



Artículo / Article

Modelación de biomasa y carbono arbóreo aéreo en bosques del estado de Durango

Modeling of biomass and aboveground arboreal carbon in forests of the state of *Durango*

René Alejandro Martínez Barrón¹, Oscar Alberto Aguirre Calderón¹, Benedicto Vargas Larreta²,
Javier Jiménez Pérez¹, Eduardo Javier Treviño Garza¹ y José Israel Yerena Yamalle¹

Resumen

Los ecosistemas forestales son particularmente importantes como reservorio de carbono, porque los árboles retienen altas cantidades de ese elemento por unidad de área, en comparación con otros tipos de vegetación. En este contexto, se trabajó en bosques del estado de Durango con el propósito de cuantificar los almacenes de carbono en diferentes sistemas evaluados, de 5 a 60 años; modelar espacialmente la biomasa y carbono arbóreo aéreo, mediante el uso de imágenes de satélite; generar mapas de biomasa (Mg ha^{-1}) y carbono arbóreo aéreo (Mg ha^{-1}) de las áreas de seleccionadas. El estudio presenta las relaciones entre los datos espectrales obtenidos con el sensor *Landsat TM* (*Thematic Mapper*) y las variables de biomasa y carbono porque los datos obtenidos por medio de la percepción remota pueden ser útiles para la estimación indirecta del valor de la biomasa/carbono. Para las relaciones y estimaciones se utilizó el método de regresión lineal múltiple. Los resultados indican una buena correlación entre las variables forestales y los índices espectrales relacionados con la humedad de la vegetación. Los modelos generados para la estimación de biomasa y cuantificación de carbono arbóreo aéreo presentaron los mejores ajustes y menores errores; para la primera, la raíz del error medio cuadrático fue de $\text{RMSE} = 54.74 \text{ Mg ha}^{-1}$, $B = 334.69 - 112.83(B2) + 107.13(B3) + 8 250.39(\text{NDVI}) - 8 265.91(\text{NDVI41}) + 6 548.72(\text{NDVI43})$; y para carbono un $\text{RMSE} = 26.87 \text{ Mg ha}^{-1}$, $C = 164.71 - 55.23(B2) + 52.54(B3) + 4 052.05(\text{NDVI}) - 4 059.76(\text{NDVI41}) + 3 215.18(\text{NDVI43})$. Se concluye que las imágenes *Landsat TM* proveen información valiosa para la estimación de biomasa y cuantificación de carbono arbóreo aéreo.

Palabras clave: Biomasa forestal, carbón arbóreo aéreo, datos espectrales, *Landsat TM*, reflectancias, satélite *SPOT*.

Abstract

Forest ecosystems are particularly important as carbon reservoirs, since the trees retain large amounts of this element per surface area unit, compared to other types of vegetation. Within this context, the carbon reservoirs in various evaluated systems in the state of *Durango*, aged 5 to 60 years, were quantified; the biomass and aboveground arboreal carbon were spatially modeled using satellite imagery, and biomass (Mg ha^{-1}) and aboveground arboreal carbon (Mg ha^{-1}) maps of the selected area were generated. This study presents the relationships between biomass and carbon in forests obtained from the spectral data analysis by the *Landsat TM* (*Thematic Mapper*), in the State of *Durango*, Mexico. The multiple linear regression method was utilized to determine relationships and estimations. The results showed a good correlation between forest variables and spectral indices related to vegetation moisture. The generated models used for quantifying the biomass and aboveground carbon were those with the best fit and fewest errors. For the biomass, the root mean square error was $\text{RMSE} = 54.74 \text{ Mg ha}^{-1}$, $B = 334.69 - 112.83(B2) + 107.13(B3) + 8 250.39(\text{NDVI}) - 8 265.91(\text{NDVI41}) + 6 548.72(\text{NDVI43})$, and for carbon, $\text{RMSE} = 26.87 \text{ Mg ha}^{-1}$, $C = 164.71 - 55.23(B2) + 52.54(B3) + 4 052.05(\text{NDVI}) - 4 059.76(\text{NDVI41}) + 3 215.18(\text{NDVI43})$. *Landsat TM* images provide valuable information to estimate the biomass and quantify the aboveground arboreal carbon.

Key words: Forest biomass, aboveground arboreal carbon, spectral data, *Landsat TM*, reflectances, *SPOT* satellite.

Fecha de recepción/Received date: 15 de diciembre de 2015; Fecha de aceptación/Accepted date: 10 de abril de 2016.

¹ Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, México. Correo-e: mtzbar09@gmail.com

² Instituto Tecnológico de El Salto, Durango, México.

Introducción

Uno de los depósitos más importantes del carbono en la biosfera se concentra en los ecosistemas terrestres: en la materia orgánica vegetal viva, en la necromasa y en la materia orgánica del suelo (Ruiz *et al.*, 2014). Entre los ecosistemas terrestres, los forestales son, especialmente, notables como reservorio de carbono, porque los árboles retienen grandes cantidades de este elemento por unidad de área en comparación con otros tipos de vegetación (IPCC, 2001).

Así, el nivel de biomasa es un indicador del potencial de carbono, y ha recibido mucha atención desde los acuerdos obtenidos en el Protocolo de Kyoto. Sin embargo, existe incertidumbre acerca de las estimaciones de los bosques como depósitos del mismo (Houghton, 2005); por lo que el uso de técnicas de percepción remota se ha identificado como una herramienta valiosa de apoyo para las estimaciones sobre el particular, y en la cuantificación de las existencias de biomasa aérea y de los cambios asociados (Rosenqvist *et al.*, 2003; Tomppo *et al.*, 2002). Por lo tanto, los datos así obtenidos pueden ser útiles para la estimación indirecta del valor de la biomasa/carbono, información que debe ser complementada con datos de campo, con mediciones de las variables dasométricas que se utilizan en ecuaciones empíricas de biomasa (Zianis y Mencuccini, 2004).

El empleo de datos por percepción remota tiene ventajas, debido a que cubren un área grande y proporcionan formas de observación sistemática (Rosenqvist *et al.*, 2003). Con la realización de los análisis multitemporales correctos es posible establecer labores de predicción, prevención, determinación de escenarios futuros, monitoreo de ciertos elementos del medio natural, así como la estimación del cambio producido en las diferentes clases de uso y de ocupación de la tierra (Bedón y Pinto, 2007). Las técnicas basadas en la percepción remota adquieren un elevado potencial para este tipo de tareas, dada la periodicidad en la obtención de los datos y la variedad creciente en la resolución espacial de las imágenes disponibles, lo cual permite la identificación de los cambios desde diferentes escalas de trabajo.

El presente estudio trata sobre la modelación de biomasa y carbono arbóreo aéreo forestal en bosques del estado de Durango, mediante la utilización de imágenes de satélite *Landsat TM* y parámetros dasométricos forestales. Los objetivos del estudio consistieron en cuantificar los almacenes de carbono en diferentes sistemas forestales evaluados, de 5 a 60 años; modelar espacialmente la biomasa y carbono arbóreo aéreo con el uso de imágenes de satélite; además de generar mapas de biomasa (Mg ha^{-1}) y carbono arbóreo aéreo (Mg ha^{-1}) de las áreas de estudio.

Introduction

One of the most important carbon deposits in the biosphere is concentrated in the terrestrial ecosystems: in the living organic matter, in the necromass and in the organic matter of the soil (Ruiz *et al.*, 2014). Among the terrestrial ecosystems, the forest systems are particularly noteworthy as carbon reservoirs because the trees retain large amounts of this element per surface area unit, compared to other types of vegetation (IPCC, 2001).

Thus, the biomass level is an indicator of the carbon potential, and has received much attention since the agreements reached in the Kyoto Protocol. However, there is uncertainty as to the estimates of the forests as carbon deposits (Houghton, 2005); therefore, the use of remote perception techniques has been identified as a valuable tool to support estimations in this regard and to quantify the aerial biomass stock and the associated changes (Rosenqvist *et al.*, 2003; Tomppo *et al.*, 2002). Thus, the data obtained through this means can be useful for the indirect estimation of the biomass carbon ratio –a datum that must be complemented with field data and with measurements of the dasometric variables used in empirical biomass equations (Zianis and Mencuccini, 2004).

The use of remote perception data offers certain advantages, since these can cover a large area and provide systematic observation forms (Rosenqvist *et al.*, 2003). By carrying out the right multitemporal analyses, it is possible to establish tasks for the prediction, prevention and determination of future scenarios, monitoring of certain elements of the natural environment, and estimation of the change produced in the various types of land use and occupation (Bedón and Pinto, 2007). Techniques based on remote perception acquire a high potential for this kind of tasks, given the regularity in the collection of the data and the growing variety in the spatial resolution of the available images, which allows identification of the changes from different work scales.

This study describes the modeling of forest biomass and aboveground arboreal carbon in the forests of the state of Durango, using images from the *Landsat TM* satellite and forest dasometric parameters. The objectives of the study were the quantification of the carbon stores in various evaluated forest systems aged 5 to 60 years; spatial modeling of the biomass and aboveground arboreal carbon through the use of satellite imagery, and generation of biomass (Mg ha^{-1}) and aboveground arboreal carbon (Mg ha^{-1}) maps of the study zones.



Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio comprende bosques de clima templado del municipio Pueblo Nuevo, específicamente, en los ejidos El Brillante, La Ciudad, La Victoria y La Campana del estado de Durango, México (Figura 1). Pertenece a la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Occidental y a la subprovincia denominada Gran Meseta y Cañones Duranguenses. Sus elevaciones varían de los 1 400 a los 2 600 msnm. El clima es semihúmedo templado o semifrío, que se torna templado o semiseco en el lado oriental de la Sierra. La temperatura media anual oscila entre 20 y 22 °C, mientras que la precipitación media anual de 800 mm a 1 200 mm. Por su situación geográfica, reúne diversas condiciones de vegetación, desde masas puras de encino hasta bosques mezclados de pino-encino (Ucodefo 6, 1997).

Materials and Methods

Study area

The study area comprises temperate forests of the municipality of *Pueblo Nuevo*, specifically in the *El Brillante*, *La Ciudad*, *La Victoria* and *La Campana* ejidos, in the state of *Durango*, Mexico (Figure 1). It is located in the physiographic province of the *Western Sierra Madre* and in the subprovince known as the *Grand Plateau and the Durango Canyons*. Its altitudes vary between 1 400 and 2 600 masl. The climate is semi-humid temperate or semi-cold, becoming temperate or semi-dry on the eastern side of the *Sierra*. The mean annual temperature ranges between 20 °C and 22 °C, and the mean annual precipitation, between 800 mm and 1 200 mm. Because of its geographical location, it includes various vegetation conditions, among them pure oak and pine-oak forests (Ucodefo 6, 1997).

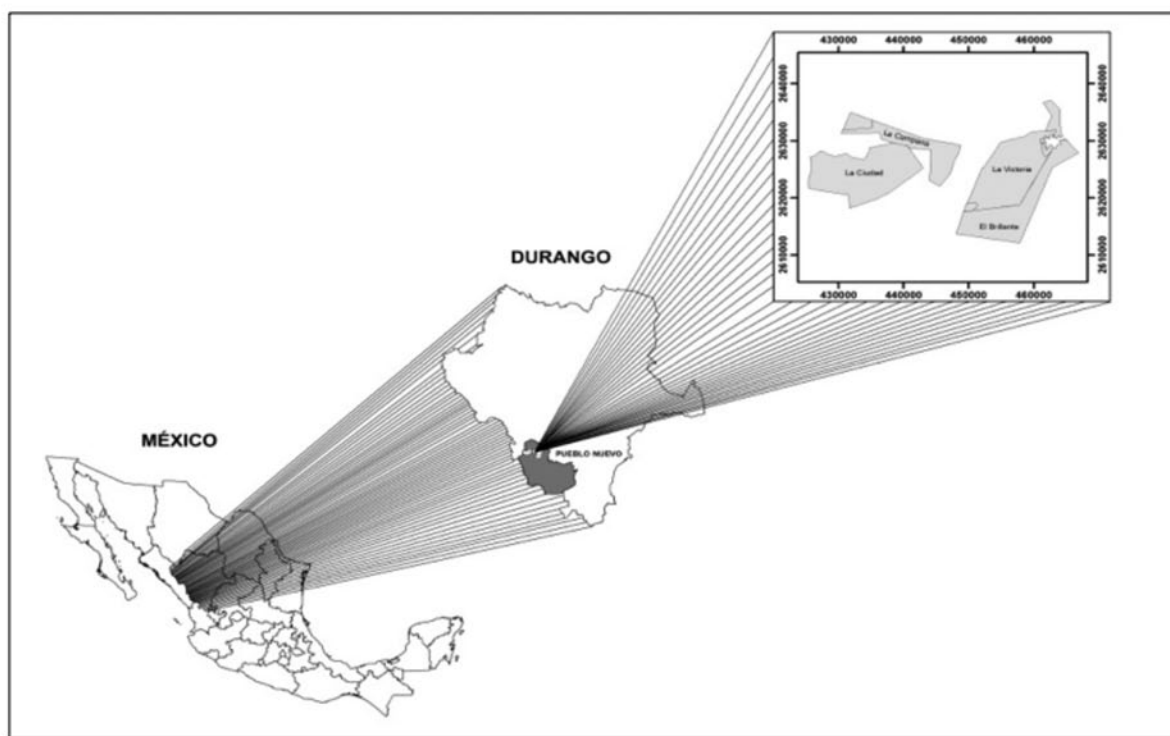


Figura 1. Ubicación geográfica.
Figure 1. Geographical location.

Trabajo de campo

La cuantificación de los almacenes de carbono se derivó de datos dasométricos de 39 sitios cuadrangulares de 50 x 50 m de la Red de Sitios Permanentes de Investigación Forestal, establecidos por la Universidad Juárez del Estado de Durango y el Instituto Tecnológico de El Salto (Corral *et al.*, 2009). La estimación

Field work

The carbon reservoirs were quantified based on the dasometric data of thirty-nine 50 x 50 m quadrangular sites belonging to the Network of Permanent Forest Research Plots established by the *Universidad Juárez del Estado de Durango* and the *Instituto Tecnológico de El Salto* (Corral *et al.*, 2009). The

de biomasa en cada sitio de muestreo se realizó por medio de ecuaciones alométricas previamente generadas para las especies más importantes (producción de biomasa) del estado de Durango, y se aplicaron a los datos dasométricos obtenidos en los sitios de muestreo. Los resultados de biomasa se convirtieron a cantidad de carbono almacenado, mediante la multiplicación de biomasa por el factor de carbono total específico para cada especie. Dichos porcentajes se distribuyen entre valores de 0.43 y 0.51. Los modelos fueron validados a partir de los datos de 10 sitios permanentes de muestreo establecidos en el ejido La Campana, debido a que esta área tiene condiciones ecológicas y silvícolas similares a los ejidos El Brillante, La Ciudad y La Victoria.

La determinación de biomasa y contenido de carbono total en cada sitio de muestreo se hizo con la sumatoria de la cantidad de ambos por árbol. Asimismo, los resultados de dichas variables procedentes de los 39 sitios fueron extrapolados a toneladas por hectárea, con la finalidad de facilitar la generación y construcción de los modelos para predecir su estimación, a través de la percepción remota.

Datos espectrales *Landsat TM (Thematic Mapper)*

La imagen de satélite se basó en la página del Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS, 2013), y se tomó el 19 de junio de 2011, con una resolución espacial de 30 m. Está ortorrectificada; es decir, representa los objetos del terreno en sus verdaderas coordenadas. Este sensor opera con siete bandas espectrales, que fueron elegidas especialmente para el monitoreo de la vegetación a excepción de la banda 7, que se agregó para aplicaciones geológicas (Cuadro 1).

biomass of each sampling site was estimated using allometric equations previously generated for the main species (biomass production) of the state of *Durango*, which were applied to the dasometric data collected at the sampling sites. The biomass results were converted to stored amounts of carbon by multiplying the biomass by the specific total carbon factor for each species. The values of these percentages range between 0.43 and 0.51. The models were validated using 10 permanent sampling sites established in the *La Campana ejido* because the ecological and silvicultural conditions of this area resemble those of the *El Brillante, La Ciudad* and *La Victoria ejidos*.

The biomass and total carbon contents in each sampling site were determined by adding the amounts for both factors per tree. Furthermore, the results of these variables from the 39 sites were extrapolated to tons per hectare in order to facilitate the generation and construction of the models so as to predict their estimation through remote perception.

Landsat TM (Thematic Mapper) spectral data

The satellite image was based on the United States Geological Service (USGS, 2013) and was taken on June 19, 2011, with a spatial resolution of 30 m. It has been orthorectified, i.e. it represents the objects in the site at their actual coordinates. This sensor operates with seven spectral bands especially selected to monitor the vegetation, with the exception of band 7, which was added for geological applications (Table 1).



Cuadro 1. Características de las bandas y principales aplicaciones que componen el satélite *Landsat TM*.

Bandas espectrales	Longitud de onda (μm)	Aplicaciones
B1: Azul	0.45 a 0.52	Fue diseñada para diferenciar cuerpos de agua, es útil para el mapeo de costas, para diferenciar entre suelo y vegetación y para clasificar distintos cubrimientos boscosos, por ejemplo las coníferas y latifoliadas. También es útil para diferenciar los diferentes tipos de rocas presentes en la superficie terrestre.
B2: Verde	0.52 a 0.60	Especialmente diseñada para evaluar el vigor de la vegetación sana, midiendo su pico de reflectancia (o radiación) verde. Es útil también para diferenciar tipos de rocas.
B3: Rojo	0.63 a 0.69	Es una banda de absorción de clorofila, muy útil para la clasificación de la cubierta vegetal. Es útil para detectar tipos de rocas.
B4: IRC	0.76 a 0.90	Es útil para determinar el contenido de biomasa, para la delimitación de cuerpos de agua y para la clasificación de las rocas.
B5: IRM	1.55 a 1.75	Indica el contenido de humedad de la vegetación y del suelo. También sirve para discriminar entre nieve y nubes.
B6: IRT	10.40 a 12.50	El infrarrojo termal es útil en el análisis del estrés de la vegetación, en la decadencia de la humedad del suelo y en el mapeo termal.
B7: IRM	2.08 a 2.35	Especialmente seleccionada por su potencial para la discriminación de rocas y para el mapeo hidrotermal. Mide la cantidad de hidróxidos (OH) y la absorción del agua.

Bi = Bandas espectrales; IRC = Infrarrojo cercano; IRM = Infrarrojo medio; IRT = Infrarrojo termal; μm = Micras.

Table 1. Characteristics of the bands and main applications of the Landsat TM.

Spectral bands	Wave length (µm)	Applications
B1: Blue	0.45 to 0.52	It was designed to differentiate water bodies; it is useful for mapping coasts, for differentiating between the soil and the vegetation and to classify different forest covers, e.g. conifers and broadleaves. It is also useful to differentiate between the various types of rocks present on the land area.
B2: Green	0.52 to 0.60	Specially designed to evaluate the vigor of the healthy vegetation, measuring its green reflectance (or radiation) peak. It is also useful for differentiating between rock types.
B3: Red	0.63 to 0.69	This is a chlorophyll absorption band, very useful for classifying the vegetal cover. It is also useful for detecting between rock types.
B4: CIR	0.76 to 0.90	It is useful for determining the content of biomass, delimiting water bodies and classifying rocks.
B5: MIR	1.55 to 1.75	Indicates the moisture content of the vegetation and the soil. It also serves to discriminate between snow and clouds.
B6: TIR	10.40 to 12.50	Thermal infrared is useful in the analysis of vegetation stress, the decay of the soil moisture and thermal mapping.
B7: MIR	2.08 to 2.35	Especially selected for its potential to discriminate rocks and for hydrothermal mapping. It measures the amount of hydroxides (OH) and water absorption.

Bi = Spectral bands; CIR = Close infrared; MIR = Medium infrared; TIR = Thermal infrared; µm = Microns.

Los datos espectrales fueron extraídos de las coordenadas UTM centrales de los sitios de muestreo, los cuales fueron identificados por los píxeles de las imágenes. Los datos espectrales consistieron en las reflectancias obtenidas de cuatro bandas individuales de la imagen y de cuatro transformaciones matemáticas aplicadas a la reflectancia: 1) Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), compuesto por las bandas espectrales infrarrojo cercano (IRC) y rojo (R), calculado como $NDVI = (IRC - R) / (IRC + R)$ (Rouse *et al.*, 1974); 2) NDVI41, compuesto por las bandas espectrales infrarrojo medio (IRM) y verde (V), calculado como $NDVI41 = (IRM - V) / (IRM + V)$; 3) NDVI42, calculado como $NDVI42 = (IRM - R) / (IRM + R)$, se compone por las bandas espectrales infrarrojo medio y rojo; 4) NDVI43, calculado como $NDVI43 = (IRM - IRC) / (IRM + IRC)$, el índice es conocido como de estrés hídrico (Rock *et al.*, 1986), y se integra por las bandas espectrales infrarrojo medio e infrarrojo cercano. Los índices se construyeron con el fin de resaltar algunas características de la vegetación, la cual está en función, principalmente, de la clorofila, de la estructura celular y del contenido de agua de la vegetación (Chuvieco, 1998; Soria y Granados, 2005; Aguirre *et al.*, 2009); y son más sensibles en alguna parte del espectro electromagnético, además se detectan mejor en bandas específicas (Cohen y Goward, 2004).

Relación entre datos de campo y datos espectrales

Se aplicó un análisis de correlación entre las variables forestales de interés y los datos espectrales con el fin de

The spectral data were taken from the central UTM coordinates of the sampling sites, which were identified by the pixels of the images. The spectral data consisted in the reflectances obtained from four individual bands of the image and four mathematical transformations applied to the reflectance: 1) Normalized difference vegetation index (NDVI) = $(CIR - R) / (CIR + R)$ (Rouse *et al.*, 1974); 2) NDVI41, consisting of the medium infrared (MIR) and green (G) spectral bands; calculated as $NDVI = (MIR - G) / (MIR + G)$; 3) NDVI42, calculated as $NDVI42 = (MIR - R) / (MIR + R)$; it is made up of the medium infrared and red spectral bands; 4) NDVI43, calculated as $NDVI43 = (MIR - CIR) / (MIR + CIR)$; this index is known as hydric stress (Rock *et al.*, 1986), and consists of the medium infrared and close infrared spectral bands. These indices were built in order to highlight certain characteristics of the vegetation, mainly in terms of chlorophyll, the cell structure, and the water content of the vegetation (Chuvieco, 1998; Soria and Granados, 2005; Aguirre *et al.*, 2009); they are most sensitive at a given portion of the electromagnetic spectrum and can be best detected in specific bands (Cohen and Goward, 2004).



averiguar el comportamiento y relación entre ellos. Se empleó el procedimiento estadístico de regresión por pasos (*Stepwise*), con el objetivo de seleccionar un modelo de regresión lineal múltiple que estime la biomasa (Mg ha^{-1}) y el carbono (Mg ha^{-1}) con un mínimo de variables. Como indicadores estadísticos de bondad de ajuste se consideraron el coeficiente de determinación (R^2), la raíz del cuadrado medio del error (RMSE) y un nivel de significancia menor a 0.05 para cada variable. Una vez desarrollados los mejores modelos de regresión, se estimó la biomasa y el carbono para los sitios de muestreo que corresponden a los datos espectrales, a partir de lo cual se generaron mapas de biomasa y carbono arbóreo aéreo para las localidades de estudio.

Validación

Con apoyo en la metodología antes descrita, se procesaron datos dasométricos y coordenadas UTM centrales de 10 sitios de muestreo, distintos a los 39 empleados para la construcción de los modelos, los cuales se ubicaron dentro del ejido La Campana; los resultados obtenidos de la aplicación de los modelos de regresión, predichos, fueron comparados con los datos de campo, observados, estimados por medio de ecuaciones alométricas y factores de carbono.

Resultados y Discusión

Relación entre las variables forestales y los datos espectrales

Las variables forestales biomasa y carbono mostraron una correlación negativa con los datos espectrales (Cuadro 2). De acuerdo con Hall *et al.* (2006) y Aguirre *et al.* (2009), lo anterior se explica por la disminución del albedo en zonas con vegetación densa y cerrada. Aunque se presentó poca correlación entre la biomasa y el carbono con las reflectancias de las bandas 1, 2, 4 y el índice de vegetación NDVI42; el índice de vegetación NDVI43 tuvo la correlación más alta, con un valor de -0.62 para biomasa y -0.63 para carbono. Aguirre *et al.* (2009) registraron un valor de correlación de -0.80 entre el NDVI43 y el carbono arbóreo aéreo. Los resultados obtenidos corroboraron lo señalado por Gong *et al.* (2003) y Aguirre *et al.* (2009), respecto a que la densidad de los bosques de coníferas (hoja acicular) tienen una mejor explicación por índices que son sensibles a la humedad, que por aquéllos que son sensibles a la clorofila. El signo negativo indica que la densidad forestal es inversamente proporcional al estrés hídrico de la vegetación (NDVI43). Por lo tanto, el NDVI presenta buenas correlaciones con las variables forestales de

Relationship between field data and spectral data

An analysis of the correlation between the forest variables of interest and the spectral data was performed in order to determine the behavior and relationship between them. The stepwise statistical procedure was applied in order to select a multiple linear regression model by which to estimate the biomass (Mg ha^{-1}) and carbon (Mg ha^{-1}) with a minimum of variables. The coefficient of determination (R^2), the root mean square error (RMSE), and a significance level below 0.05 for each variable were used as statistical indicators of the goodness of fit. Once the best regression models were developed, the biomass and the carbon were estimated for the sampling sites corresponding with the spectral data, and, based on them, biomass maps and aboveground arboreal carbon maps were generated for the studied locations.

Validation

With the support of the methodology described above, the dasometric data and central UTM coordinates of 10 sampling sites other than the 39 used for building the models -located within the *La Campana ejido*- were processed. The results obtained through the application of the predicted regression models were compared to the observed field data, estimated by means of allometric equations and carbon factors.

Results and Discussion

Relationship between the forest variables and the spectral data

The forest variables biomass and carbon showed a negative correlation with the spectral data (Table 2). According to Hall *et al.* (2006) and Aguirre *et al.* (2009), this is accounted for by the decreased albedo in areas with dense, closed vegetation. Although little correlation was found between the biomass and the carbon with the reflectances of bands 1, 2, 4, and the NDVI42 vegetation index, the NDVI43 vegetation index had the highest correlation, with a value of -0.62 for biomass and -0.63 for carbon. Aguirre *et al.* (2009) recorded a correlation value of -0.80 between the NDVI43 and the aboveground arboreal carbon. The results obtained confirmed the findings of Gong *et al.* (2003) and Aguirre *et al.* (2009): that the density of conifer forests (with needle leaves) is better accounted for by moisture sensitive indices than by chlorophyll sensitive indices. The negative sign indicates that the forest density is inversely proportional to the hydric stress of the vegetation (NDVI43). Therefore, the NDVI has good correlations with the forest



interés, debido a la reflectividad ocasionada por la clorofila de la vegetación. En concordancia con Chuvieco (1998) y Soria y Granados (2005), cuando la vegetación es sometida a un tipo de estrés (plagas, sequía, etcétera), su reflectancia en NDVI será inferior y, por lo tanto, un área con vegetación sana presentará un mayor contraste entre las bandas que componen este índice (infrarrojo cercano y rojo).

variables of interest, due to the reflectivity caused by the vegetation's chlorophyll. As observed by Chuvieco (1998) and Soria and Granados (2005), when the vegetation suffers from any type of stress (pests, drought, etc.), its reflectance in NDVI is lower, and therefore, an area with healthy vegetation will have a higher contrast between the bands that make up this index (close infrared and red).

Cuadro 2. Coeficientes de correlación entre las variables forestales y los datos espectrales.

Variable	B1	B2	B3	B4	B5	B7	NDVI	NDVI41	NDVI42	NDVI43
B	-0.24	-0.30	-0.42	-0.06	-0.54	-0.53	0.47	-0.47	-0.26	-0.62
Nivel de significancia	0.1358	0.0636	0.0073	0.7230	0.0004	0.0005	0.0024	0.0023	0.1092	<0.0001
C	-0.25	-0.30	-0.43	-0.06	-0.55	-0.54	0.48	-0.48	-0.26	-0.63
Nivel de significancia	0.1290	0.0597	0.0064	0.7156	0.0003	0.0004	0.0021	0.0020	0.1063	<0.0001

B = Biomasa (Mg ha^{-1}); C = Carbono (Mg ha^{-1}); B_i = Reflectancia por banda espectral; NDVI = Índice de vegetación de diferencia normalizada.

Table 2. Coefficients of correlation between the forest variables and the spectral data.

Variable	B1	B2	B3	B4	B5	B7	NDVI	NDVI41	NDVI42	NDVI43
B	-0.24	-0.30	-0.42	-0.06	-0.54	-0.53	0.47	-0.47	-0.26	-0.62
Significance level	0.1358	0.0636	0.0073	0.7230	0.0004	0.0005	0.0024	0.0023	0.1092	<0.0001
C	-0.25	-0.30	-0.43	-0.06	-0.55	-0.54	0.48	-0.48	-0.26	-0.63
Significance level	0.1290	0.0597	0.0064	0.7156	0.0003	0.0004	0.0021	0.0020	0.1063	<0.0001

B = Biomass (Mg ha^{-1}); C = Carbon (Mg ha^{-1}); B_i = Reflectance by spectral band; NDVI = Normalized difference vegetation index.

Modelos seleccionados

Los índices de vegetación basados en la reflectancia de las bandas verde, rojo, infrarrojo cercano y medio, fueron las que describieron de manera satisfactoria el comportamiento de la biomasa y el carbono, debido a la fuerte absorción de energía causada por la presencia del vigor de la vegetación sana, la absorción de la clorofila y la humedad presente en la vegetación (Soria y Granados, 2005). Los modelos seleccionados, mediante el procedimiento de regresión (*Stepwise*) para estimar biomasa y carbono a partir de datos espectrales se presentan en el Cuadro 3.

Selected models

Vegetation indices based on the reflectance of the green, red, and close and medium infrared best described the behavior of the biomass and carbon, due to the strong absorption of energy caused by the presence of vigorous, healthy vegetation, chlorophyll absorption, and vegetation moisture (Soria and Granados, 2005). Table 3 shows the models selected with the stepwise regression procedure for estimating biomass and carbon based on spectral data.

Cuadro 3. Modelos de regresión seleccionados.

Modelos	RMSE	R ²	Nivel de significancia
$B = 334.69 - 112.83(B2) + 107.13(B3) + 8\,250.39(NDVI) - 8\,265.91(NDVI41) + 6\,548.72(NDVI43)$	54.74	0.6241	<0.0001
$C = 164.71 - 55.23(B2) + 52.54(B3) + 4\,052.05(NDVI) - 4\,059.76(NDVI41) + 3\,215.18(NDVI43)$	26.87	0.6298	<0.0001

B = Biomasa (Mg ha^{-1}); C = Carbono (Mg ha^{-1}); B2 = Reflectancia en banda verde; B3 = Reflectancia en banda rojo; NDVI = Índice de vegetación de diferencia normalizada.

Table 3. Selected regression models.

Models	RMSE	R ²	Significance level
B = 334.69 - 112.83(B2) + 107.13(B3) + 8 250.39(NDVI) - 8 265.91(NDVI41) + 6 548.72(NDVI43)	54.74	0.6241	<0.0001
C = 164.71 - 55.23(B2) + 52.54(B3) + 4 052.05(NDVI) - 4 059.76(NDVI41) + 3 215.18(NDVI43)	26.87	0.6298	<0.0001

B = Biomass (Mg ha⁻¹); C = Carbon (Mg ha⁻¹); B2 = Reflectance in the green band; B3 = Reflectance in the red band; NDVI = Normalized difference vegetation index.

En diversos estudios se han utilizado datos espectrales para la estimación de variables forestales, que han presentado niveles de precisión (RMSE) y coeficientes de determinación (R²) muy variados. Aguirre *et al.* (2009) calcularon 22.24 Mg ha⁻¹ de RMSE para carbono en un bosque de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. en la región central de México con datos del sensor SPOT 5 HRG; realizaron estimaciones con regresión lineal múltiple y el procedimiento no paramétrico del vecino más cercano (*k-nn*), cuyo valor de R² fue 0.70 para el modelo de regresión seleccionado para cuantificar carbono con un nivel de confiabilidad de 99 %.

Por su parte, Labrecque *et al.* (2006) determinaron valores de RMSE de 59, 59 y 58 (Mg ha⁻¹) para bosques de coníferas, caducifolios y mixtos, respectivamente, para mapear biomasa forestal en una región piloto situada al oeste de Canadá, a través de imágenes Landsat TM. Escandón *et al.* (1999) usaron el mismo sensor, pero con un enfoque diferente, y evaluaron dos métodos para estimar biomasa arbórea. El primer método consistió en una clasificación supervisada multispectral con seis bandas; utilizaron tipos de vegetación identificados a partir de la composición de la biomasa de los géneros dominantes y de la altura promedio estimada del dosel. En el segundo método trabajaron con índices de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) de las bandas TM4/TM3; TM4/TM5 y TM4/TM7; posteriormente, aplicaron un modelo de regresión que relaciona la biomasa promedio con los valores o niveles digitales (ND) con los NDVI. Resultó que el modelo exponencial fue el de mejor ajuste para los tres NDVI; sus valores para los NDVI fueron TM4/TM3 (R²= 0.61), TM4/TM5 (R²=0.67) y TM4/TM7 (R²= 0.68). Comparativamente, los citados por Aguirre *et al.* (2009) son más similares a los del presente estudio y se consideran como aceptables para este tipo de investigaciones.

Las diferencias identificadas respecto a las experiencias previamente citadas pueden deberse a los satélites, por efecto de la resolución espacial que ofrecen el LANDSAT y el SPOT (Aguirre *et al.*, 2009) y a la resolución espectral (Soria y Granados, 2005).

Various studies have utilized spectral data to estimate the forest variables that have shown a wide variety of precision levels (RMSE) and determination coefficients (R²). Aguirre *et al.* (2009) calculated a carbon RMSE of 22.24 Mg ha⁻¹ in a *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. forest in central Mexico, using data from the SPOT 5 HRG sensor; they made estimates using multiple linear regression and the non-parametric k-nearest neighbor procedure (*k-nn*). Furthermore, 0.70 was the value of R² for the regression model selected to quantify carbon with a confidence level of 99 %.

On their part, Labrecque *et al.* (2006) determined RMSE values of 59, 59 and 58 (Mg ha⁻¹) for conifer, deciduous and mixed forests, respectively, in order to map the forest biomass in a pilot region in western Canada using Landsat TM imagery. Escandón *et al.* (1999) utilized the same sensor, but with a different approach, and evaluated two methods to estimate the arboreal biomass. The former method consisted in a six-band supervised multispectral classification; it used vegetation types identified by the makeup of the biomass of the dominant genera and by the estimated average height of the canopy. The latter method used normalized difference vegetation indices (NDVI) of bands TM4/TM3; TM4/TM5 and TM4/TM7; subsequently, they applied a regression model that related the average biomass with digital values or levels (DL) to the NDVIs. The exponential model turned out to have the best fit for the three NDVIs; the values obtained for the NDVIs were TM4/TM3 (R²= 0.61), TM4/TM5 (R²= 0.67) and TM4/TM7 (R²= 0.68). Comparatively, the values obtained by Aguirre *et al.* (2009) are closer to those of the present study and are considered to be acceptable for this type of research.

The identified differences with respect to the previously cited experiences may be accounted for by the different spatial (Aguirre *et al.*, 2009) and spectral resolutions (Soria and Granados, 2005) provided by the LANDSAT and SPOT satellites.



Comparación de las estimaciones biomasa-carbono con los modelos seleccionados

En la Figura 2 se muestra la relación de los valores de biomasa y de carbono observados en campo y los predichos con los modelos de regresión desarrollados, como una forma viable de ser utilizados para un bosque. La variable empleada fue el índice de estrés hídrico (NDVI43) debido a que fue el que resultó altamente significativo ($p \leq 0.0001$) y presentó mayor correlación con las variables de interés. Se advierte una relación proporcional inversa, ya que al disminuir el valor del índice de estrés hídrico (NDVI43), aumentan los de biomasa y carbono, lo que refleja el potencial de captura de carbono que hay en este tipo de vegetación.

Comparison between the biomass-carbon estimates with the selected models

Figure 2 shows the relationship between the regression models developed as viable for use in forests. The utilized variable was the hydric stress index (NDVI43) because it proved to be highly significant ($p \leq 0.0001$) and had the highest correlation with the variables of interest. An inversely proportional relation was identified, i.e. the values for biomass and carbon were observed to increase with lower hydric stress indices (NDVI43), reflecting the carbon capture potential of this type of vegetation.

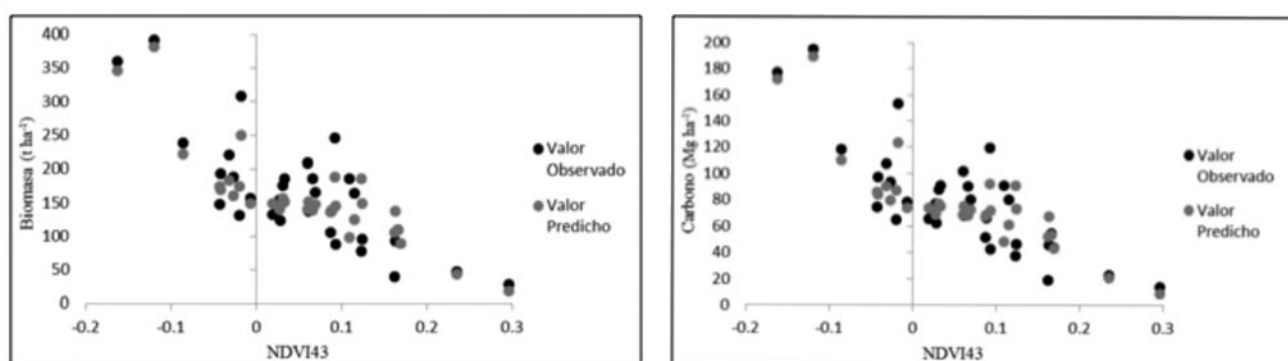


Figura 2. Valores de biomasa (Mg ha^{-1}) y carbono (Mg ha^{-1}) observados y predichos construido con el NDVI43.

Figure 2. Observed and predicted biomass (Mg ha^{-1}) and carbon (Mg ha^{-1}) values, built with the NDVI43.

Aplicación y validación de los modelos

Los modelos seleccionados fueron aplicados a las reflectancias de las bandas e índices de vegetación correspondientes. Al extrapolarlos al área de estudio, se obtuvo la cantidad de biomasa y el contenido de carbono arbóreo aéreo.

En el Cuadro 4 se consigna la comparación de las estimaciones de biomasa y carbono arbóreo aéreo total en campo y las derivadas de los modelos de regresión generados.

Application and validation of the models

The selected models were applied to the reflectances of the bands and to the corresponding vegetation indices, and the biomass and aboveground arboreal carbon content were estimated by extrapolating them to the study area.

Table 4 shows the comparison between the values estimated for in-field biomass and carbon and those derived from the generated regression models.

The availability of data from remote sensors with an enhanced spectral resolution can improve these assessments (Thenkabail *et al.*, 2004). Within this context, the obtained results coincide with the findings of Fernández *et al.* (2005), according to whom, despite certain limitations, the images from this source are valid for estimating forest parameters at a regional scale.



Cuadro 4. Biomasa (Mg ha^{-1}) y contenido de carbono (Mg ha^{-1}), estimados en campo vs. modelos generados.

Número de parcela	Datos de campo		Modelos	
	Biomasa	Carbono	Biomasa	Carbono
1	129.61	64.19	149.88	74.16
2	176.06	87.86	151.43	74.91
3	82.21	41.06	147.35	72.72
4	97.51	48.47	121.74	59.52
5	114.60	56.62	145.79	72.32
6	77.47	38.69	146.02	71.94
7	75.43	37.79	150.90	74.33
8	155.49	75.00	201.96	98.94
9	165.15	81.47	158.35	78.35
10	85.96	42.33	156.70	77.39

Table 4. Biomass (Mg ha^{-1}) and carbon contents (Mg ha^{-1}), estimated in field vs. with the generated models.

Plot number	Field data		Models	
	Biomass	Carbon	Biomass	Carbon
1	129.61	64.19	149.88	74.16
2	176.06	87.86	151.43	74.91
3	82.21	41.06	147.35	72.72
4	97.51	48.47	121.74	59.52
5	114.60	56.62	145.79	72.32
6	77.47	38.69	146.02	71.94
7	75.43	37.79	150.90	74.33
8	155.49	75.00	201.96	98.94
9	165.15	81.47	158.35	78.35
10	85.96	42.33	156.70	77.39

Las valoraciones anteriores se pueden mejorar, si se cuenta con datos de sensores remotos con una resolución espectral mejorada (Thenkabail *et al.*, 2004). Al respecto, los resultados obtenidos coinciden con las conclusiones de Fernández *et al.* (2005), quienes afirman que, a pesar de ciertas limitaciones, las imágenes de esta procedencia son válidas para la estimación de parámetros forestales a una escala regional.

Generation of biomass and aboveground arboreal carbon maps

Based on the analysis of the maximum biomass and carbon values of the sampling sites, numbers were determined for the pixels of the 400 Mg ha^{-1} images of the biomass and for those of the 200 Mg ha^{-1} images of the carbon content. In order to facilitate the interpretation of both maps, the data were grouped into classes and intervals (Table 5).



Generación de mapas de biomasa y carbono arbóreo aéreo

Con base en el análisis del valor máximo de biomasa y carbono de los sitios de muestreo, se determinaron cifras para los píxeles de las imágenes de 400 Mg ha⁻¹ para la biomasa y de 200 Mg ha⁻¹ para el contenido de carbono. Para facilitar la interpretación de ambos mapas, los datos se agruparon en clases e intervalos (Cuadro 5).

Figures 3 and 4 show the generated maps of the biomass in the *ejidos* El Brillante and La Campana and the total carbon content of the plots in the *ejidos* La Ciudad and La Victoria.



Cuadro 5. Clases e intervalos de valores utilizados para la generación de los mapas.

Clases	Intervalo de valores de la cantidad de Biomasa por categoría (Mg ha ⁻¹)	Intervalo de valores de contenido de Carbono por categoría (Mg ha ⁻¹)
1	0 - 50	0 - 40
2	51 - 100	41 - 80
3	101 - 150	81 - 120
4	151 - 200	121 - 160
5	201 - 300	161 - 200
6	301 - 400	

Table 5. Classes and ranges of values used to generate maps.

Classes	Interval of values for the amount of Biomass by category (Mg ha ⁻¹)	Interval of values for the Carbon content by category (Mg ha ⁻¹)
1	0 - 50	0 - 40
2	51 - 100	41 - 80
3	101 - 150	81 - 120
4	151 - 200	121 - 160
5	201 - 300	161 - 200
6	301 - 400	

Las figuras 3 y 4 exhiben los mapas generados de la biomasa para los ejidos El Brillante y La Campana y contenido de carbono total para los predios de los ejidos La Ciudad y La Victoria.

Los diferentes colores representan los valores de biomasa y contenido de carbono arbóreo aéreo en toneladas por hectárea para los ejidos evaluados en los mapas generados para las regiones forestales. Por ejemplo, al tomar como parámetro el mapa de carbono para el ejido La Victoria, cada color se refiere al contenido de carbono en las áreas boscosas con un valor máximo de 200 toneladas.

Asimismo, este tipo de mapas puede ser usado para la atención de las causas de la pérdida de bosques y del carbono forestal, al fortalecer el manejo de los bosques y la conservación de su biodiversidad.

In the maps generated for the forest regions of the study area, the various colors represent the different values of the biomass and aboveground arboreal carbon contents present in the assessed *ejidos*, in tons per hectare. For example, when taking the carbon map for *ejido* La Victoria as a parameter, each color refers to the carbon contents in this plot, with a maximum value of up to 200 tons in the forest areas.

Furthermore, this type of maps can prove useful to those who work with the natural resources, as a contribution to raising awareness of the causes of the loss of forests and forest carbon through the enhancement of forest management and the preservation of the forest's biodiversity.



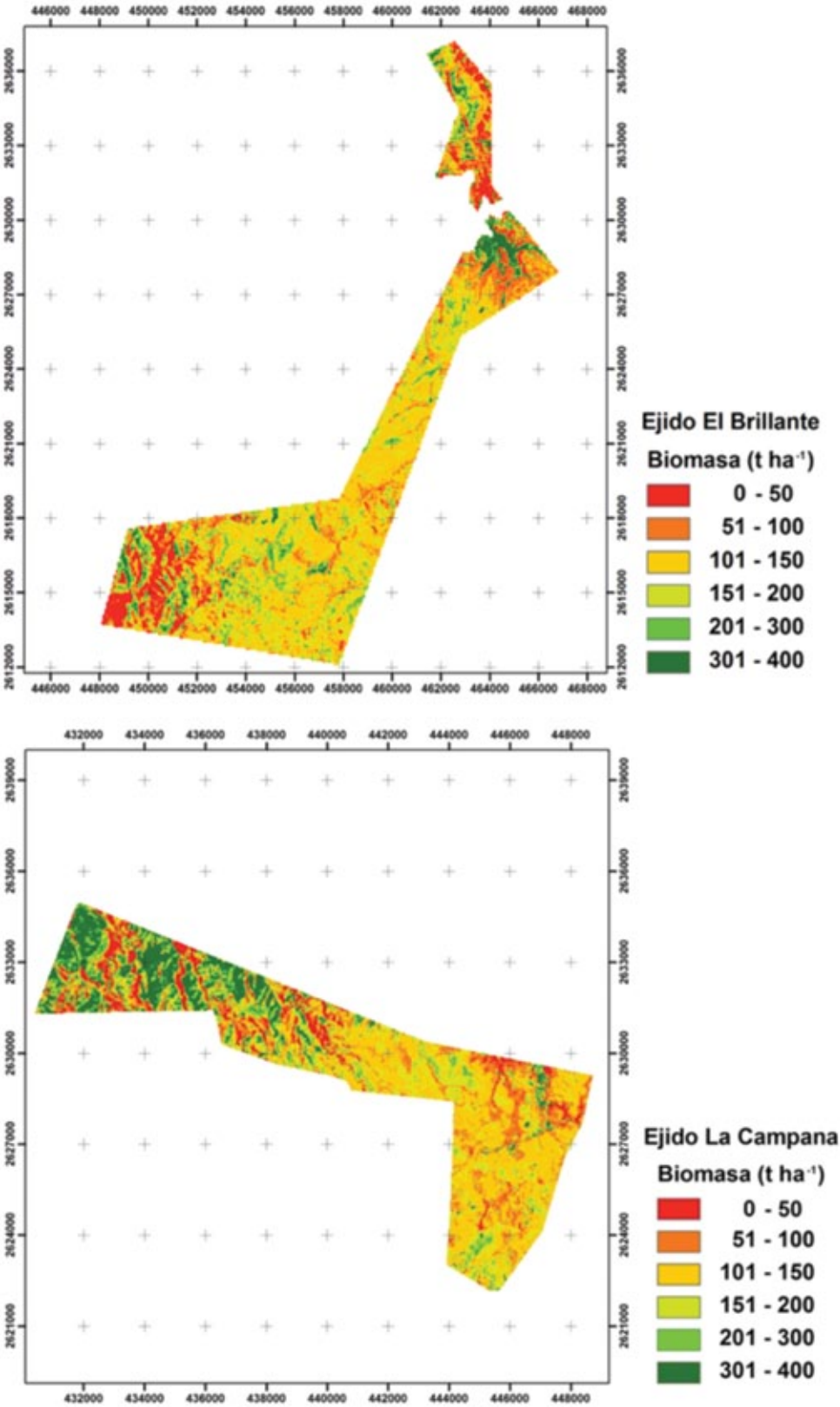


Figura 3. Mapas de biomasa total (Mg ha^{-1}).
Figure 3. Total biomass maps (Mg ha^{-1}).

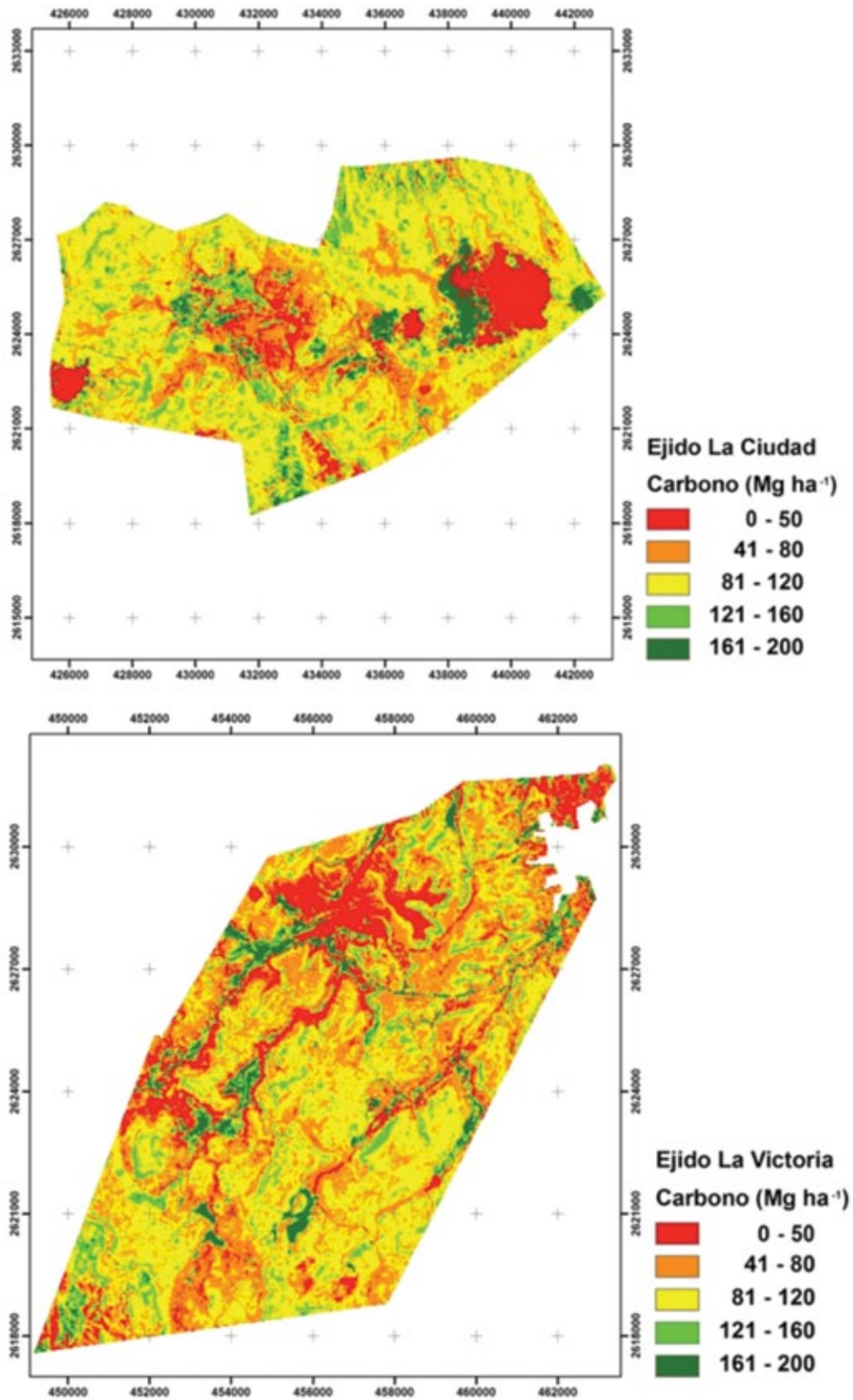


Figura 4. Mapas de carbono arbóreo aéreo total (Mg ha^{-1}).
Figure 4. Total aboveground arboreal carbon maps (Mg ha^{-1}).

Conclusiones

Las variables extraídas de las bandas espectrales seleccionadas del sensor *Landsat TM* mostraron las correlaciones más altas con los parámetros forestales de interés, al haber alcanzado el valor máximo del índice de estrés hídrico (NDVI43), lo que confirma la importancia de los índices espectrales relacionados con la humedad para predecir componentes forestales. Los modelos de regresión generados permiten realizar estimaciones confiables, aunque el éxito de los resultados dependerá de la incidencia de la resolución tanto espectral como espacial, así como de la calidad de los datos de campo. En este caso, el sensor *Landsat TM* cuenta con una resolución espacial de 30 m, en comparación con otro tipo de satélites que tienen una resolución espacial menor de 10 m como el satélite *SPOT*; por lo tanto, la selección del satélite y la obtención de mejores resultados estarán en función del nivel de detalle y de los objetivos planteados.

Las imágenes procedentes de sensores remotos proveen información valiosa que puede ser relacionada con datos de campo para desarrollar nuevas metodologías para la estimación de variables forestales a escalas regionales, concretamente, biomasa y carbono arbóreo aéreo: con base en el papel de los bosques en el secuestro y emisiones de carbono.

Agradecimientos

Se agradece al Fondo Mixto Conacyt-Gobierno del estado de Durango por el apoyo financiero otorgado para la realización de este trabajo, a través del proyecto: "Estimación del potencial de los bosques de Durango para la mitigación del cambio climático" clave DGO-2011-C01-165681.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

René Alejandro Martínez Barrón: encargado de la redacción, estructura y diseño del manuscrito; Oscar Alberto Aguirre Calderón: revisión y corrección del artículo para su publicación; Benedicto Vargas Larreta: revisión y corrección del artículo para su publicación; Javier Jiménez Pérez: revisión y corrección del artículo para su publicación; Eduardo Javier Treviño Garza: interpretación de los resultados y corrección del artículo; José Israel Yerena Yamallé: interpretación de los resultados y corrección del artículo.

Referencias

Aguirre S., C. A., J. R. Valdez L., G. Ángeles P., H. M. de los Santos P., R. Haapanen y A. I. Aguirre S. 2009. Mapeo de carbono arbóreo aéreo en bosques manejados de *Pinus patula* en Hidalgo, México. *Agrociencia* 43: 209-220.

Conclusions

The variables estimated based on the selected spectral bands of the *Landsat TM* sensor showed the highest correlations with the forest parameters of interest, among which the hydric stress index attained the highest value (NDVI43); this confirms the importance of the spectral indices related to moisture in the prediction of forest components. The generated regression models allow reliable estimations, although the success of the results will depend on the incidence of both the spectral and the spatial resolution, as well as on the quality of the field data. In this case, the *Landsat TM* sensor has a spatial resolution of 30 m, compared to other satellites, which have a resolution of less than 10 m, like *SPOT*. Therefore, the selection of the satellite and the achievement of the best results will be determined by the level of detail and by the set objectives.

The images from remote sensors provide valuable information that can be related to the field data in order to develop new methodologies by which to estimate the forest variables -specifically biomass and aboveground arboreal carbon- at a regional scale, based on the role of forests in carbon sequestration and emissions.

Acknowledgements

We wish to express our gratitude to the Mixed Fund of Conacyt and the State Government of *Durango* for the financial support provided for this research through the project "Estimation of the potential of the forests of *Durango* for climate change mitigation", code DGO-2011-C01-165681.

Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Contribution by author

René Alejandro Martínez Barrón: drafting, structuring and design of the manuscript; Oscar Alberto Aguirre Calderón: revision and editing of the article for publication; Benedicto Vargas Larreta: revision and editing of the article for publication; Eduardo Javier Jiménez Pérez: revision and editing of the article for publication; Eduardo Javier Treviño Garza: interpretation of the results and editing of the article; José Israel Yerena Yamallé: interpretation of the results and editing of the article.

End of the English version



- Bedón F., P. P. y S. Pinto A. A. 2007. Evaluación de técnicas de detección de cambios del uso de la tierra a través del análisis multitemporal de imágenes satelitales en el Cantón Daule. www.repositorio.espe.edu.ec/bitstream/21000/5114/2/T-ESPE033066-A.pdf (2 de junio de 2014).
- Chuvieco, E. 1998. El factor de temporalidad en teledetección: evolución fenomenológica y análisis de cambios. *Revista de Teledetección* 10: 1-9.
- Cohen, W. B. and S. Goward. 2004. Landsat's role in ecological applications of remote sensing. *Bioscience* 54 (6): 535-545.
- Corral R., J. J., L. B. Vargas, C. Wehenkel, O. Aguirre C., J. Álvarez G. y A. Rojo A. 2009. Guía para el establecimiento de sitios de investigación forestal y de suelos en bosques del estado de Durango. Editorial UJED. Durango, Dgo., México. 81 p.
- Escandón C., J., B. H. J. de Jong, S. Ochoa G., I. March M. y M. A. Castillo. 1999. Evaluación de dos métodos para la estimación de biomasa arbórea a través de datos *Landsat TM* en Jusnajib La Laguna, Chiapas, México: estudio de caso. *Investigaciones Geográficas* 40: 71-84.
- Fernández M., A., C. Quintano, O. Fernández M., J. R. Dos Santos and F. D. Maldonado. 2005. Spectral Mixture Modeling to estimate wood volume in the north of Spain from optical satellite data. *Ambiência* 1 (2): 213-222.
- Gong, P., R. Pu, G. S. Biging and M. R. Larrieu. 2003. Estimation of forest leaf area index using vegetation indexes derived from Hyperion hyperspectral data. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 41: 1355-1362.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2001. Climate Change 2001: Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 398 p.
- Hall, R. J., R. S. Skakun, E. J. Arsenault and B. S. Case. 2006. Modeling forest stand structure attributes using *Landsat ETM+* data. Application to mapping of aboveground biomass and stand volume. *Forest Ecology and Management* 225: 378-390.
- Houghton R. A. 2005. Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology* 11: 945-958.
- Labrecque, S., R. Fournier, J. Luther and D. Piercey, 2006. A comparison of four methods to map biomass from *Landsat-TM* and inventory data in western Newfoundland. *Forest Ecology and Management* 226: 129-144.
- Rock, B. N., J. E. Vogelmann, D. L. Williams, A. F. Vogelmann and T. Hoshizaki. 1986. Remote detection of forest damage. *Bioscience* 36: 439-445.
- Rosenqvist, A., A. Milne, A. Lucas, M. Imhoff and C. Dobson. 2003. A review of remote sensing technologies in support of the Kyoto Protocol. *Environmental Science and Policy* 6: 441-455.
- Rouse, J. W., R. H. Haas, J. A. Schell, D. W. Deering and J. C. Harlan. 1974. Monitoring the vernal advancement of retrogradation of natural vegetation. NASA/OSFC. Type III. Final Report. Oreenbello, MD, USA. 371 p.
- Ruiz D., C., G. Rodríguez O. y J. R. Enríquez del V. 2014. Metodologías para estimar biomasa y carbono en especies forestales de México. *Naturaleza y Desarrollo* 12(1): 28-45.
- United States Geological Survey (USGS). 2013. Landsat 7 Enhanced Thematic Mapper (ETM). <http://glovis.usgs.gov/> (5 de junio de 2013).
- Soria R., J. y R. Granados R. 2005. Relación entre los índices de vegetación obtenidos de los sensores AVHRR del satélite NOAA Y TM del *Landsat*. *Ciencia Ergo Sum* 12 (2): 167-174.
- Thenkabail, P. S., E. A. Enclona, M. S. Ashton, C. Legg, and M. J. De Dieu. 2004. Hyperion, IKONOS, ALI and ETM+ sensors in the study of African rainforests. *Remote Sensing of Environment* 90: 23-43.
- Tomppo, E., M. Nilsson, M. Rosengren, P. Aalto and P. Kennedy. 2002. Simultaneous use of *Landsat-TM* and *IRS-1C WIFS* data in estimating large area tree stem volume and aboveground biomass. *Remote Sensing of Environment* 82: 156-171.
- Unidad de Conservación y Desarrollo Forestal 6 (UCODEFO 6). 1997. Memoria general de predios del programa de manejo forestal 1997-2007. El Salto, Dgo., México. 207 p.
- Zianis, D. and M. Menaccini, 2004. On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management* 187: 311-332.



