusto		
	<i>Piper aeruginosibaccum</i> Trel.	Arbusto		
	<i>Piper amalago</i> L.	Arbusto		
	<i>Piper hispidum</i> Sw.	Arbusto		
	<i>Piper psilorhachis</i> C. DC.	Arbusto	10	17
	<i>Piper yzabalanum</i> C. DC.	Arbusto	5	6
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba belizensis</i> Standl.	Árbol	52	20
RHIZOPHORACEAE	<i>Cassipourea elliptica</i> (Sw.) Poir.	Árbol	28	18
RUBIACEAE	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A. Rich. ex DC.	Árbol	5	6
	<i>Alseis yucatanensis</i> Standl.	Árbol		
	<i>Blepharidium mexicanum</i> Standl.	Árbol	59	32
	<i>Chione chiapasensis</i> Standl.	Árbol		
	<i>Coffea Arabica</i> L.	Arbusto		
	<i>Exostema mexicanum</i> A. Gray	Árbol	17	12
	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	Árbol	36	19
	<i>Genipa americana</i> L.	Árbol	11	8
	<i>Guettarda combsii</i> Urb.	Árbol	50	18
	<i>Guettarda macrosperma</i> J. D. Smith	Arbusto		
	<i>Guettarda tikalana</i> Lundell	Arbusto		
	<i>Hamelia axillaris</i> Sw.	Arbusto		
	<i>Hamelia patens</i> Jacq.	Arbusto		
	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	Árbol	34	20
	<i>Psychotria acuminata</i> Benth.	Árbol		
	<i>Psychotria</i> aff. <i>simuarum</i> Standl.			
	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	Árbol	23	10
	<i>Psychotria costivenia</i> Griseb.	Arbusto		
	<i>Psychotria lanceolata</i> Nutt.	Arbusto		
	<i>Psychotria limonensis</i> K. Krause	Arbusto	10	8
	<i>Psychotria lundelli</i> Standl.	Árbol		
	<i>Psychotria marginata</i> Sw.	Arbusto		
	<i>Psychotria pubescens</i> Sw.	Arbusto		
	<i>Psychotria trichotoma</i> M. Martens & Galeotti	Arbusto		
	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	Árbol	13	7
	<i>Rondeletia stachyoidea</i> Donn. Sm.	Árbol	6	5
	<i>Rudgea cornifolia</i> (Kunth) Standl.	Arbusto	7	6
	<i>Simira lancifolia</i> (Lundell) Knobl	Árbol	30	22
	<i>Simira multiflora</i> (Lundell) E. Martínez & Borhidi (= <i>Sickingia multiflora</i> Lundell)	Árbol	37	20
	<i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyerm.	Árbol	16	12
RUTACEAE	<i>Amyris</i> aff. <i>brenesii</i> Standl.	Arbusto		
	<i>Zanthoxylum belizense</i> Lundell	Árbol	7	6
	<i>Zanthoxylum procerum</i> Donn. Sm.	Árbol	48	37
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	Árbol	44	24

Familia	Especies	Forma de vida	DAP max (cm)	Altura max (m)
SAPINDACEAE	<i>Allophylus cominia</i> (L.) Sw.	Arbusto		
	<i>Cupania belizensis</i> Standl.	Árbol	5	6
	<i>Cupania dentate</i> DC.	Árbol		
	<i>Cupania macrophylla</i> Mart.	Árbol	24	10
	<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton.	Árbol		
	<i>Sapindus saponaria</i> L.	Árbol	39	12
	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegees ex Standl.	Árbol	40	15
SAPOTACEAE	<i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly	Árbol		
	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	Árbol	54	24
	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Árbol		
	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	Árbol	28	26
	<i>Pouteria lundellii</i> (Standl.) L.O. Williams	Árbol		
	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	Árbol	20	17
	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	Árbol	80	35
SIMAROUBACEAE	<i>Picramnia antidesma</i> Sw.	Árbol		
	<i>Picramnia teapensis</i> Tul.	Árbol		
	<i>Quassia amara</i> L.	Arbusto		
	<i>Simarouba glauca</i> DC.	Árbol	42	16
SOLANACEAE	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	Árbol	24	15
STERCULIACEAE	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Árbol	22	12
	<i>Theobroma cacao</i> L.	Árbol	19	8
THEOPHRASTACEAE	<i>Deherainia smaragdina</i> (Planch. ex Linden) Decne.	Arbusto		
THYMELAEACEAE	<i>Daphnopsis megacarpa</i> Nevling & Barringer	Árbol		
TILIACEAE	<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	Árbol	26	12
	<i>Carpodiptera ameliae</i> Lundell	Árbol		
	<i>Luehea seemanii</i> Triana & Planch.	Árbol	60	25
	<i>Mortoniendron guatemalense</i> Standl. & Steyerem.	Árbol		
	<i>Mortoniendron vestitum</i> Lundell	Árbol		
	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	Árbol	34	20
TURNERACEAE	<i>Erblichia odorata</i> Seem.	Árbol	50	22
ULMACEAE	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	Árbol	68	33
	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J. F. Leroy	Árbol	39	26
URTICACEAE	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	Arbusto		
VERBENACEAE	<i>Petrea volubilis</i> L.	Liana		
	<i>Rehdera penninervia</i> Standl. ex Moldenke	Árbol	40	12
	<i>Vitex gaumeri</i> Greenm.	Árbol	95	23
VIOLACEAE	<i>Orthion subsessile</i> (Standl.) Steyerem. & Standl.	Arbusto	20	11
	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	Árbol		
	<i>Rinorea hummelii</i> Sprague	Árbol	17	12
VOCHYSIACEAE	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Árbol	84	37

Géneros correspondientes a individuos no identificados

Familia	Género	Forma de vida	Estrato
APOCYNACEAE	Tabernaemontana sp.	Árbol	Bajo
ARECACEAE	Chamaedorea sp.	Palma	Bajo
ASTERACEAE	Vernonia sp.	Arbusto	Bajo
ERYTHROXYLACEAE	Erythroxylum sp.	Arbusto	Bajo
FLACOURTIACEAE	Casearia sp.	Árbol	Bajo
	Pleuranthodendron sp.	Árbol	Medio
LAURACEAE	Aiouea sp.	Árbol	Bajo
	Cinnamomum sp.	Árbol	Medio
	Nectandra sp.	Árbol	Medio
LEGUMINOSAE	Acacia sp.		
	Andira sp.	Árbol	
	Cassia sp.		
	Inga sp.	Árbol	Medio
	Lonchocarpus sp.	Árbol	Medio
	Platymiscium sp.	Árbol	Medio
MELASTOMATACEAE	Clidemia sp.		
	Miconia sp.	Arbusto	
MELIACEAE	Trichilia sp.		
MORACEAE	Ficus sp.	Árbol	Medio
MYRSINACEAE	Ardisia sp.	Arbusto	Bajo
MYRTACEAE	Calyptranthes sp.	Árbol	Bajo
	Eugenia sp.		
NYCTAGINACEAE	Pisonia sp.		Medio
OCHNACEAE	Ouratea sp.		
OPILIAEAE	Agonandra sp.	Árbol	Medio
PIPERACEAE	Piper sp.	Arbusto	Bajo
RUBIACEAE	Psychotria sp.		
SAPINDACEAE	Cupania sp.		
VITACEAE	Vitis sp.	Bejuco	Medio

ANEXO 3. ACRÓNIMOS Y NOMBRES DE LAS ESPECIES USADAS EN LOS GRÁFICOS DE ORDENACIÓN.

Acrónimo	Especies	Acrónimo	Especies
Acacgent	<i>Acacia gentlei</i>	Mourexil	<i>Mouriri exilis</i>
Acospana	<i>Acosmium panamense</i>	Mourmyrt	<i>Mouriri myrtilloides</i>
Albileuc	<i>Albizia leucocalyx</i>	Nectlund	<i>Nectandra lundellii</i>
Alchlati	<i>Alchornea latifolia Sw.</i>	Ouraluce	<i>Ouratea lucens</i>
Ampehott	<i>Ampelocera hottlei</i>	Pachaqua	<i>Pachira aquatica</i>
Andigale	<i>Andira galeottiana</i>	Platyuca	<i>Platymiscium yucatanum</i>
Apeitibo	<i>Apeiba tibourbou</i>	Posolati	<i>Posoqueria latifolia</i>
Aspimega	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Poutdurl	<i>Pouteria durlandii</i>
Astrgrav	<i>Astronium graveolens</i>	Protglab	<i>Protium glabrescens</i>
Blep mexi	<i>Blepharidium mexicanum</i>	Protmult	<i>Protium multiramiflorum</i>
Brosalic	<i>Brosimum alicastrum</i>	Pseuoxyyp	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>
Bros pana	<i>Brosimum panamense</i>	Psyccchia	<i>Psychotria chiapensis</i>
Burssima	<i>Bursera simaruba</i>	Psyclimo	<i>Psychotria limonensis</i>
Calobras	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Quarfune	<i>Quararibea funebris</i>
Casselli	<i>Cassipourea elliptica</i>	Rehd penn	<i>Rehdera penninervia</i>
Cecrobtu	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Rinohumm	<i>Rinorea hummelii</i>
Coccbeli	<i>Coccoloba belizensis</i>	Sapilate	<i>Sapium lateriflorum</i>
Cojoarbo	<i>Cojoba arborea</i>	Schipara	<i>Schizolobium parahyba</i>
Cordstel	<i>Cordia stellifera</i>	Serjmacr	<i>Serjania macrocarpa</i>
Dalbcubi	<i>Dalbergia aff. cubilquitzensis</i>	Simaglau	<i>Simarouba glauca</i>
Dalbstev	<i>Dalbergia stevensonii</i>	Simimult	<i>Simira multiflora</i>
Dialguia	<i>Dialium guianense</i>	Sponmomb	<i>Spondias mombin</i>
Eugecapu.1	<i>Eugenia capuli</i>	Swiemacr	<i>Swietenia macrophylla</i>
Eugekoep	<i>Eugenia koepperi</i>	Taberose	<i>Tabebuia rosea</i>
Faraocci	<i>Faramea occidentalis</i>	Termamaz	<i>Terminalia amazonia</i>
Ficuobtu	<i>Ficus obtusifolia</i>	Tricmexi	<i>Trichospermum mexicanum</i>
Guarglab	<i>Guarea glabra</i>	Troprace	<i>Trophis racemosa</i>
Ingaur	<i>Inga laurina</i>	Vatalund	<i>Vatairea lundellii</i>
Ingavera	<i>Inga vera</i>	Vitegaum	<i>Vitex gaumeri</i>
Licahypo	<i>Licania hypoleuca</i>	Vochguat	<i>Vochysia guatemalensis</i>
Licapeck	<i>Licaria peckii</i>	Xylofrut	<i>Xylopia frutescens</i>
Lonccrue	<i>Lonchocarpus cruentus</i>	Zantproc	<i>Zanthoxylum procerum</i>
Loncguat	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Zantried	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>
Luehseem	<i>Luehea seemanii</i>	Zuelguid	<i>Zuelania guidonia</i>
Micohond	<i>Miconia hondurensis</i>		

ANEXO 4. Estimation of tropical forest structure from SPOT-5 satellite images¹

M. A. CASTILLO-SANTIAGO*†, M. RICKER‡ and B. H. DE JONG§

†El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, San Cristóbal de las Casas 29290, Chiapas, México.

‡ Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, México D.F. 04510, Mexico

§ El Colegio de la Frontera Sur, Carretera a Reforma Km 15.5. Ranchería Guineo 2da sección, Villahermosa 86280, Tabasco, Mexico

*Corresponding author. Email: mcastill@ecosur.mx

Predictions of tropical forest structure at the landscape level still present relatively high levels of uncertainty. In this study we explore the capabilities of high-resolution SPOT-5 XS images to estimate basal area, tree volume, and tree biomass of a tropical rainforest region in Chiapas, Mexico. SPOT-5 satellite images and forest inventory data from 87 sites were used to establish a multiple linear regression model. The 87 0.1-hectare plots covered a wide range of forest structures, including mature forest, with values from 74.7 to 607.1 t/ha. Spectral bands, image transformations and texture variables were explored as independent variables of a multiple linear regression model. The R^2 s of the final models were 0.58 for basal area, 0.70 for canopy height, 0.73 for bole volume, and 0.71 for biomass. A leave-one-out cross-validation produced a root mean square error (*RMSE*) of 5.02 m²/ha (relative *RMSE* of 22.8%) for basal area; 3.22 m (16.1%) for canopy height; 69.08 m³/ha (30.7%) for timber volume, and 59.3 t/ha (21.2%) for biomass. In particular the texture variable “variance of near-infrared” turned out to be an excellent predictor for forest structure variables.

Keywords: Tropical forest structure; Chiapas, Mexico; Linear regression; Biomass; SPOT-5.

1 Introduction

Traditionally the spatial distribution of biomass is estimated by means of extrapolation of information measured in sample plots, using maps of vegetation types. On a regional scale, however, the correlation between vegetation type and biomass can be poor, due to multiple factors that influence spatial distribution of biomass (Saatchi et al. 2007). The variation depends on factors such as soil type, topographic position (Clark and Clark 2000), soil nutrients (Laurance et al. 1999), and levels of human disturbance (Urquiza-Haas et al. 2007). As a result, high spatial variability in tropical forest structure occurs, with large uncertainties in estimating variables, such as basal area, volume, or biomass (Houghton et al. 2001, Saatchi et al. 2007). Remote sensing has been a promising method for assessing forest structure and biomass of large areas in a more exact way at a relatively low cost of ground-work. For inaccessible tropical forests, such methods are particularly attractive, and

¹ Este trabajo fue aceptado para su publicación en la revista *International Journal of Remote Sensing*.

have been the focus of several studies (Roy and Ravan 1996, Steininger 2000, Foody et al. 2001, Ingram et al. 2005).

Efforts have been carried out to evaluate the most appropriate imagery for spatial estimation of biomass or volume. Hyypä et al. (2000) concluded that airborne profiling radar and the AISA imaging spectrometer performed better than all satellite imagery. A disadvantage of airborne imagery, however, is that their spatial coverage is still very restricted and the costs can be prohibitive.

Optical high resolution images (such as Landsat or SPOT) are attractive to estimate continuous landscape variables, despite difficulties caused by frequent and extensive cloudiness in tropical regions. Compared with active sensors (radar), optical SPOT and Landsat TM images provide more information to estimate forest's basal area, volume, and mean height of forests (Hyypä et al. 2000). In comparison with the Landsat TM sensor, SPOT images provide better results when identifying forest cover and forest stand variables, as they have higher spatial resolution (Salajanu and Olson 2001). Few studies, however, have tested SPOT images to measure quantitative forest parameters, compared to studies that used Landsat, probably because Landsat is older and cheaper (Hyypä et al. 2000).

Most forest biomass and volume studies with satellite images have used only spectral characteristics of the image, concluding that one of the spectral regions most closely related to biomass is the middle infrared (Roy and Ravan 1996, Boyd et al. 1999, Steininger 2000, Ingram et al. 2005).

In addition to the simple spectral response, a number of derived indices, especially the so-called "spectral vegetation indices", have been employed to estimate biomass. All green plants strongly absorb visible electromagnetic radiation and reflect near-infrared radiation. Spectral vegetation indices have been developed to emphasize this difference by mathematically combining different spectral regions (Wulder 1998). The Simple Ratio (*SR*) is one of the oldest spectral vegetation indices, developed as a measurement of leaf area index in tropical forests (Jordan 1969). The Normalized Difference Vegetation Index (*NDVI*), initially proposed as a measure of photosynthetically active biomass of plant canopies (Tucker 1979), has also been employed to estimate some measures of vegetation density and to compensate for differences in illumination conditions. The soil-adjusted vegetation index (*SAVI*) was developed in order to minimize influence of soil brightness (Huete 1988). Finally, the Global Environment Monitoring Index (*GEMI*) seeks to eliminate undesirable atmospheric effects (Verstraete and Pinty 1996). The use of spectral vegetation indices to estimate forest structure variables, however, is not free from drawbacks. Sometimes, non-linear relationships between the index (e.g., the normalized difference vegetation index) and the forest variable (e.g., biomass) are found, reaching a plateau value at relatively low biomass densities. Higher biomass values can then not be distinguished anymore (Steininger 2000, Kalácska et al. 2004).

Spatial information within satellite images rarely has been used explicitly for modeling forest structure. Currently, due to a greater availability of high resolution images, the use of texture to model continuous forest variables has received increased interest. Texture of an image refers to the pattern of variation of values for brightness or shades of gray within the image (Musick and Grover 1990), increasing in this way the information content for image classification, and the spatial distribution of captured objects (Coburn and Roberts 2004, Lu 2005, Tuttle 2006, St-Louis et al. 2006).

Even when no formal mathematical definition for the quantification of texture exists, different approaches which extract textural information have been developed. Based

on the manner of obtaining the relation among neighboring pixels, “first-order texture” and “second-order texture” are distinguished. The first-order texture describes a statistical property, such as pixel variance or skewness within an area of the image (for example, a moving window of 3x3 pixels). Second-order texture works with two moving windows to calculate gray-level co-occurrence matrices (GLCM) (Haralick et al. 1973).

The process of calculating first order statistics is much simpler, but few studies have been carried out to compare the effectiveness of first-order statistics versus second-order statistics (Coburn and Roberts 2004). The value of texture variables depends on window size and spatial resolution. When pixel size corresponds to approximately 75% of the size of the objects on the ground, such as a tree crown, maximum values of local variance or texture are obtained (Woodcock and Strahler 1987).

The objective of our study was to assess the accuracy of SPOT-5 XS data for retrieval of forest stand structure variables in a tropical forest, after searching for the best combination of spectral and texture variables as predictors in a regression model.

2. Study area

The region known as Marques de Comillas is a physiographic region of the Lacandon rainforest in Chiapas, Mexico. Delimited by two rivers, the Usumacinta and the Lacantun, the region comprises 2,032 km², or approximately 15% of the Lacandon forest. Climate is hot and humid, with an average annual temperature of 24.3°C, and average annual precipitation of 2,960 mm, the majority of which falls from May to December (Garcia-Amaro 2004).

In the last 30 years, the region has suffered a dramatic loss of forest cover. A colonization program by the Federal Government in the 1970's stimulated the establishment of farm communities in forest-covered areas, promoting agriculture, agroforestry (cacao), and cattle ranching, which is currently the predominant rural activity. Within the Marques de Comillas region, ninety-four 1,000 m² plots were established in two rural communities (“ejidos”): La Corona (2,000 ha) and Reforma Agraria (2,500 ha).

La Corona is mainly covered with young secondary forest that regenerated after the 1998 forest fires. These fires destroyed the entire forest in some sites, and only the understory vegetation in others. Relief is flat, and about 60% of La Corona's area has finely textured shallow soils, originally covered with primary forest with less than 25 m canopy height. Where soils are more profound, the forest reached a height up to 30 m (e.g., trees of *Brosimum alicastrum*). There are also some savannas (natural pasture with isolated trees).

In Reforma Agraria, primary forest generally reaches a canopy height of more than 25 m. Agricultural fields abandoned about 20 years ago also contain some secondary forest. In this region, the forest has not been affected by the 1998 wildfire. Relief consists of low hills with profound clay soils.

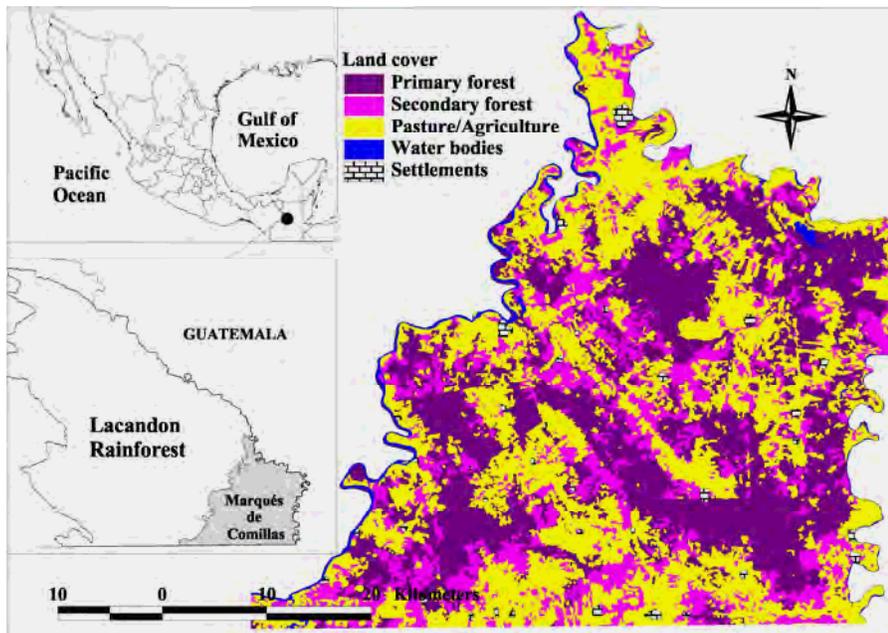


Figure 1. Location of Marqués de Comillas region.

3. Methods

3.1 Field data

A total of 94 circular plots were randomly distributed over the forested area of both communities (44 in La Corona and 50 in Reforma Agraria), where forest were delimited in the satellite images (later in the regression analysis, seven plots appeared as outliers and were discarded). The plots consisted of three concentric circles of 100 m² (11.3 m diameter), 500 m² (25.2 m), and 1,000 m² (35.7 m), respectively. In the smallest circle of 100 m², all trees with a DBH \geq 5 cm and a height of at least 1.3 m were identified and measured. In the 500 m² circle, only trees with a DBH \geq 10 cm were identified and measured, and in the 1000 m² circle, all trees with a DBH \geq 20 cm. Palms were included, but not lianas, as these in general did not reach the canopy. For each plot, geographic coordinates were measured with a GPS at its centres, soil textures were defined in three classes: fine, medium, and coarse; soil depth was also recorded in four classes 0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, and >30 cm; age of secondary forest and disturbance history were obtained from interviews with local people. All fieldwork was carried out from February to April 2005.

For each plot, the following variables were calculated: Basal area (*BA*), canopy height (*H*), bole volume (*Vol*), and above-ground biomass (*AGB*). Canopy height was calculated as the mean height of all trees in the last quartile of the tree height distribution. Bole volume for each tree was calculated using one of 16 volume regression equations, corresponding to 16 groups of species (Anonymous 1976). The regression models for tree volumes were derived from a sample of 3,610 trees, and most R²s ranged from 0.97 to 0.99; only one model had an R² below that range (0.93); the general structure of the models was $Volume = Exp[b_0 + b_1 Ln(DBH) + b_2 Ln(Height)]$, with b_i being the regression coefficients.

To calculate the above-ground biomass, only the trees with a diameter (*DBH*) \geq 10 cm were used. Species-specific wood density values for all species were obtained from Huerta and Becerra (1976), Barajas-Morales (1987), Barcenas (1995), Tamarit (1996),

Brown (1997), and Chave et al. (2006). In those cases where density values were not available for particular species, mean values for the same genus were used. After multiplying bole volume by its respective wood density, expansion factors proposed by Brown (1997) for tropical forests were applied to obtain the above-ground biomass per hectare.

3.2. Satellite image processing

We employed two multispectral SPOT-5 images with a spatial resolution of 10 m in the bands of near infrared (0.78-0.89 μm), red (0.61-0.68 μm), and green (0.50-0.59 μm), and 20 m in the middle-infrared band (1.58-1.75 μm). The two images had the K-J numbers 607/317 and 607/318, both taken on 28 January 2005 at 16:10, at an incidence angle of 29.7°. Both images were cloud-free above the area of interest, and of excellent radiometric quality. The images were geometrically corrected using terrestrial control points, determined with a differential GPS.

Atmospheric correction was carried out using two methods, the improved Dark Object Subtraction (Chavez 1996) and the Fast Line-of-sight Atmospheric Analysis of Spectral Hypercube (FLAASH). The latter is based on the MODTRAN4 atmospheric correction model (Anonymous 2006). Both methods produced similar results, in terms of their correlation between bands and forest structure variables. Therefore, we opted for using only the simpler Dark Object Subtraction method for the posterior processes.

To extract the plot information from the satellite images, a 25 m radius around the geo-referenced centre of the plot was employed, to compensate for the geoposition errors (± 6 m).

3.3. Tested variables

For each plot we calculated the following variables to explain potentially variation in the forest structure variables: The average surface reflectance of all pixels inside the field-plot of the spectral bands (*Red*, *Green*, Near Infrared = *NIR*, and Mid Infrared = *MIR*), the first two principal components (PC_1 and PC_2), eight vegetation indices (four for the red and four for the green band), and seven texture measures. The first two principal components were calculated from the surface reflectance values of each of the four bands, to convert four correlated variables (spectral bands) to two uncorrelated variables (PC_1 and PC_2). The four types of spectral vegetation indices were calculated as shown in equations (1) to (4):

$$SR = NIR / Red \quad (\text{Jordan 1969}) \quad (1)$$

$$NDVI = (NIR - Red) / (NIR + Red) \quad (\text{Tucker 1979}) \quad (2)$$

$$SAVI = (NIR - Red) / (NIR + Red + L) \quad (\text{Huete 1988}) \quad (3)$$

$$GEMI = \eta(1 - 0.25\eta) - \{(Red - 0.125) / (1 - Red)\} \quad (4)$$

(Verstraete and Pinty 1996)

where: L was set to 0.5;

$$\eta = \{2(NIR^2 - Red^2) + 1.5NIR + 0.5Red\} / \{NIR + Red + 0.5\}$$

Subsequently, the same spectral vegetation indices were calculated, but using the visible green band instead of the red band. We added a “r” or “g” subindex to indicate this.

Additionally, we derived measures of first and second order texture. The first-order statistics evaluated was the variance (*Var*):

$$Var = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k (x_i - \mu)^2 \quad (5)$$

where k is the number of reflectance values in the window;
 μ is the mean reflectance value.

Six second order statistics, obtained from the grey level co-occurrence matrix (GLCM), are given in equations (6) to (11) (Haralick et al. 1973):

$$\text{Angular second moment (ASM)} = \sum_{i,j=0}^{N-1} p(i, j)^2 \quad (6)$$

$$\text{Homogeneity (Hom)} = \sum_{i,j=0}^{N-1} \frac{1}{1 + (i - j)^2} p(i, j) \quad (7)$$

$$\text{Contrast (Con)} = \sum_{i,j=0}^{N-1} p(i, j)(i - j)^2 \quad (8)$$

$$\text{Dissimilarity (Dis)} = \sum_{i,j=0}^{N-1} p(i, j)|i - j| \quad (9)$$

$$\text{Entropy (Ent)} = \sum_{i,j}^{N-1} -p(i, j) \ln(p(i, j)) \quad (10)$$

$$\text{Correlation (Cor)} = \sum_{i,j=0}^{N-1} \frac{(i - \mu_i)(j - \mu_j)p(i, j)}{\sigma_i^2} \quad (11)$$

where p is the normalized symmetric GLCM of dimension $N \times N$;
 $p(i,j)$ is the (i,j) th element of p ;
 μ and σ are the mean and standard deviation of the reflectance values in the texture window.

These seven texture statistics were calculated for each of the four bands, and tested for seven window sizes (from 3 x 3 to 15 x 15 pixels). Second-order statistics were calculated using an inter-pixel distance of one pixel and a direction angle of 90° between the two moving windows involved.

3.4. Procedure to develop and validate the regression models

Regression analysis was carried out with the statistical software R (<http://www.R-project.org>). A total of 42 explaining variables are available for the regression analysis to explain the four forest structure variables: Four spectral bands, two principal components, eight spectral vegetation indices, and 28 texture variables (seven texture statistics calculated on four bands, without considering the different window sizes). Many of these variables, however, are correlated, and a subset of reasonably independent variables had to be chosen. Furthermore, the final regression model should include at least one variable representing the quantity of light reflected from the terrestrial surface (i.e., any spectral band, vegetation index, or principal component) and one texture variable. The texture variable was selected from a correlation analysis. Criteria for selecting the other variables for the regression model were the following: Percentage of explained variation (R^2), statistical significance of the regression coefficients, low variance inflation factor to minimize multicollinearity (<4 in this study, Quinn and Keough 2006), and normality of the standardized residuals (using the Shapiro-Wilk test).

In order to evaluate the relative contribution of each regressor in the final regression model, a statistic based on the sum of sequential squares (also known as the sum of Type I squares) was employed. The quantity that each variable contributes to this sum of squares depends on the order and importance of the variables in the model. The statistic called *LMG* (the initials of the three authors who proposed the method first) averages the sum of sequential squares for all possible arrangements of the variables in the model (Grömping 2006, Grömping 2007).

A leave-one-out cross-validation approach (Kayitakire et al. 2006) was applied to obtain Root Mean Square Errors (*RMSE*). In this approach, one observation (plot) is excluded from the group of data (all plots), and the regression carried out with the remaining plots. Then the residual is calculated between the regression prediction and the excluded data point. This process was carried out for all data points and the *RMSE* calculated.

4. Results

4.1. Tree species, basal area, timber volume, and biomass in the plots

Our biomass and volume data embrace a wide variety of forest conditions (Table 1), ranging from young secondary forest (eight years old) to mature forests with trees of *DBH* greater than 1.8 m. A total of 123 tree species with *DBH* > 20 cm were registered in the 87 plots. The most common species in terms of basal area in all 87 plots were: *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith (Fabaceae, 16.1%); *Brosimum alicastrum* Sw. (Moraceae, 10.4%); *Sabal mauritiiformis* (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl. (Arecaceae, 7.3%); *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae, 5.2%); *Vatairea lundellii* (Standl.) Killip ex Record (Fabaceae, 4.5%); *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel.) Exell (Combretaceae, 3.2%); *Blepharidium mexicanum* Standl. (Rubiaceae, 3.1%); and *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch (Chrysobalanaceae, 2.9%).

Table 1. Descriptive statistics for basal area, canopy height, bole volume, and biomass of the 87 plots.

	Mean (\pm SE)	Minimum to Maximum
Basal area (<i>BA</i>)	22.0 (\pm 0.80) m ² /ha	3.2 - 38.9 m ² /ha
Canopy height (<i>H</i>)	20.0 (\pm 0.61) m	8.4 - 33.4 m
Stand's bole volume (<i>Vol</i>)	227.7 (\pm 13.49) m ³ /ha	15.9 - 635.8 m ³ /ha
Above-ground biomass (<i>AGB</i>)	279.8 (\pm 11.02) t/ha	74.7 - 607.1 t/ha

4.2 Correlation analysis

The pairwise correlation analysis between each of the forest stand variables with each of the image variables shows that the four field plot variables present similar results (Table 2). The *NIR* band always showed the highest correlation coefficients (see Fig. 2). In contrast to results reported in other studies, the *MIR* band was here only weakly correlated with biomass. The principal components and vegetation indices employing the red band were inferior to the ones employing the green band, except for the vegetation index *GEMI*. For all bands, the Pearson correlation coefficients were negative, e.g., higher biomass is associated with lower reflectance values. The highest correlation coefficients were found for bole volume and canopy height. Image variables whose correlation was not significant at the 1% level were not considered in the subsequent regression analyses.

Table 2: Pearson correlation coefficients between the 14 image variables and four field plot variables ($n = 87$ in all cases).

	<i>BA</i>	<i>H</i>	<i>Vol</i>	<i>AGB</i>
<i>Green</i>	-0.457*	-0.525*	-0.507*	-0.513*
<i>Red</i>	-0.296*	-0.407*	-0.373*	-0.400*
<i>NIR</i>	-0.522*	-0.667*	-0.614*	-0.604*
<i>MIR</i>	-0.313*	-0.324*	-0.321*	-0.326*
<i>PC1</i>	-0.507*	-0.637*	-0.590*	-0.582*
<i>PC2</i>	0.382*	-0.589*	0.511*	0.484*
<i>SRr</i> [†]	-0.014	0.099	0.070	0.100
<i>SRg</i>	-0.363*	-0.507*	-0.454*	-0.435*
<i>NDVlr</i>	-0.033	-0.015	-0.018	-0.024
<i>NDVIg</i>	-0.370*	-0.518*	-0.470*	-0.445*
<i>SAVlr</i>	-0.031	-0.013	-0.017	-0.026
<i>SAVIg</i>	-0.372*	-0.518*	-0.471*	-0.446*
<i>GEMlr</i>	0.512*	0.651*	0.594*	0.584*
<i>GEMlg</i>	0.503*	0.649*	0.589*	0.581*

* Correlation is significant at the 1% level;

[†] r = red band, g = green band.

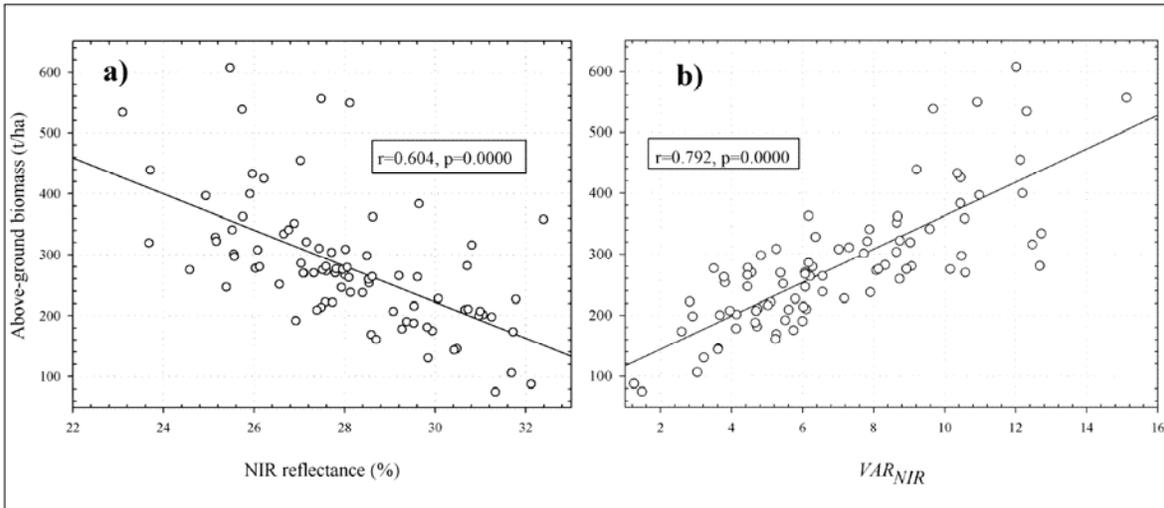


Figure 2. Scatterplots of variables with highest correlation coefficients, a) near infrared and above ground biomass; b) variance calculated from near infrared band and above ground biomass.

To determine the optimum window size for texture statistics, we calculated the Pearson correlation coefficient of two texture statistics (variance and dissimilarity) with biomass, at seven window sizes. The coefficient increased until a window size of 9 x 9 pixels was reached ($n = 87$ plots). Increasing the window even more (up to 15 x 15 pixels), showed no notable gain in the correlation coefficient (Fig 3). Consequently, we employed the 9 x 9 pixel window, which represents a trade-off between a desirable high correlation coefficient and a desirable minimum windows size. Smaller window sizes result in less border problems (Coburn and Roberts 2004).

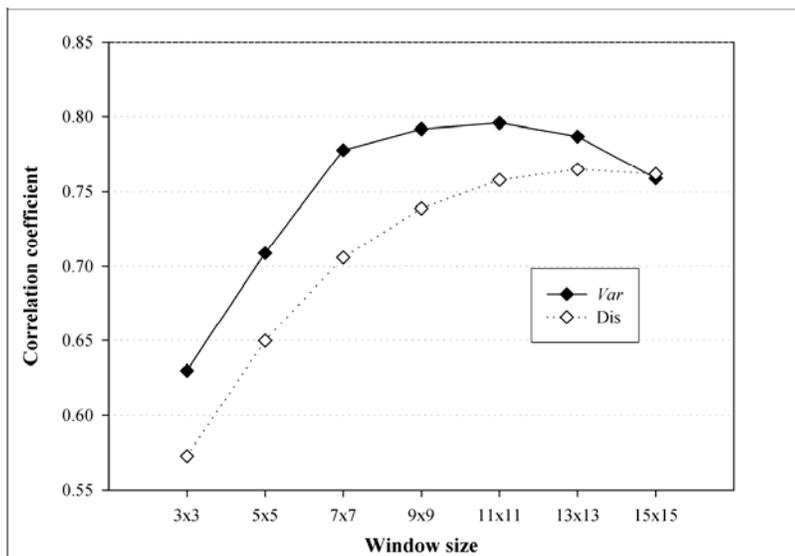


Figure 3. Correlation coefficient of two texture statistics (variance and dissimilarity) with biomass, as a function of windows size.

Seven texture statistics applied to each of the four spectral bands results in 28 possible texture variables for the regression analysis. To pre-select the most promising texture variables, we calculated the Pearson correlation coefficients of the seven texture

variables with above-ground biomass, for each of the four spectral bands (Fig. 4). The texture variable “variance of the near infrared spectral band” (Var_{NIR}) had the highest correlation coefficient (0.80). Therefore, this texture variable was selected for the subsequent regression analysis.

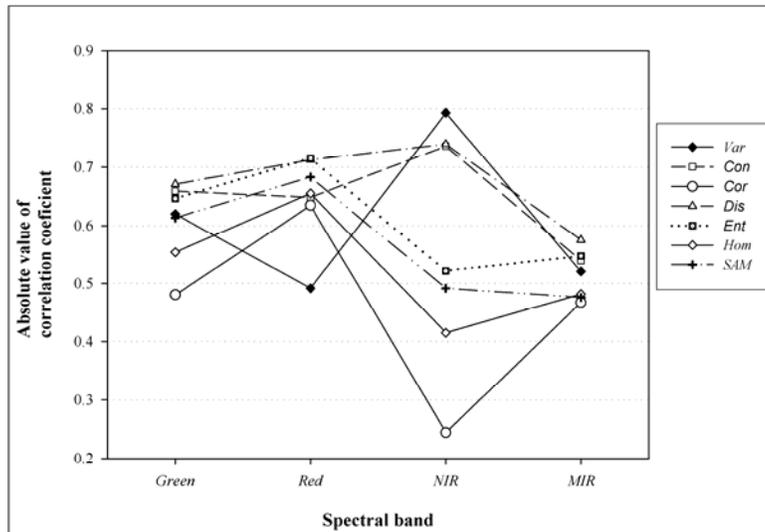


Figure 4. Correlation coefficients of seven texture statistics with above-ground biomass for each of the four spectral bands. All texture variables were calculated at a window size of 9 x 9 pixels. The correlation coefficients of Cor, Hom and SAM are negative, but for comparison are shown as positive values here. The variance texture statistic for *NIR* (Var_{NIR}) showed the highest correlation.

4.3. Linear regression analysis

The study started originally with 94 plots. In all models, however, seven plots appeared as statistical outliers with high leverage, and were therefore eliminated from the analysis. Three of these plots were close to non-forested areas, which produced abnormal texture values, a situation called “stationarity problem” (Coburn and Roberts 2004). Two other plots had an exceptionally high error in their coordinate measurements (> 50m, which caused problems in locating them in the satellite image). The last two plots had mostly low, thick trees, as wind had destroyed many of their crowns.

The residuals of the models for bole volume and above-ground biomass showed evidence of non-uniform variance (heteroscedasticity), according to the Breusch-Pagan test (Breusch and Pagan 1979). To correct this problem, while maintaining normality of the residuals, we applied Box-Cox transformations to the response variables (Box and Cox 1964). The Box-Cox family of parametric transformations is defined as $y_T = (y^\lambda - 1) / \lambda$ for $\lambda \neq 0$, where y is the original and y_T the transformed response variable, and λ is the transformation parameter (optimized in a maximum-likelihood formula, carried out in R with MASS package (Venables and Ripley 2002))

Although several vegetation indices showed significant correlation with the stand variables, they contributed very little to the regression model, due to problems of multicollinearity, and none did enter the final regression models. Some of the original band variables performed better as regressors than the vegetation indices, and the best explaining variable in all models was the texture variable “variance of near infrared”. In equations (12) to (15) we show the selected regression models:

$$H = 33.2062 + 2.6064MIR - 1.9194NIR + 0.9125Var_{NIR} \quad (12)$$

$$BA = 103.9999 + 34.1191Red - 33.5276Green + 1.4732Var_{NIR} \quad (13)$$

$$(Vol^{0.5} - 1) / 0.5 = 49.8788 - 1.2717NIR + 1.8331VAR_{NIR} \quad (14)$$

$$(ABG^{0.3} - 1) / 0.3 = 19.9417 - 0.2995NIR + 0.4232VAR_{NIR} \quad (15)$$

Bole volume (*Vol*), and above-ground biomass (*ABG*), have the same independent variables, that is, the one spectral band of the infrared region (*NIR*) as well as the preselected VAR_{NIR} . Canopy height (*H*) model, include two bands of infrared region and VAR_{NIR} . For basal area, the infrared spectral bands *MIR* and *NIR* were replaced by the visible spectral bands *Red* and *Green*. The coefficients of determination (R^2) were satisfactorily high, with 0.71 for *H*, 0.58 for *BA*, 0.72 for *Vol*, and 0.71 for *AGB* (Table 3).

Table 3 presents the significance tests and Table 4 the relative importance of each regressor. All regression coefficients of all models are highly significant. The *F*-values showed high significance of all regression models. The residuals did not deviate significantly from normality or homoscedasticity. In particular, transformation of the response variables for two models eliminated significantly previously present heteroscedasticity (Table 3). The high explanatory contribution of the texture variable to the overall variance is remarkable (50-66%, Table 4). The second most-important variable is the *NIR* spectral band, and the *Green* band in the case of basal area.

Table 3. Significance tests for the four resulting regression models ($n = 87$ plots).

	<i>H</i>	<i>BA</i>	<i>Vol</i> (λ)	<i>AGB</i> (λ)
R^2	0.714	0.577	0.719	0.713
<i>Prob</i> ($b_0 = 0$)	8.6×10^{-7}	6.4×10^{-5}	5.2×10^{-8}	2.6×10^{-16}
<i>Prob</i> ($b_1 = 0$)	7.4×10^{-4}	6.7×10^{-4}	9.8×10^{-6}	9.5×10^{-6}
<i>Prob</i> ($b_2 = 0$)	1.8×10^{-8}	1.9×10^{-4}	3.3×10^{-15}	7.5×10^{-15}
<i>Prob</i> ($b_3 = 0$)	1.2×10^{-9}	6.1×10^{-10}		
<i>Prob</i> (<i>F</i> -value = 1)	2.2×10^{-16}	1.7×10^{-15}	2.2×10^{-16}	2.2×10^{-16}
<i>Prob</i> (non-normal)*	0.734	0.889	0.091	0.478
<i>Prob</i> (heteroscedastic)†	0.061	0.735	0.371	0.337

* Shapiro-Wilk test, † Breush-Pagan test.

The leave-one-out cross-validation produced a root mean square error (*RMSE*) of 5.05 m²/ha (relative *RMSE* of 22.9%) for basal area; 3.19 m (15.9%) for canopy height; 71.67 m³/ha (31.4%) for timber volume, and 59.7 t/ha (21.3%) for biomass.

Table 4. Relative importance of regressors with the LMG method (percentage of explained variance) in the four resulting models.

	Canopy height (H)	Bole volume (V)	Above-ground biomass (AGB)		Basal area (BA)
VAR_{NIR}	49.7%	66.4%	66.0%		63.9%
<i>NIR</i>	40.3%	33.6%	34.0%	<i>Green</i>	24.0%
<i>MIR</i>	10.0%	-	-	<i>Red</i>	12.1%
Total	100.0%	100.0%	100.0%		100.0%

5. Discussion

Published studies of the relationship between image data and measured forest data have employed different satellites, different methods of field data collection, and different statistical analyses. Consequently, it is difficult to compare results. In addition to a qualitative assessment of the explaining variables that enter the final model, the coefficient of determination (R^2) and/or root mean square error (RMSE) are generally reported as indicators of the fit in the relationship, and can be compared to some extent across studies.

Variation of spectral reflectance values of bands or their transformations (spectral vegetation indices, principal components) provide little information for explaining variation in forest structure, especially for mature forests. When employing this spectral information alone, accuracy of prediction is low. In boreal forests, using only reflectance information from SPOT XS images (pixel size 20 m), Hyypä et al. (2000) obtained R^2 of 0.44 for basal area and volume, with a standard error of 42% and 50%, respectively. Muukkonen and Heiskanen (2005) reported a relative root mean square error of 43% for above-ground biomass and 42.7% for volume estimation, using reflectance values from ASTER images. In our case, we tested a model with only spectral variables (Green, NIR, and MIR) and obtained a low R^2 of 0.45 to explain variation in biomass. Higher spatial resolution does not necessarily lead to a higher prediction power. Hyde et al (2006), for example, obtained R^2 of 0.55 when estimating temperate forest's biomass with Quickbird imagery (2 m spatial resolution).

In tropical forests, the best results to explain variation of forest structure have been obtained at low biomass levels. Steininger (2000) reported an R^2 of 0.73 in secondary forests with a maximum of 150 t/ha, but when mature forests were included, R^2 diminished to 0.51 due to saturation of the MIR band. Kalácsa et al. (2007) achieved R^2 s of up to 0.85 without including textural variables, but with a maximum biomass in their study of only 234 t/ha (compared to 607 t/ha in our study). In addition, they employed hyperspectral images with 220 (much narrower) bands from the Hyperion satellite. The potential for increasing prediction power by using more detailed information from such hyperspectral images should be explored. The disadvantage of these hyperspectral images is that each scene covers a smaller area (11 times smaller than SPOT), and their per-area cost is higher.

Spectral information of satellite images is affected not only by the nature of the vegetation, but also by the quantity of shadows. Increase in vegetation density implies an increase in shadows (Asner and Warner 2003). This is a disadvantage when employing only spectral values as explicative variables in a model for estimating biomass. Shadows, however, can help to emphasize the relief of a canopy from above, and in this way be useful for calculating textural information in the corresponding images.

Coarser textures in the image generally implies trees with larger crowns in the field, which also tend to be taller, with greater bole volume and more biomass (in allometric relationships). Kayitakire et al. (2006) found that texture of 1-m spatial resolution images (Ikonos-2) accounted for 76% of the variation in canopy height and 36% of variation in basal area of even-aged stands of temperate forest. Employing Landsat TM images, Lu (2005) obtained R^2 s of 0.49 to 0.78 when combining a measure of texture and spectral variables for the biomass models of tropical forests of various age classes. In our case, a texture variable (variance of near infrared) was the most important predictor; combining textural and spectral variables we obtained R^2 s similar to studies with the high-resolution

images Ikonos-2 (Kayitakire et al. 2006) or airborne imagery (Hyypä et al. 2000), despite the more complex forest structure in our case.

One of the advantages of this study was the large number of sites employed. With 87 0.1-hectare plots, a wide variation of forest structures was quantified on the ground (e.g., 74.7-607.1 t/ha biomass). The wide range of forest structural data includes the majority of stages of forest development in the region.

While the models presented here improve the estimation of tropical forest structure from multispectral satellite images, a considerable percentage of unexplained variation still persists. Left-out understory vegetation and differences in soil properties that affect the allometry of the trees may explain part of this variation. In closed forests, satellite images capture only reflectance of the crown areas of canopy trees. As a result, biomass or volume of smaller understory trees is only accounted for as much as these additional trees are associated with the canopy trees.. When data of smaller trees with $5 \text{ cm} \leq DBH \leq 10 \text{ cm}$ were included in our models of bole volume, we obtained slightly lower R^2 (0.710 compared to 0.719 when excluding these trees). On the other hand, when excluding short trees from the analysis, R^2 increased marginally from 0.710 to 0.726 for bole volume.

Variation of soil properties, such as depth, nutrients availability, and texture can cause variation in the allometric relationship between crown area (detected by the satellite image) and the forest structural variable of interest. Without including covariates, however, this relationship is assumed to be constant. In our study region, elevated areas have better soils (deep soils with lime texture). In the lower-lying areas, soils are shallow with heavy clay texture with drainage problems during heavy rains. When we added the elevation variable to the previous models, we obtained a considerable increase in R^2 of the canopy height model (from 0.71 to 0.76) and decrease of $RMSE$ (from 3.22 to 2.92 m). For bole volume model, R^2 increased from 0.719 to 0.737, and for biomass from 0.713 to 0.724. The basal area model, on the other hand was insensitive to the elevation variable. The models for basal area were much more inferior in general, compared to the models for canopy height, bole volume, and biomass.

In conclusion, textural variable of satellite images better account for forest structure than pixel reflectance. One reason is that pixel reflectance is strongly affected by shadows. The first-order algorithms for calculating textural variables worked as well as, and sometimes even better than the more complicated second-order algorithms. Finally, the multispectral SPOT5 XS images provided sufficient information to develop satisfactory regression models for predicting canopy height, bole volume, and biomass. The developed relationships worked over a wide range of forest structures, from young, secondary forests to old, mature forests.

Acknowledgments

We thank the very useful comments of two anonymous referees. We are grateful to CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología) and the Chiapas State for supporting jointly the research (project FOMIX-CHIS030617), and to the field assistants from La Corona and Reforma Agraria for their assistance. We thank Marcos Antonio Hernández (San Cristobal, Chiapas) and Esteban Martínez (MEXU herbarium, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City) for the taxonomic identifications of the tree species. José Luis Hernández-Stefanoni made valuable comments on an earlier draft. Finally, the first author is grateful to Posgrado en Ciencias Biológicas of UNAM for the chances given to finish this research.

References

- ANONYMOUS, 1976, *Inventario Forestal del Estado de Chiapas*. (Mexico: Dirección General del Inventario Nacional Forestal - Subsecretaría Forestal y de la Fauna).
- ANONYMOUS, 2006, *FLAASH Module User's guide, ENVI-FLAASH Version 4.3*. (USA: ITT Visual Information Solutions).
- ASNER, G.P. and WARNER A.S., 2003. Canopy shadow in IKONOS satellite observations of tropical forests and savannas. *Remote Sensing of Environment*, **87**, 521–533.
- BARAJAS-MORALES, J., 1987, Wood specific gravity in species from two tropical forests in Mexico. *International Association of Wood Anatomist Bulletin*, **8**, 143–148.
- BÁRCENAS P., G.M. 1995, Caracterización tecnológica de veinte especies maderables de la Selva Lacandona. *Madera y Bosques*, **1**, 9–38.
- BOX, G.E.P and COX, D. R. 1964, An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, **26**, 211–252.
- BREUSCH, T.S., and PAGAN, A.R., 1979. A simple test for heteroscedasticity and random coefficient variation. *Econometrica*, **47**, 1287–1294.
- BROWN, S., 1997, *Estimating biomass and biomass change of tropical forests, a primer*. *FAO Forestry paper 134*, (Rome Italy: FAO).
- CLARK, D.B., and CLARK, D.A., 2000, Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, **137**, 185–198.
- CHAVE J., MULLER-LANDAU H., BAKER T. R., EASDALE T. A., STEEGE H., and WEBB C. O. 2006, Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, **16**, 2356–2367. (Ecological Archives A016-075-S1).
- CHAVEZ, P.S., 1996, Image-based atmospheric corrections - revisited and improved. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, **62**, 1025–1036.
- COBURN, C.A. and ROBERTS, A.C.B., 2004, A multiscale texture analysis procedure for improved forest stand classification. *International Journal of Remote Sensing*, **25**, 4287–4308.
- FOODY, G.M., CUTTLER, M. E., MCMORROW, J., PELZ, D., TANGKI, H., BOYD D.S., and DOUGLAS I., 2001. Mapping the biomass of Bornean tropical rain forest from remotely sensed data. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 379–387
- GARCÍA-AMARO, E. 2004, *1928-1999: Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. (Mexico: Instituto de Geografía, UNAM).
- GRÖMPING, U., 2007, Estimators of relative importance in linear regression based on variance decomposition. *The American Statistician*, **61**, 139–147.
- GRÖMPING, U., 2006, Relative importance for linear regression in R: The package relaimpo. *Journal of Statistical Software*, **17**, 1–27.
- HARALICK, R.M., SHANMUGAT, M.K., and DINSTEN, I., 1973, Textural features for image classification. *IEEE Transaction on Systems, Man and Cybernetics*, **36**, 610–621.
- HOUGHTON, R. A., LAWRENCE, K. T., HACKLER, J. L., and BROWN, S., 2001, The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology*, **7**, 731–746
- HUETE, A.R., 1998, A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of Environment*, **25**, 295–309.

- HUERTA, C.J.; BECERRA, M.J. 1976, *Anatomía macroscópica y algunas características físicas de diecisiete maderas tropicales mexicanas*. (México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales).
- HYDE, P., DUBAYAH, R., WALKER, W., BLAIR, J.B, HOFTON, M., HUNSAKER, C., 2006, Mapping forest structure for wildlife habitat analysis using multi-sensor (LiDAR, SAR/InSAR, ETM+, Quickbird) synergy. *Remote Sensing of Environment*, **10**, 63–73.
- HYYPÄ, J., HYYPÄ, H., INKINEN, M., ENGDAHL, M., LINKO, S. and ZHU, Y., 2000, Accuracy comparison of various remote sensing data sources in the retrieval of forest stand attributes. *Forest Ecology and Management*, **128**, 109–120.
- INGRAM, J.C., DAWSON, T. P., and WHITTAKER R. J., 2005, Mapping tropical forest structure in southeastern Madagascar using remote sensing and artificial neural networks. *Remote Sensing of Environment*, **94**, 491–507
- JORDAN, C.F., 1969, Derivation of leaf-area index from quality of light on forest floor. *Ecology*, **50**, 663–666.
- KALÁCSKA, M., SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A., RIVARD, B., CALVO-ALVARADO, J.C., JOURNET, A.R.P., ARROYO-MORA, J.P.. AND ORTIZ-ORTIZ, D., 2004, Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment*, **91**, 134-152.
- KALÁCSKA, M., SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A., RIVARD, B., CAELLI, T., WHITE, H.P., AND CALVO-ALVARADO, J.C., 2007, Ecological fingerprinting of ecosystem succession: Estimating secondary tropical dry forest structure and diversity using imaging spectroscopy. *Remote Sensing of Environment*, **108**, 82–96.
- KAYITAKIRE, F., HAMEL, C., DEFOURNY, P., 2006, Retrieving forest structure variables based on image texture analysis and IKONOS-2 imagery. *Remote Sensing of Environment*, **102**, 390–401.
- LAURANCE, W.F, FEARNside, P.M., LAURANCE, S.G., DELAMONICA, P., LOVEJOY, T.E., RANKIN-DE MERONA, J.M., CHAMBERS, J.Q., and GASCON, C., 1999, Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, **118**, 127–138.
- LU, D., 2005, Aboveground biomass estimation using Landsat TM data in the Brazilian Amazon. *International Journal of Remote Sensing*, **26**, 2509–2525.
- MUUKKONEN, P., HEISKANEN, J., 2005. Estimating biomass for boreal forest using ASTER satellite data combined with standwise forest inventory data. *Remote Sensing of Environment*, **99**, 434–447.
- QUINN, G.P., and KEOUGH, M.J., 2006, *Experimental design and data analysis for biologists*. (UK: Cambridge University Press), pp. 127–129
- ROY, P. S., and RAVAN S. A. 1996, Biomass estimation using satellite remote sensing data- An investigation on possible approaches for natural forest. *Journal of Bioscience*, **21**, 535–561
- SAATCHI, S.S., HOUGHTON R. A., DOS SANTOS-ALVALÁ, R. C., SOARES, J. V., and YU, Y. 2007, Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology*, **13**, 816–837.
- SALAJANU, D., and OLSON, Y.C.E., 2001, The significance of spatial resolution: Identifying forest cover from satellite data. *Journal of Forestry*, **99**, 32–38.

- STEININGER, M.K., 2000, Satellite estimation of tropical secondary forest above-ground biomass: Data from Brazil and Bolivia. *International Journal of Remote Sensing*, **21**, 1139–1157.
- ST-LOUIS, V., PIDGEON, A.M., RADELOFF, V.C., HAWBAKER, T.J. and CLAYTON, M.K., 2006, High-resolution image texture as a predictor of bird species richness. *Remote Sensing of Environment*, **105**, 299–312.
- TAMARIT, J.C., 1996, Determinación de los índices de calidad de pulpa para papel de 132 maderas latifoliadas. *Madera y Bosques* **2**, 29–40.
- TUCKER, C.J., 1979, Red and photographic infrared linear combination for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, **8**, 127–150.
- TUTTLE, E.M., JENSEN, R.R., FORMICA, V.A. and GONSER, R.A., 2006, Using remote sensing image texture to study habitat use patterns: A case study using the polymorphic white-throated sparrow (*Zonotrichia albicollis*). *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 349–357.
- URQUIZA-HAAS, T., DOLMAN, P.M., and PERES, C. A., 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatán Peninsula, Mexico: Effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, **247**, 80–90.
- VENABLES, W. N., AND RIPLEY, B.D., 2002, *Modern applied statistics with S*. (New York: Springer).
- VERSTRAETE, M. and PINTY, B., 1996, Designing optimal spectral indexes for remote sensing applications. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, **34**, 1254–1265.
- WOODCOCK, C.E. and STRAHLER, A.H., 1987, The factor of scale in remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, **21**, 311–332
- WULDER, M., 1998, Optical remote-sensing techniques for the assessment of forest inventory and biophysical parameters. *Progress in Physical Geography*, **22**, 449–476.