Evaluación de ecuaciones alométricas de **biomasa epigea** en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán

Evaluation of allometric equations of aboveground biomass in a semideciduous tropical forest of Yucatan

Gustavo Ramírez Ramírez¹, Juan Manuel Dupuy Rada^{2*}, Luis Ramírez y Avilés¹ y Francisco J. Solorio Sánchez¹

¹ Universidad Autónoma de Yucatán. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Mérida, Yucatán, México.

² Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Unidad de Recursos Naturales. Mérida, Yucatán, México.

* Autor de correspondencia. jmdupuy@cicy.mx

RESUMEN

Los objetivos del estudio fueron elaborar y cotejar ecuaciones alométricas para estimar la biomasa epigea (BE) en una selva mediana subcaducifolia del ejido San Agustín, Yucatán, México, y compararlas con ecuaciones existentes. Se seleccionaron 47 árboles de 18 especies con diámetros normales entre 2.5 cm y 41.5 cm. Se midió el diámetro de cada árbol y la altura se estimó antes y se midió después de derribarlo. Se obtuvo el peso fresco de cada componente (fuste, ramas, hojas) en el campo y se tomaron muestras para determinar su peso seco en el laboratorio y extrapolar a todo el individuo. Se elaboraron seis ecuaciones alométricas evaluadas a través del criterio de información de Akaike (AIC), el valor de R^2 ajustado y validación cruzada. La mejor ecuación tuvo un valor de AIC de 48.36 y un R^2 ajustado de 0.96. La validación cruzada mostró un valor de R^2 ajustado de 0.72 y un coeficiente de concordancia de 0.56. Contrario a lo esperado, esta ecuación es menos precisa que algunas otras utilizadas para las selvas de la Península de Yucatán, incluyendo ecuaciones locales y de otros continentes, con tamaños de muestra muy contrastantes. Sin embargo, la mejor ecuación elaborada en este estudio permite obtener estimaciones de la BE de las selvas medianas subcaducifolias de Yucatán adecuadas, especialmente para los individuos de mayor tamaño, que son los más influyentes.

PALABRAS CLAVE: alometría, altura, carbono almacenado, densidad de la madera, diámetro normal, validación cruzada.

ABSTRACT

The objectives of this study were to develop and compare allometric equations of aboveground biomass (AGB) for a semi-deciduous tropical forest of the ejido (system of communal or cooperative farming) San Agustín, Yucatan, Mexico, and to compare them to existing equations. Forty seven trees of 18 different species with diameters between 2.5 cm and 41.5 cm were selected. The diameter of each tree was measured before felling, and the height was estimated before and measured after felling. Fresh weight of each component (stem, branches, leaves) was measured in the field, and samples were taken to determine dry weight in the laboratory and to extrapolate to the whole individual. Six allometric equations with different functional forms were explored, and tested using the Akaike information criterion (AIC), adjusted R^2 value and cross validation. The best equation yielded an AIC value of 48.36 and an adjusted R^2 of 0.96. Cross-validation showed an adjusted R^2 value of 0.72 and a coefficient of agreement of 0.56. Unexpectedly, this equation is less precise than others used in the forests of the Yucatan Peninsula, including equations developed locally and in other continents, with very contrasting sample sizes. However, the best equation obtained in this study allows adequate estimates of AGB of the semideciduous tropical forests of Yucatan, especially for the largest trees, which are the most influential.

KEYWORDS: allometry, height, carbon stocks, wood density, diameter, cross validation.

INTRODUCCIÓN

Los bosques y las selvas asimilan el dióxido de carbono (CO_2) presente en la atmósfera a través del proceso de fotosíntesis incorporándolo a la biomasa vegetal durante largos periodos (Fonseca, Alice y Rey, 2009; Cuenca, Jadán, Cueva y Aguirre, 2014). Así, estos ecosistemas almacenan grandes cantidades de carbono en la biomasa epigea y subterránea y también intercambian CO_2 con la atmósfera a través de la fotosíntesis y la respiración (Foley, Costa, Delire, Ramankutty y Snyder, 2003; Cuenca *et al.*, 2014). En particular, las selvas son el ecosistema terrestre más biodiverso y uno de los que mayores cantidades de carbono asimilan y almacenan, por lo que juegan un papel fundamental en el ciclo global del carbono y en la mitigación del calentamiento global (Pan *et al.*, 2011; Houghton, Byers y Nassikas, 2015). Aunque las selvas húmedas tienen mayor biodiversidad, acumulan e intercambian mayor cantidad de carbono que las selvas secas (Poorter *et al.*, 2016), estas últimas han sido más deforestadas (ocupan menos de 10% de su extensión original en países como México, Argentina y varios del Caribe) y presentan un alto grado de endemismo (Miles *et al.*, 2006; Banda *et al.*, 2016).

La biomasa es el contenido de materia orgánica que se encuentra almacenada en los diferentes componentes del ecosistema y está constituida por el peso seco de la materia orgánica epigea y subterránea (Fonseca *et al.*, 2009). La cuantificación y el monitoreo de la biomasa acumulada en la vegetación de los ecosistemas forestales es trascendental para estimar el carbono almacenado y la tasa anual de fijación de CO_2 , lo cual tiene gran relevancia para la mitigación del calentamiento global (Cifuentes, 2010; Cuenca *et al.*, 2014).

La cuantificación de la biomasa permite estimar la magnitud de recursos forestales disponibles, como alimentos, combustibles, forrajes y fibras (Brown, 1997; Cairns, Olmsted, Granados y Argaez, 2003), comparar diferentes tipos de bosques templados y/o tropicales, y evaluar los cambios en la estructura forestal asociados a la sucesión secundaria (Cairns *et al.*, 2003). Además, para manejar adecuadamente los recursos forestales se requieren estimaciones confiables de la biomasa epigea (BE),

para estimar la carga de combustibles, evaluar los efectos de los tratamientos silvícolas aplicados y la productividad del sitio en términos de madera o forraje, entre otros (Kie y White, 1985; Harvey *et al.*, 2011; Návar-Cháidez, Rodríguez-Flores y Domínguez-Calleros, 2013). La cantidad de biomasa epigea también se correlaciona con la de raíces, hojarasca y necro-masa, por lo que ayuda a estimar otros depósitos de biomasa (Cairns, Brown, Helmer y Baumgardner *et al.*, 1997; Mokany, Raison y Prokushkin, 2006; Návar-Cháidez *et al.*, 2013).

Existen dos clases de métodos para estimar la biomasa: directos e indirectos. Los primeros involucran procedimientos destructivos consistentes en cortar las plantas y determinar su biomasa, secando y pesando cada componente (Schlegel, 2001; Cuenca *et al.*, 2014). En los indirectos se utilizan técnicas de cubicación del árbol, donde se suman los volúmenes de madera, se toman muestras frescas, se secan y pesan, para calcular factores de conversión del volumen a peso seco, a través de gravimetría (Fonseca *et al.*, 2009; Cuenca *et al.*, 2014).

Otra forma indirecta de estimar la biomasa es a través de ecuaciones alométricas basadas en análisis de regresión lineal o no lineal con variables como el diámetro normal (medido a 1.3 m de altura) y la altura total de cada árbol (Cuenca *et al.*, 2014). Esta relación emana del desarrollo ontogénico de los individuos que es básicamente el mismo para todos, salvo por la variabilidad asociada a la historia particular de cada uno. De esta forma, las proporciones o relaciones alométricas entre el diámetro y la altura con el volumen o la biomasa, entre otros, siguen una regla que se presume que es la misma para todos los árboles que crecen en el mismo ambiente, desde el más pequeño hasta el más grande (Picard, Saint-André y Henry, 2012).

Este principio básico de la alometría permite pronosticar una medida de un árbol (*e.g.* su biomasa epigea: BE) en función de otra medida (*e.g.* su diámetro: D) (Huxley, 1924; Gayon, 2000; Picard *et al.*, 2012). Así, existe un coeficiente que corresponde a: $\partial \text{BE} / \text{BE} = a (\partial D / D)$, que puede seguir una función de potencia: $\text{BE} = b \times D^a$, donde a es el coeficiente de alometría, mientras que b indica una

proporcionalidad entre las magnitudes acumuladas. A veces hace falta adicionar una intersección en esta relación que se convierte en $B = c + bD^a$, donde c representa la biomasa del individuo antes de que alcance la altura a la cual se mide el diámetro (por ejemplo 1.3 m si D se tomó a 1.3 m). La relación de potencia hace referencia a la idea de autosimilaridad durante el desarrollo de los individuos (Gould, 1971; Picard *et al.*, 2012). Sin embargo, la forma funcional más común de las ecuaciones alométricas es la convencional logarítmica en la que BE se calcula como una función lineal logarítmica de D , en la que los coeficientes de escala y pendiente se suelen estimar por procedimientos de mínimos cuadrados con regresión lineal (Ter-Mikaelian y Korzukhin, 1997; Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2003; Zianis y Mencuccini, 2004; Návar-Cháidez *et al.*, 2013).

Estudios previos han demostrado que para la estimación de la BE se deben tomar en cuenta varios factores, entre ellos el tamaño de la muestra y el intervalo de tamaños de diámetro; generalmente, mientras mayor sea el tamaño de muestreo, mayor será la precisión de la estimación; y mientras mayor sea la amplitud de tamaños de diámetro, mayor será la aplicabilidad de la ecuación (Návar-Cháidez *et al.*, 2013; Chave *et al.*, 2014). Otro factor importante es la localidad, se espera que las ecuaciones locales sean mejores estimadoras porque poseen información de las características propias de sitio (Návar-Cháidez *et al.*, 2013, Chave *et al.*, 2014). Además, las ecuaciones globales, así como las ecuaciones empíricas y las convencionales, requieren ser calibradas localmente (Návar-Cháidez *et al.*, 2013). Finalmente, se deben considerar la densidad específica de la madera y la altura del árbol; la densidad específica es una variable que explica directamente la BE del individuo y muchas veces es utilizada como un coeficiente de proporcionalidad, mientras que la altura explica el incremento en volumen que incide directamente en la BE (Chave *et al.*, 2005).

La elaboración y cotejo de ecuaciones alométricas locales es de gran relevancia para el manejo forestal comunitario y la implementación de estrategias de mitigación del cambio climático que requieren tener una línea base

para la estimación de la biomasa y del carbono epigeo almacenado en estas selvas, con la menor incertidumbre posible. Dado que la composición florística y las condiciones particulares de cada sitio afectan considerablemente el crecimiento y la acumulación de biomasa epigea (BE) en la vegetación, se espera que ecuaciones alométricas locales permitan una estimación más precisa de la biomasa en comparación con ecuaciones desarrolladas en otras localidades, o con ecuaciones más generales (e.g. de aplicación en todo el trópico) –especialmente si dichas ecuaciones incluyen otros tipos de selvas y/o no consideran la altura y la densidad de la madera.

OBJETIVOS

Este estudio tuvo dos objetivos: 1) elaborar y cotejar ecuaciones alométricas para estimar la biomasa epigea de selvas medianas subcaducifolias de Yucatán, México, y 2) comparar dichas ecuaciones con otras elaboradas o utilizadas previamente para las selvas de la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el ejido San Agustín ubicado en el sur del estado de Yucatán, México, entre los municipios de Oxkutzcab y Tekax en la región Puuc (19°58'43" N, 89°29'18" O). El clima es cálido sub-húmedo (Aw_1), de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1973), con lluvias en verano (mayo-octubre) y con una marcada estación seca (noviembre-abril); la temperatura media anual es de 26 °C y la precipitación media anual fluctúa entre 1000 mm y 1200 mm (Dupuy *et al.*, 2012). El paisaje se caracteriza por la presencia de lomeríos con cimas en cúpulas de baja elevación (60 m - 190 m snm) y planicies confinadas (Flores y Espejel, 1994). Existe una diversidad de tipos de suelo asociados a las condiciones topográficas, con una predominancia de Litosoles y Rendzinas someros en los cerros, y de Vertisoles y Cambisoles más profundos en las zonas planas (Bautista-Zúniga, Batllori-Sampedro, Ortiz-Pérez, Palacio-Aponte y Castillo-González, 2003). El tipo de vegetación es de selva

mediana subcaducifolia, donde 50% a 75% de los árboles tiran sus hojas en la temporada de sequía. La altura del dosel oscila entre 10 m y 15 m, con algunos árboles prominentes de especies como *Vitex gaumeri* Greem y *Caesalpinia mollis* (Kunth) Spreng que alcanzan 18 m a 20 m de altura (López-Martínez, Hernández-Stefanoni, Dupuy y Meave, 2013).

El ejido San Agustín fue creado en el año 1968, posee una superficie aproximada de 34 506 ha de las cuales 7127 ha están bajo esquema de pago por servicios hídricos, 2254 ha bajo aprovechamiento forestal y 92 ha bajo área urbana. El método destructivo se realizó en el área de aprovechamiento forestal maderable (Fig. 1).

Muestreo

Con base en la información del inventario forestal comunitario, correspondiente a tres conglomerados (12 parcelas) tipo Inventario Nacional Forestal y de Suelos (Comisión Nacional Forestal, 2013) ubicados en rodales de más de 50 años de edad, se ordenaron las especies de mayor a menor biomasa epigea y se utilizó esta lista para

seleccionar las especies más dominantes que estuviesen presentes en el área de muestreo. El muestreo se realizó en dos etapas; en la primera se muestrearon árboles con diámetros normales (D) entre 2.5 cm y 10 cm en dos parcelas de 1000 m², una ubicada en un cerro y la otra en una planicie, para tener la mayor representatividad posible de las condiciones del paisaje. Dentro de cada parcela se seleccionaron individuos que cumplieran con los siguientes criterios: 1) tener preferentemente el fuste recto y poco ramificado, 2) pertenecer a las especies más dominantes y 3) contar con la aprobación de los ejidatarios para su derribo. En la segunda etapa, se muestrearon árboles mayores a 10 cm de DN, no solamente en las parcelas seleccionadas, sino también a lo largo de la carretera, debido a la dificultad de conseguir árboles con diámetros grandes, que además cumplieran con los criterios mencionados. Toda el área de muestreo comprendía rodales con edades de entre 60 años y 70 años de edad sucesional.

Tomando en cuenta el costo del muestreo destructivo, el consentimiento de los ejidatarios requerido para el derribo de los árboles y los resultados de estudios previos que indican que se requieren al menos 50 individuos para obtener una buena precisión en la estimación de la biomasa epigea en selvas tropicales (Chave *et al.*, 2004; Van Breugel, Ransijn, Craven, Bongers y Hall, 2011; Picard *et al.*, 2012), originalmente se seleccionaron 50 individuos con D entre 2.5 cm y 66.5 cm. Sin embargo, los ejidatarios solamente autorizaron el derribo de individuos > 42 cm de DN pertenecientes a la especie *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. Dado que el establecimiento en condiciones naturales de esta especie es muy raro y se asocia con la siembra directa o el pastoreo de ganado (Janzen y Martin, 1982), se optó por descartar los tres individuos de esta especie, para un tamaño de muestra final de 47 individuos: 30 con D entre 2.5 cm y 10 cm y 17 con D entre 10.1 cm y 41.5 cm pertenecientes a un total de 18 especies (Apéndice 1).

A cada árbol seleccionado se le midió su D y se estimó visualmente su altura total (H) antes de ser derribado. Siguiendo la metodología de Piccard *et al.* (2012), a aque-

FIGURA 1. Ubicación del ejido San Agustín, Yucatán, México y del área de aprovechamiento forestal maderable donde se realizó el muestreo destructivo.

Fuentes: Alianza México REDD+, 2016; Secretaría de Educación Pública, 2014.

llos árboles que presentaban más de un fuste (únicamente 2 de los 47 seleccionados) se les midió el diámetro en la base (en lugar de a 1.3 m) y se estimó la H del fuste más largo. Una vez derribado, a cada árbol se le midió su H y se seccionó el fuste cada metro o cada 1.30 m. Todas las secciones del fuste, así como todas las ramas y las hojas se pesaron en campo y se tomaron muestras de cada sección y componente (tallo, ramas, hojas). Todas las muestras se secaron a 70 °C hasta alcanzar un peso constante y se utilizó la relación peso seco/peso fresco de las muestras para estimar la biomasa total de cada individuo con base en el peso fresco total medido en campo.

Análisis estadísticos

Para evaluar la relación que existe entre las variables explicativas (D, H y densidad de la madera: Pw) y la biomasa epigea (BE), se realizó un análisis de correlación con los datos sin transformar de los 47 individuos de las 18 especies seleccionadas y se elaboraron dos gráficos de dispersión en 3D en R-commander versión 3.3.1 (2016) y R-Studio (2015). Posteriormente, se exploraron diferentes ecuaciones alométricas con diversas formas funcionales, principalmente la logarítmica y la potencial. Para seleccionar las ecuaciones con mayor bondad de ajuste y menor error de predicción, primero se verificó que fueran coherentes con el conocimiento teórico y empírico, en términos del signo de los coeficientes de las variables explicativas, dado que se espera una relación positiva de la BE con D, H y Pw, así como con (D^2H) –análogo al volumen. Posteriormente, se llevaron a cabo los siguientes pasos, según las metodologías propuestas por Fonseca *et al.* (2009), Segura y Andrade (2008), Hernández-Stefanoni y Dupuy (2008) y Hernández-Stefanoni *et al.* (2014):

1. Verificación de los supuestos del análisis de regresión (normalidad, independencia y homogeneidad de varianzas). También se graficaron los residuales para analizar visualmente su independencia. Aquellas ecuaciones que no cumplieron con todos estos supuestos fueron desechadas.
2. Cálculo del coeficiente de determinación ajustado (R^2 ajustado). Aquellas ecuaciones que presentaron un coeficiente no significativo ($p > 0.05$) para alguna variable independiente fueron eliminados.
3. Cálculo de indicadores del ajuste de las ecuaciones: raíz cuadrada del error cuadrático medio (RMSE), Criterio de Información de Akaike (AIC), Delta de Akaike (Δ), Peso de Akaike (i) (Caballero, 2011; ver Apéndice 2). Se calificó cada ecuación con base en el valor de AIC y se descartaron aquellas ecuaciones con $i < 0.1$, siguiendo la metodología aplicada por Hernández-Stefanoni y Dupuy (2008).
4. Validación cruzada: siguiendo la metodología de Hernández-Stefanoni, *et al.* (2014), se hizo una validación cruzada tipo dejando uno afuera o “*leave-one-out-cross validation*”, consistente en descartar un dato a la vez y utilizar los demás datos para correr ecuaciones con formas funcionales iguales a las ecuaciones originales obtenidas y aplicar estas nuevas ecuaciones al valor observado para obtener así el valor predicho. Esto se hizo para todos los datos, de manera que, para cada ecuación, se tenía un valor predicho por cada valor observado. Posteriormente se realizó una regresión lineal entre valores observados y valores predichos para seleccionar la mejor ecuación, con base en el coeficiente de determinación (R^2) ajustado, el coeficiente de concordancia (AC) (Apéndice 3) y RSME, que proporciona una medida del error en las mismas unidades de la variable dependiente.

Para comparar las ecuaciones alométricas así obtenidas con otras ecuaciones o combinaciones de ecuaciones elaboradas o empleadas para estimar la biomasa epigea (BE) en las selvas de la península de Yucatán (Tabla 1), a los 47 árboles derribados se les aplicó cada una de estas ecuaciones para estimar la BE. También se realizó una regresión lineal entre valores observados y valores predichos para seleccionar la mejor ecuación, con base en el coeficiente de determinación R^2 ajustado, AC y RSME.

TABLA 1. Ecuaciones alométricas propuestas en estudios previos de biomasa epigea en las selvas de la península de Yucatán.

No.	Ecuación	Autor (es)	Localidad, tipo de selva (tamaño de muestra)
1	$AGB = \exp(-1.996 + 2.32 \ln(D))$	Brown (1997)	Selvas secas de India, validada en selvas secas de México (n = 28)
2	$AGB = Pw/Pa(\exp(4.9375 + 1.0583 \ln(D^2)))CF/106$ $AGB = \exp(-2.173 + 0.868 \ln(D^2H) + 0.0939/2)(Pw/Pa)$	Hughes <i>et al.</i> (1999); Urquiza <i>et al.</i> (2007)	Los Tuxtlas, Veracruz (selva perennifolia)/ Quintana Roo (selva subperennifolia). (n = 223, n = 195)
3	$AGB = \exp(-2.9267 + 1.3636 \ln(D) + 1.615 \ln(H))$	Guyot (2011)	Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo selva subperennifolia. (n = 50)
4	$AGB = 0.08479(Pw^{0.55255}D^{2.2435}H^{0.4773})$	Navar <i>et al.</i> (2013)	Selvas tropicales secas, Sinaloa, México (n = 39)
5	$AGB = \exp(-2.68 + 1.805 \ln(D) + 1.308 \ln(H) + 0.377 \ln(Pw))$	Chave <i>et al.</i> (2005)	Pantrópico incluye selvas subperennifolias de Quintana Roo (n = 1808)
6	$AGB = \exp(-1.803 - 0.976E + 0.976 \ln(Pw) + 2.673 \ln(D) - 0.0299[\ln(D)]^2)$, Donde $E = (0.178Ts - 0.938CWD - 6.61Ps)10^{-3}$	Chave <i>et al.</i> (2014)	Pantrópico, incluye selvas secas y húmedas y un factor climático (E). (n = 4004)

FIGURA 2. Relación de la biomasa epigea (BE) con el diámetro normal (D) y (a) la altura (H), o (b) la densidad de la madera (Pw) en una selva mediana subcaducifolia del ejido San Agustín, Yucatán, México.

RESULTADOS

Análisis de correlación y tendencia

La biomasa epigea (BE) de los 47 árboles (de 18 especies) muestreados varió entre 1.45 kg/árbol y 777.88 kg/árbol, con un valor medio de 134.25 kg/árbol. La BE presentó relaciones positivas de tipo potencial o logarítmico con el diámetro, la altura y la densidad de la madera (Fig. 2), lo cual permite descartar ecuaciones alométricas con otras formas funcionales.

Ecuaciones alométricas elaboradas

Se seleccionaron seis ecuaciones alométricas que cumplieran con los criterios establecidos. De estas seis ecuaciones, se descartaron dos (5 y 6), por presentar valores del peso de Akaike (i) menores a 0.1. Las cuatro ecuaciones restantes (1 - 4) cumplen con un buen ajuste de R^2 ajustado y valores de RMSE y AIC bajos. Aunque la mejor ecuación en términos de la bondad de ajuste es la ecuación 1 (AIC= 48.36, i = 0.38), las ecuaciones 2 y 3 tienen valores comparables y muy similares (Tabla 2).

La validación cruzada confirmó que la ecuación 1 tiene la mejor predicción, con un R^2 ajustado de 0.72, un AC de 0.56 –que indica una concordancia moderada (Apéndice 3) y una RMSE de 118.74, aunque nuevamente las ecuaciones 2 y 3 mostraron valores comparables y muy similares (Fig. 3).

Comparación con otras ecuaciones existentes

De las ecuaciones existentes evaluadas, la de Brown (1997) fue la que tuvo el mejor ajuste (R^2 ajustado = 0.76, RMSE= 110.60), seguida de la de Chave *et al.* (2005) (R^2 ajustado = 0.73, RMSE= 116.3), la de Nívar-Cháidez *et al.* (2013) (R^2 ajustado = 0.73, RMSE= 117.56) y la de Guyot (2011) (R^2 ajustado= 0.72, RMSE= 118.25) (Fig. 4a, b, d, f), la cual tuvo un ajuste muy similar al de la ecuación 1 obtenida en este estudio (R^2 = 0.72, RMSE= 118.74). Por otro lado, las ecuaciones que peor ajuste presentaron fueron la de Chave *et al.* (2014) (R^2 ajustado= 0.69, RMSE= 125.64) y la combinada de Hughes, Kauffman y Jaramillo (1999) y Urquiza, Dolman y Peres (2007) (R^2 ajustado= 0.68, RMSE= 127.93) (Fig. 4c, e).

Al comparar la ecuación 1 de este estudio con cada una de las seis ecuaciones existentes (Fig. 5), se observa un comportamiento similar, especialmente con respecto a las ecuaciones de Chave *et al.* (2005) y Guyot (2011) –excepto por la combinación de ecuaciones de Hughes *et al.* (1999) con Urquiza *et al.* (2007). Sin embargo, si se comparan los valores estimados para los árboles de mayor tamaño (que son los que más influyen en las estimaciones de BE), se observa que la ecuación de Brown (1997) presenta los valores estimados más similares a los observados, seguida de la de Chave *et al.* (2005), Guyot (2011) y la ecuación 1; mientras que las ecuaciones de Nívar-Cháidez *et al.* (2013) y Chave *et al.* (2014) tienden a sobreestimar la BE de los árboles de mayor tamaño y la combinación de ecua-

TABLA 2. Estadísticos de bondad de ajuste para seis ecuaciones alométricas ajustadas a los datos de biomasa epigea medidos en una selva mediana subcaducifolia del ejido San Agustín, Yucatán, México (n= 47 árboles).

No	Ecuación	R^2	CME	AIC	Δ	i
1	$BE = \exp(-4.1392 + 0.9900 \ln(D^2H) + 1.2268Pw)$	0.96	0.15	48.36	0.00	0.38
2	$BE = \exp(-3.9605 + 2.1479 \ln(D) + 0.6927 \ln(H) + 1.3612Pw)$	0.96	0.15	49.46	1.10	0.22
3	$BE = \exp(-3.01762 + 0.99032 \ln(D^2H) + 0.63065 \ln(Pw))$	0.96	0.15	49.56	1.20	0.21
4	$BE = \exp(-2.7053 + 2.1273 \ln(D) + 0.7090 \ln(H) + 0.7085 \ln(Pw))$	0.96	0.15	50.36	2.00	0.14
5	$BE = \exp(-3.45923 + 2.48146 \ln(D) + 1.717230Pw)$	0.96	0.16	55.34	3.74	0.05
6	$BE = \exp(-2.90935 + 0.99568 \ln(D^2HPw))$	0.96	0.16	55.34	3.73	0.05

FIGURA 3. Valores observados (kg) y estimados (kg) de biomasa epigea de las ecuaciones 1-4 según la validación cruzada.

R^2 ajustado = coeficiente de determinación ajustado; AC = coeficiente de concordancia; RMSE = raíz cuadrada del error cuadrático medio.

ciones de Hughes *et al.* (1999) con Urquiza *et al.* (2007) tiende a subestimar la BE de los árboles más grandes y a sobreestimar la de los más pequeños (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Ecuaciones alométricas elaboradas

De las seis ecuaciones elaboradas para estimar la biomasa epigea (BE) obtenida del muestreo destructivo, el mejor modelo correspondió a la ecuación alométrica 1, lo cual es congruente con la estrecha relación de la biomasa con el volumen (análogo a la densidad al cuadrado por la altura) y la densidad de la madera que se ha documentado previamente (Picard *et al.*, 2012). Sin embargo, algunos autores consideran que los modelos con valores de AIC que difieren en menos de dos unidades son estadísticamente equivalentes (Rozendaal *et al.*, 2016). Según este criterio, las ecuaciones 1-3 serían estadísticamente equivalentes en cuanto a su bondad de ajuste, dado que

difieren entre sí en menos de dos unidades de AIC. Además, la mejor ecuación alométrica en términos estadísticos no necesariamente es la que mejor predice la BE (Montgomery, Peck y Vining, 2006; Picard *et al.*, 2012). Por lo tanto, es importante y recomendable analizar la capacidad predictiva de cada ecuación y no solamente su bondad de ajuste.

Las ecuaciones 1-3 tampoco difieren sustancialmente en su capacidad predictiva, tanto en términos de la validación cruzada, como del valor de RMSE. Esto sugiere que estas tres ecuaciones resultan adecuadas para estimar la BE en la selva estudiada. Sin embargo, la ecuación que presentó la mayor precisión de estimación nuevamente fue la 1. Por lo tanto, de las ecuaciones desarrolladas en este estudio, la 1 es la más recomendable para estimar la BE (y el carbono almacenado en ésta) en las selvas de la región Puuc de Yucatán o en otras selvas con ambientes y características de estructura y composición florística similares.

FIGURA 4. Valores observados (kg) y estimados (Kg) de biomasa epigea de las ecuaciones alométricas de Brown, (1997); Chave *et al.* (2005); Chave *et al.* (2014); Guyot (2011); Hughes *et al.* (1999) Urquiza *et al.* (2007) y Návar-Cháidez *et al.* (2013).

R² ajustado = coeficiente de determinación ajustado; AC = coeficiente de concordancia; RMSE= raíz cuadrada del error cuadrático medio.

FIGURA 5. Relación entre el diámetro de los árboles muestreados en este estudio y la biomasa epigea (BE) observada y estimada con la ecuación alométrica 1 (EC1) y con otras ecuaciones existentes.

Comparación con otras ecuaciones existentes

Contrariamente a lo esperado, cuatro de las seis ecuaciones alométricas existentes evaluadas mostraron un mejor ajuste y menor error de predicción que todas las ecuaciones elaboradas localmente en este estudio. En particular, resulta sorprendente que la ecuación de Brown (1997), a pesar de haber sido desarrollada en selvas secas de la India, considerando únicamente el diámetro como variable predictiva, con un tamaño de muestra pequeño (28 árboles) y un intervalo de tamaños de árboles relativamente estrecho (5 cm - 40 cm de diámetro normal), fuera la que mejor bondad de ajuste y menor error de estimación presentara. Esto es contrario a lo encontrado en varios estudios (Chave *et al.*, 2005; Návar-Cháidez *et al.*, 2013) y a los criterios generales que se emplean para seleccionar ecuaciones alométricas: que sean preferentemente locales, con un tamaño de muestra lo más grande posible, para un intervalo de tamaños de árboles lo más amplio posible y que incluyan la altura y la densidad de la madera como predictores. Sin embargo, cabe señalar que esta ecuación fue validada con datos de las selvas secas de México, encontrando un muy buen ajuste (R^2 ajustado = 0.89) (Brown, 1997). Se requieren estudios detallados que comparen la similitud estructural (especialmente en cuanto a la BE) entre las selvas secas de la India y las de Yucatán, para explorar las causas de estos resultados inesperados.

Por otro lado, al analizar la relación entre el diámetro de los árboles y la BE medida por el método destructivo y comparar la ecuación 1 con las existentes, se observa que algunas de estas resultan poco adecuadas (Fig. 5). Por ejemplo, la combinación de ecuaciones de Hughes *et al.* (1999) con Urquiza *et al.* (2007) tiende a sobreestimar la BE de árboles pequeños (< 10 cm de diámetro) y a sobreestimar la de los árboles más grandes (> 35 cm). La sobreestimación de la BE de árboles pequeños seguramente se debe a que la ecuación de Hughes *et al.* (1999) fue desarrollada con árboles de una selva perennifolia de Veracruz. Por otro lado, las ecuaciones de Návar-Cháidez *et al.* (2013) y Chave *et al.* (2014) tienden a sobreestimar la BE de los árboles más grandes, por lo que tampoco se recomienda su aplicación a las selvas de la región Puuc de

Yucatán. La ecuación de Návar-Cháidez *et al.* (2013) tiene un tamaño de muestra relativamente pequeño ($n = 39$) y fue elaborada en selvas secas de Sinaloa, lo cual podría ayudar a explicar este resultado, comparado, por ejemplo, con el mejor desempeño de la ecuación de Guyot (2011), con un tamaño de muestra mayor ($n = 50$) y elaborada en la Península de Yucatán.

En cuanto a la ecuación de Chave *et al.* (2014), aunque tiene un tamaño de muestra difícilmente superable ($n = 4004$), fue elaborada en 38 sitios de selvas tanto secas (incluyendo selvas de la Península de Yucatán) como húmedas de todo el trópico. En contraste, la ecuación antecesora de Chave *et al.* (2005), que también tiene un tamaño de muestra muy grande ($n = 1008$ en 20 sitios) pero fue desarrollada solamente para selvas secas ($n = 247$ solo en la Península de Yucatán), presentó un mejor ajuste y mostró estimaciones de BE para los árboles más grandes muy similares a las de la ecuación 1. Estos resultados sugieren que ecuaciones que combinan muestreos en diferentes regiones e incluso continentes pueden dar estimaciones locales precisas de BE, cuando incluyen muestreos en la región donde se va a aplicar, especialmente si tienen tamaños de muestra grandes. Sin embargo, el incluir otros tipos de selva en los muestreos, aunque permite mayor generalidad, por ejemplo para modelar el ciclo global del carbono (Pan *et al.*, 2011; Grace, Mitchard y Gloor, 2014), puede comprometer la aplicabilidad local de ecuaciones alométricas, aun cuando se tenga un tamaño de muestra muy grande. Esto sugiere un compromiso entre la generalidad o globalidad de las ecuaciones alométricas (que se maximizó en el caso de Chave *et al.* (2014)) y la precisión de su aplicación a nivel local.

Finalmente, se ha encontrado que la alometría de los árboles puede cambiar con el crecimiento de los mismos (Weiner, 2004; Chave *et al.*, 2005). Se requiere estudiar más a fondo los cambios en la alometría de los árboles en las selvas secas en general y en las medianas subcaducifolias en particular, para identificar umbrales que permitan definir categorías diamétricas con diferentes relaciones alométricas. Esto permitiría evaluar si utilizar una combinación de dos ecuaciones alométricas para una misma

base de datos, una para individuos de tallas pequeñas y otra para individuos de tallas grandes, permite obtener una mejor estimación comparada con una sola ecuación para los árboles de todas las tallas.

CONCLUSIONES

Aunque la ecuación alométrica 1 elaborada en este trabajo tuvo un ajuste estadístico menor y un mayor error que la mayoría de las ecuaciones existentes evaluadas, mostró mejores estimaciones de BE para los árboles de mayor diámetro (que son los que más influyen en dicha estimación), comparada con varias de las ecuaciones existentes –*e.g.* Chave *et al.* (2014) y la combinación de Hughes *et al.* (1999) y Urquiza *et al.* (2007). Por lo tanto, se recomienda el uso de las ecuaciones de Brown (1997), Chave *et al.* (2005), Guyot (2011) o la ecuación 1 desarrollada en este estudio para estimar la BE en las selvas secas de la Región Puuc de Yucatán y en otras selvas con condiciones ambientales, de estructura y de composición similares.

El método destructivo para la construcción de ecuaciones alométricas es la manera más confiable (aunque costosa) de dilucidar el comportamiento de la BE y el carbono almacenado en esta. Tener valores medidos de BE permite construir y validar ecuaciones alométricas, así como comparar con ecuaciones existentes. Esto contribuye a entender los factores que afectan la precisión en la estimación de la BE a partir de este tipo de ecuaciones, tales como los efectos de las condiciones locales o regionales, el tamaño de la muestra, la inclusión de variables explicativas como la altura y la densidad de la madera, así como cambios en la alometría de los árboles con el crecimiento. Además, su uso puede facilitar la planificación, el ordenamiento y el manejo de áreas forestales, permitiendo la cuantificación de la biomasa y el carbono epigeo almacenado y proporcionando información valiosa para estrategias de mitigación del cambio climático.

RECONOCIMIENTOS

Agradecemos a la comunidad del ejido San Agustín y a Bioasesores A.C. por su apoyo con el trabajo de campo; a The Nature Conservancy, USAID-México y CONACYT por

su apoyo económico, igualmente a UADY-CCBA y CICY por su apoyo logístico. En particular, agradecemos a Filogonio May, Juan Pablo Caamal y Dinosca Rondón por su apoyo con las labores de campo, así como al Dr. Argenis Mora, por su orientación en los análisis estadísticos. Los atinados comentarios de tres revisores anónimos mejoraron la claridad, calidad y alcance del artículo.

REFERENCIAS

- Banda, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D. y R. Toby Pennington. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383-1387. doi: 10.1126/science.aaf5080.
- Bautista-Zúniga F., Batllori-Sampedro E., Ortiz-Pérez M., Palacio-Aponte G. y Castillo-González M. (2003). Geoformas, agua y suelo en la Península de Yucatán. En P. Colunga-García-Marín y A. Larqué-Saavedra (Eds.) *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. (pp. 21-36). Mérida, Yucatán, México: Academia Mexicana de Ciencias, Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer* (Vol. 134). Urbana, IL, Estados Unidos: Food & Agriculture Organization of the United Nations.
- Caballero, F. (2011). *Selección de modelos mediante criterios de información en análisis factorial*. Tesis doctoral no publicada. Universidad de Granada, Granada, España.
- Cairns, M., Brown, S., Helmer, E. y Baumgardner, G. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111, 1-11. doi: 10.1007/s004420050.
- Cairns, M., Olmsted, I., Granados, J. y Argaez, J. (2003). Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on Mexico's Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 186, 125-132. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00229-9.
- Cifuentes, M. (2010). *ABC del cambio climático en Mesoamérica*. Programa Cambio. Turrialba, Costa Rica: Catie.
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S. y Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropi-

- cal forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 359(1443), 409-420. doi: 10.1098/rstb.2003.1425.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D. y Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B., ... y Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190. doi: 10.1111/gcb.12629.
- Comisión Nacional Forestal. 2013. *Inventario Nacional y de Suelos. Manual y procedimientos para el muestreo de campo*. Zapopan, Jalisco. México: CONAFOR.
- Cuenca, M. E., Jadán, O., Cueva, K. y Aguirre, C. (2014). Carbono y ecuaciones alométricas para grupos de especies y bosque de tierras bajas, Amazonía Ecuatoriana. *CEDAMAZ*, 4(1), 21-31.
- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequién-Abarca, E. y May-Pat, F. (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44(2), 151-162. doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00783.x.
- Flores Guido, J. S. y Espejel Carvajal, I. (1994). Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán: Yucatán, México.
- Foley, J., Costa, M., Delire, C., Ramankutty, N. y Snyder, P. (2003). Green surprise? How terrestrial ecosystems could affect earth's climate. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(1), 38-44. doi: 10.1890/1540-9295(2003)001[0038:GSHTEC]2.0.CO;2.
- Fonseca, W., Alice, F. y Rey, J. (2009). Modelos para estimar la biomasa de especies nativas en plantaciones y bosques secundarios en la zona Caribe de Costa Rica. *Bosque (Valdivia)*, 30(1), 36-47. doi: 10.4067/S0717-92002009000100006.
- García, E. (1973). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana* (2a ed.). México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry 1. *American Zoologist*, 40(5), 748-758.
- Gould, S. J. (1971). Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *The American Naturalist*, 105(942), 113-136.
- Grace, J., Mitchard, E. y Gloor, E. (2014). Perturbations in the carbon budget of the tropics. *Global Change Biology*, 20, 3238-3255. doi: 10.1111/gcb.12600.
- Guyot, J. (2011). *Estimation du stock de carbone dans la végétation des zones humides de la Péninsule du Yucatan*. Mémoire de fin d'études. (Tesis de licenciatura no publicada). AgroParis Tech-El Colegio de la Frontera Sur, France.
- Harvey, C., Villanueva, C., Esquivel, H., Gómez, R., Ibrahim, M., López, M. y Sinclair, F. (2011). Conservation value of dispersed tree cover threatened by pasture management. *Forest Ecology and Management*, 261, 1664-1674. doi: 10.1016/j.foreco.2010.11.004.
- Hernández-Stefanoni, J. L. y Dupuy, J. M. (2008). Effects of landscape patterns on species density and abundance of trees in a tropical subdeciduous forest of the Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 255, 3797-3805. doi: 10.1016/j.foreco.2008.03.019.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J. M., Johnson, K. D., Birdsey, R., Tun-Dzul, F., Peduzzi, A. y López-Merlín, D. (2014). Improving species diversity and biomass estimates of tropical dry forests using airborne LiDAR. *Remote Sensing*, 6(6), 4741-4763. doi: 10.3390/rs6064741.
- Houghton, R. A., Byers, B. y Nassikas, A. A. (2015). A role for tropical forests in stabilizing atmospheric CO₂. *Nature Climate Change*, 5(12), 1022-1023. doi: 10.1038/nclimate2869.
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B. y Jaramillo, V. J. (1999). Biomass carbon and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of México. *Ecology*, 80, 1897-1907. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1892:BCAN-DO]2.0.CO;2.

- Huxley, J. S. (1924). Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature*, 114(2877), 895-896. doi: 10.1038/114895a0.
- Janzen, D. H. y Martin P. S. (1982). Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science*, 245, 19-27.
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S. y Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States trees species. *Forest Science*, 49, 12-35.
- Kie, J. G. y White, M. (1985). Population dynamics of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on the Welder wildlife refuge. Texas. *Southwestern Naturalist*, 30, 105-118. doi: 10.2307/3670664.
- López-Martínez, J. O., Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy J. M. y Meave, J. A. (2013). Partitioning the variation of woody plant b-diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 24, 33-45. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01446.x.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491-505. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x.
- Mokany, K., Raison, R. J. y Prokushkin, S. A. (2006). Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 11, 1-13.
- Montgomery, D. C., Peck, E. A. y Vining, G. G. (2006). *Introducción al análisis de regresión lineal*. México: Continental.
- Návar-Cháidez, J., Rodríguez-Flores, F. D. J. y Domínguez-Calleros, P. A. (2013). Ecuaciones alométricas para árboles tropicales: aplicación al inventario forestal de Sinaloa, México. *Agronomía Mesoamericana*, 24(2), 347-356.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W.A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D. y Lewis, S. L., (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988-993. doi: 1201609/science.1201609.
- Picard, N., Saint-André, L. y Henry, M. (2012). *Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles: del trabajo de campo a la predicción*. Roma, Italia. Montpellier, Francia: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Zambrano, A. M. A., Balvanera, P., Becknell, J. M., ... y Rozendaal, D. M. A. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530 (7589), 211-214. doi: 10.1038/nature16512.
- R Core Team. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <https://www.R-project.org/>.
- RStudio Team. (2015). *RStudio: Integrated Development for R*. Boston, MA: RStudio, Inc. Recuperado de <http://www.rstudio.com/>.
- Rozendaal, D. M., Chazdon, R. L., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., Bentos, T. V., Dupuy, J. M., ... y Bongers F. (2016). Demographic drivers of aboveground biomass dynamics during secondary succession in Neotropical dry and wet forests. *Ecosystems*, 1-14. doi: 10.1007/s10021-016-0029-4.
- Schlegel, B. (2001). *Estimación de la biomasa y carbono en bosques del tipo forestal siempre verde*. Documento presentado en el Simposio Internacional de Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile.
- Segura, M. y Andrade, H. J. (2008). Cómo construir modelos alométricos de volumen, biomasa o carbono de especies leñosas perennes? *Agroforestería en las Américas (CATIE)*, 46, 89-96. Recuperado de <http://hdl.handle.net/11554/6935>.
- Ter-Mikaelian, M. T. y Korzukhin, M. D. (1997). Biomass equations for sixty-five North American tree species. *Forest Ecology and Management*, 97, 1-24. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00019-4.
- Urquiza-Haas, T., Dolman, P. M. y Peres, C. A. (2007). Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula. Mexico: Effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 247(1), 80-90. doi: 10.1016/j.foreco.2007.04.015.

Van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F. y Hall, J. S. (2011). Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1648-1657. doi: 10.1016/j.foreco.2011.07.018.

Weiner, J. (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(4), 207-215. doi: 10.1078/1433-8319-00083.

Zianis, D. y Mencuccini, M. (2004). On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187, 311-332. doi: 10.1016/j.foreco.2003.07.007.

Manuscrito recibido el 18 de noviembre de 2016.
Aceptado el 24 de abril de 2017.

Este documento se debe citar como:

Ramírez R., G., Dupuy R., J. M., Ramírez y A., L. y Solorio S., F. J. (2017). Evaluación de ecuaciones alométricas de biomasa epígea en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán. *Madera y Bosques*, 23(2), 163-179. doi: 10.21829/myb.2017.2321452

APÉNDICES

APÉNDICE 1. Listado de especies de árboles muestreados para el método destructivo

Nombre científico	Nombre común	Familia	No. de individuos	Diámetro (cm)
<i>Bunchosias swartziana</i> Griseb	Sipche'	Malpighiaceae	1	2.9
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg	Chakaj	Burseraceae	5	3.3-38.5
<i>Caesalpinia gaumeri</i> (Britton & Rose) Greem	Kitinche'	Fabaceae	2	6.58; 9.04
<i>Coccoloba diversifolia</i> Jacq	Boobch'iich'	Polygonaceae	2	5.5; 6.3
<i>Coccoloba spicata</i> Lundell	Boob	Polygonaceae	2	4.1; 6.0
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd) Spreng	Chu' um	Bixaceae	2	10.4; 20.0
<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) Roem&Schult.	Sabakche'	Rubiaceae	1	6.7
<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	Ts'its' ilche'	Polygonaceae	2	4.0; 6.3
<i>Lonchocarpus rugosus</i> (L.) Benth	K' anasin	Fabaceae	1	6.6
<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	Xuul	Fabaceae	7	3.3-11.3
<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth	Tsalam	Fabaceae	4	19.9-39.2
<i>Mimosa bahamensis</i> (L.) Benth	Sakratsim	Fabaceae	1	4.4
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg	Jabin	Fabaceae	6	4.7-41.5
<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl	Granadillo	Fabaceae	2	27.6; 28.5
<i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg) Nied	Pichi'che'	Myrtaceae	2	2.5; 6.5
<i>Talisia olivaeformis</i> (Kunth) Radlk	Waya	Sanpindaceae	2	5.4; 6.5
<i>Thouinia paucidentata</i> (Kunth) Radlk	K'anchunuup	Sanpindaceae	3	6.0-7.5
<i>Vitexgaumeri</i> Greem	Ya'axnik	Lamiaceae	2	17.3; 41.2

APÉNDICE 2. Ecuaciones para calcular el Criterio de Información de Akaike, delta Akaike y peso Akaike (i):

2.1 Criterio de Información de Akaike (AIC) $AIC = 2k - 2\ln(L)$,

Donde:

k es el número de parámetros

L es la función de verosimilitud

2.2 Delta de Akaike (Δ) $\Delta_i = AIC_i - \min(AIC)$

2.3 Peso de Akaike (i): $\omega_i = \frac{\exp\{-1/2\Delta_i\}}{\sum_{k=1}^K \exp\{-1/2\Delta_k\}}$

APÉNDICE 3. Ecuación para calcular el coeficiente de concordancia (AC) e interpretación de los valores del mismo

3.1 Ecuación para calcular el coeficiente de concordancia (AC):

$$AC = 1 - \frac{SSD}{SPOD}$$

Donde:

$$SSD = \sum_{i=1}^n (X_i - Y_i)^2$$

Donde: X_i son los valores observados y Y_i son los valores esperados

$$SOPD = \sum_{i=1}^n |\bar{X}_i - \bar{Y}| |X_i - \bar{X}| (|\bar{X} - \bar{Y}| |Y_i - \bar{Y}|)$$

Donde: $\bar{X}$ es el valor medio observado y $\bar{Y}$ es el valor medio esperado

3.2. Tabla de valores del coeficiente de concordancia (AC) y su interpretación.

Rangos de valores de AC	Fuerza de concordancia
≤0.20	Pobre
0.21-0.40	Débil
0.41-0.60	Moderada
0.61-0.80	Buena
0.81-1.00	Muy buena