

Evaluación de la dinámica del carbono en el bosque tropical semideciduo de la península de Yucatán



Julio de 2014

Citar como:

CCA (2014), *Evaluación de la dinámica del carbono en el bosque tropical semidecíduo de la península de Yucatán*, Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal, Canadá, 48 pp.

El presente informe fue elaborado por Zhaohua Dai, Richard A. Birdsey, José Luis Andrade y Kristofer D. Johnson, por encargo del Secretariado de la Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA) de América del Norte. La información que contiene es responsabilidad de los autores y no necesariamente refleja los puntos de vista de la CCA o de los gobiernos de Canadá, Estados Unidos o México.

Se permite la reproducción total o parcial de este documento, en cualquier forma o medio, con propósitos educativos y sin fines de lucro, sin que sea necesario obtener autorización expresa por parte del Secretariado de la CCA, siempre y cuando se haga con absoluta precisión y se cite debidamente la fuente. La CCA apreciará que se le envíe una copia de toda publicación o material que utilice este trabajo como fuente.

A menos que se indique lo contrario, el presente documento está protegido mediante licencia de tipo "Reconocimiento - No comercial - Sin obra derivada", de Creative Commons.



© Comisión para la Cooperación Ambiental, 2014

Particularidades de la publicación

Tipo: Informe
Fecha: julio de 2014
Idioma original: inglés
Procedimientos de revisión y aseguramiento de calidad:
Revisión final de las Partes: septiembre de 2013
QA12.14

Available in English – Disponible en français (Sommaire de rapport)

Depósito legal – Bibliothèque et Archives nationales du Québec, 2014

Depósito legal – Library and Archives Canada, 2014

Si desea obtener más información sobre ésta y otras publicaciones de la CCA, diríjase a:

Comisión para la Cooperación Ambiental
393 rue St-Jacques ouest, bureau 200
Montreal (Quebec), Canadá, H2Y 1N9
t 514.350.4300 f 514.350.4314
info@cec.org / www.cec.org



Índice

Acrónimos, siglas y abreviaturas.....	iii
Sinopsis	v
Resumen ejecutivo.....	vi
Introducción.....	1
1 Evaluación de modelos disponibles	2
2 Ensayo de modelos seleccionados.....	8
2.1 Descripción del sitio	9
2.2 Mediciones y acopio de datos en el campo.....	10
2.3 Modelos y su configuración	11
2.3.1 Forest-DNDC	11
2.3.2 Biome-BGC.....	11
2.3.3 Configuración de los modelos.....	12
2.4 Evaluación de los modelos.....	12
3 Aplicación de los modelos seleccionados	15
3.1 Datos espaciales para vegetación y suelo.....	15
3.2 Perturbaciones.....	15
4 Resultados.....	17
4.1 Ensayos.....	17
4.1.1 Evaluación de los modelos.....	17
4.1.2 Reservas de carbono y flujos de agua y gases	17
4.1.3 Índice de captación de carbono en la biomasa.....	22
4.2 Aplicación	24
4.2.1 Distribución espacial de la biomasa.....	24
4.2.2 Impacto de las perturbaciones en las reservas de carbono	24
4.2.3 Cambios temporales en el índice de captación de carbono	26
4.2.4 Diferencias espaciales en la producción primaria neta y la producción neta del ecosistema ..	28
4.2.5 Comparación de las curvas de crecimiento derivadas de métodos distintos.....	30
5 Análisis	31
5.1 Validación de los modelos	31
5.2 Repercusiones de las resoluciones espaciales.....	31
5.3 Variación y distribución del carbono a escalas espacial y temporal.....	32
5.4 Repercusiones de las perturbaciones en las reservas de carbono	33
6 Conclusiones y perspectiva	34
Referencias.....	35

Cuadros y gráficas

Cuadro 1.	Criterios de evaluación de modelos	3
Cuadro 2.	Candidatos de modelos a seleccionar	4
Cuadro 3.	Análisis comparativo de la estructura y los procesos de modelización principales de los modelos seleccionados	6
Cuadro 4.	Diferencias en los requisitos de datos de cada modelo para la modelización de la dinámica de carbono forestal	7
Gráfica 1.	Bosque de Kaxil Kiuic, cerca de Mérida, en la península de Yucatán, México	9
Gráfica 2.	Sitios de observación de biomasa y suelo y distribución de la vegetación en 2004	10
Cuadro 5.	Parámetros básicos sobre vegetación y suelo empleados en el modelo Forest-DNDC.....	13
Cuadro 6.	Parámetros básicos utilizados en el modelo Biome-BGC.....	14
Gráfica 3.	Perturbaciones en el bosque de Kaxil Kiuic Forest, 1985-2010	16
Gráfica 4a.	Biomasa aérea observada frente a la simulada (con Forest-DNDC) en el bosque tropical semideciduo de Kaxil Kiuic	18
Gráfica 4b.	Biomasa aérea observada frente a la simulada (con Biome-BGC) en el bosque tropical semideciduo de Kaxil Kiuic	18
Cuadro 7.	Evaluación del desempeño de los modelos	19
Cuadro 8.	Comparación de los resultados de la simulación de carbono y nitrógeno, e hidrológica, realizada con los modelos Forest-DNDC y Biome-BGC	19
Gráfica 5.	Flujo de CO ₂ en el suelo producto de la simulación de las 276 parcelas para 2008	22
Gráfica 6a.	Correlación entre la edad de los rodales forestales y la biomasa aérea.....	23
Gráfica 6b.	Comparación de la biomasa observada y los resultados calculados con las ecuaciones planteadas en la gráfica 6a (F-1 y F-2) frente a la aplicación de la ecuación 5 (F-3)	23
Gráfica 7.	Distribución espacial de la biomasa calculada (Mg C ha ⁻¹) para 2012 en el bosque de Kaxil Kiuic	25
Gráfica 8.	Distribución espacial de carbono en la biomasa resultado de la simulación para 2012 sin las perturbaciones ocurridas entre 1985 y 2010 en el bosque de Kaxil Kiuic.....	25
Gráfica 9a.	Cambios temporales en el intercambio neto del ecosistema (INE) anual y la producción neta del ecosistema (PNE) anual (g C m ⁻² año ⁻¹) en el bosque de Kaxil Kiuic	26
Gráfica 9b.	Cambios temporales en la producción primaria neta (PPN) y la producción primaria bruta (PPB) por año (g C m ⁻² año ⁻¹) en el bosque de Kaxil Kiuic	27
Gráfica 10a.	Producción primaria neta en 2012 a escala espacial	29
Gráfica 10b.	Producción neta del ecosistema en 2012 a escala espacial en el bosque de Kaxil Kiuic	29
Gráfica 11.	Comparación del volumen observado con las curvas de crecimiento estimadas derivadas de métodos distintos	30
Gráfica 12a.	Edad de los rodales forestales en comparación con el flujo de CO ₂ en el suelo en 2008.....	33
Gráfica 12b.	Flujo anual de CO ₂ en el suelo de 1970 a 2012 derivado de la simulación para la parcela 407	33

Acrónimos, siglas y abreviaturas

AFE	área foliar específica
Amax	tasa máxima de producción fotosintética en la hoja ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ hoja s}^{-1}$); parámetros AmaxA y AmaxB (coeficientes de la curva fotosintética)
AmaxA	intersección de la relación entre N foliar y producción fotosintética máxima
AmaxB	pendiente de la relación lineal entre N foliar y producción fotosintética máxima
AmaxFrac	fracción Amax: Amax promedio diario
BMA	biomasa aérea (media simulada)
Biome-BCF	modelo de los ciclos biogeoquímicos del carbono que simula la producción primaria neta en múltiples biomas
C	carbono
CO ₂	dióxido de carbono
COS	carbono orgánico en el suelo
COSM	carbono orgánico en suelo mineral
DAP	diámetro a la altura del pecho
DDPV	diferencia en el déficit de presión de vapor; coeficientes
ΔCOS	coeficiente de variación de carbono orgánico en el suelo
ΔCOSM	divergencia o incremento en el carbono orgánico en suelo mineral
Δ hojarasca	coeficiente de variación de la hojarasca; corresponde al aumento de carbono orgánico en el suelo forestal
DPV	déficit de presión de vapor en el aire; se usa como coeficiente en la función para convertir el DPV (en kPa) en pérdida fraccional en la fotosíntesis
E	eficiencia en el desempeño forestal para el almacenamiento de carbono
ET	evapotranspiración
Forest-DNDC	modelo de desnitrificación y descomposición en sistemas forestales
GD	grados-día: grados acumulados sobre una temperatura umbral para un periodo definido; indicador térmico para fenómenos fenológicos como foliación y crecimiento leñoso
Gg	gigagramos (10 ³ megagramos)
ha	hectáreas
INE	intercambio neto del ecosistema
InTEC	modelo integrado de balance de carbono del ecosistema terrestre
ISF	índice de superficie foliar
Mg	megagramos (10 ⁶ gramos)
MRV	monitoreo, registro y verificación
N	nitrógeno
PBIAS	desviación (sesgo) porcentual

PNB	producción neta del bioma
PPN	producción primaria neta
Q ₁₀	coeficiente de temperatura del suelo, en función del cual se expresa la temperatura foliar
REDD	reducción de emisiones debidas a la deforestación y la degradación forestal
REMC	raíz del error cuadrático medio
σ	desviación estándar

Sinopsis

La modelización del carbono (C) en ecosistemas forestales mexicanos mediante modelos basados en procesos significa una importante contribución al establecimiento de una metodología y un protocolo para evaluar la dinámica del carbono en los bosques de América del Norte, iniciativa auspiciada por la Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA) y llevada a cabo por los servicios forestales de Canadá, Estados Unidos y México, y sus instituciones colaboradoras. En la primera fase del presente proyecto se destacó la necesidad de mejorar las actividades de monitoreo, registro y verificación con miras a reducir las emisiones debidas a la deforestación y la degradación forestal (REDD) en México. Como parte del proyecto, se revisaron tres modelos en cuatro versiones distintas, Biome-BGC (o WxBGC), InTEC y Forest-DNDC, a fin de elegir uno o dos que se pondrían a prueba en esta segunda fase del proyecto. En función de los datos disponibles, se optó por ensayar los modelos Forest-DNDC y Biome-BGC, con registros obtenidos en parcelas forestales de muestreo en la reserva de Kaxil Kiuic, cerca de Mérida, en la península de Yucatán, México.

Con base en la aplicación de cuatro variables de evaluación, los ensayos demostraron que los dos modelos seleccionados —tanto Biome-BGC como Forest-DNDC— pueden utilizarse para evaluar las reservas de carbono en bosques tropicales semideciduals. El modelo Forest-DNDC registró una mayor eficiencia de desempeño ($0.79 \leq E \leq 0.88$), en comparación con la de Biome-BGC ($0.40 \leq E \leq 0.54$). Asimismo, al comparar los datos registrados y los datos de la simulación, se observó que los errores en la modelización de las reservas de carbono en rodales y suelos que Forest-DNDC arrojó fueron menores que los errores registrados para Biome-BGC.

Por otra parte, se observó una considerable variabilidad espacial en las reservas de carbono en el bosque, mismas que para 2012 se ubicaron entre 5.0 y 115.0 Mg C ha⁻¹, con una media de 56.6 Mg C ha⁻¹, a partir de las observaciones de campo y las simulaciones realizadas mediante polígonos derivados de mapas a resolución de 30 m. La biomasa aérea (o superficial), la producción primaria neta (PPN), el intercambio neto del ecosistema (INE) y la producción neta del bioma (PNB) se incrementaron o redujeron de forma no lineal en función de la edad de los rodales forestales. Asimismo, se observaron diferencias espaciales en los niveles de PPN, INE y PNB atribuibles a la distribución de la vegetación, lo que incluye la variación de las especies y su edad, y la PNB también se relacionó con la variabilidad de las características del suelo. Los flujos de CO₂ y N₂O en el suelo también registraron una considerable variación espacial, en función de las características de la vegetación y del suelo.

Las reservas de carbono presentes en este bosque mostraron ser muy sensibles a las perturbaciones. La biomasa superficial en esta zona registró una disminución de cerca de 73 Gg C (59.9 Mg C ha⁻¹) de 1985 a 2010 debido a la pérdida de una relativamente pequeña área forestal por desmonte para fines agrícolas y de urbanización.

Palabras clave: modelización de la dinámica del carbono, América del Norte, México, modelo basado en procesos

Resumen ejecutivo

La modelización del carbono (C) en ecosistemas forestales mexicanos mediante modelos basados en procesos significa una importante contribución al establecimiento de una metodología y un protocolo de evaluación de la dinámica del carbono forestal en América del Norte. En la primera fase del proyecto *Fuentes y almacenamiento de carbono en los ecosistemas: información para cuantificar y manejar las reducciones en las emisiones de gases de efecto invernadero*, de la Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA), realizado por los servicios forestales de Canadá, Estados Unidos y México, y sus instituciones colaboradoras, se destacó la necesidad de mejorar las actividades de monitoreo, registro y verificación con miras a reducir las emisiones debidas a la deforestación y la degradación forestal (REDD) en México. Como parte del proyecto, se revisaron tres modelos, Biome-BGC (o WxBGC), InTEC y Forest-DNDC, a fin de elegir uno o dos que se pondrían a prueba en esta segunda fase del proyecto. En función de los datos disponibles, se optó por ensayar los modelos Forest-DNDC y Biome-BGC, con registros obtenidos en parcelas forestales de muestreo en la reserva de Kaxil Kiuic, cerca de Mérida, en la península de Yucatán, México.

Con base en la aplicación de cuatro variables de evaluación, los ensayos demostraron que los dos modelos seleccionados —tanto Forest-DNDC como Biome-BGC— pueden utilizarse para evaluar las reservas de carbono en bosques tropicales semidecíduos. El modelo Forest-DNDC registró una mayor eficiencia de desempeño ($0.79 \leq E \leq 0.88$), en comparación con la de Biome-BGC ($0.40 \leq E \leq 0.54$). Asimismo, al comparar los datos registrados y los datos de la simulación, se observó que los errores en la modelización de las reservas de carbono en rodales y suelos que Forest-DNDC arrojó fueron menores que los errores registrados para Biome-BGC.

Por otra parte, se observó una considerable variabilidad espacial en las reservas de carbono en el bosque, mismas que para 2012 se ubicaron entre 5.0 y 115.0 Mg C ha⁻¹, con una media de 56.6 Mg C ha⁻¹, a partir de las observaciones de campo y las simulaciones realizadas mediante polígonos derivados de mapas a resolución de 30 m. La biomasa aérea (o superficial), la producción primaria neta (PPN), el intercambio neto del ecosistema (INE) y la producción neta del bioma (PNB) se incrementaron o redujeron de forma no lineal en función de la edad de los rodales forestales. Asimismo, se observaron diferencias espaciales en los niveles de PPN, INE y PNB atribuibles a la distribución de la vegetación, lo que incluye la variación de las especies y su edad, y la PNB también se relacionó con la variabilidad de las características del suelo. Los flujos de CO₂ y N₂O en el suelo también registraron una considerable variación espacial, en función de las características de la vegetación y del suelo.

Las reservas de carbono presentes en este bosque mostraron ser muy sensibles a las perturbaciones. La biomasa superficial en esta zona registró una disminución de cerca de 73 Gg C (59.9 Mg C ha⁻¹) de 1985 a 2010 debido a la pérdida de una relativamente pequeña área forestal por desmonte para fines agrícolas y de urbanización.

El estudio mostró que, al evaluar la dinámica del carbono en el bosque tropical semidecíduo de Kaxil Kiuic, en la península de Yucatán, México, los modelos basados en procesos registraron un mejor desempeño y, por tanto, mayor eficacia, en comparación con los modelos que no se basan en procesos. Sin embargo, la configuración y parametrización de tales modelos (basados en procesos) requieren bases de datos más exhaustivas (de mayor tamaño) y confiables, que incluyan datos sobre clima, suelo y vegetación (especies [tipo de cobertura] y edad de los rodales). En el caso de la mayor parte de los modelos no basados en procesos es preciso realizar gran cantidad de observaciones en sitio, de manera que se establezcan relaciones empíricas que permitan definir la función predictiva. En general, las mediciones espaciales de regiones muy extensas —por ejemplo, toda una nación o un continente entero— requieren cuantiosas inversiones de tiempo y financieras, o su realización deviene simplemente imposible. Es por ello que los modelos basados en procesos son herramientas más efectivas para estimar o evaluar las reservas de carbono a escala espacial. No obstante, cuando los datos sobre la edad de los rodales son inadecuados, todas las categorías de modelos que utilizan dicha variable (edad de la agrupación arbórea) a escala espacial tendrán problemas para producir estimaciones precisas de las reservas de carbono. Si bien es posible utilizar los datos obtenidos a partir de inventarios u otros métodos equivalentes para crear un mapa confiable de la edad de los rodales, resulta necesario contar con un método efectivo que permita determinar la edad de la masa forestal a partir de los datos espaciales disponibles.

Introducción

Para poder evaluar la dinámica del carbono y la mitigación del cambio climático a largo plazo en México y el resto de América del Norte, es importante llevar a cabo una modelización de la dinámica del carbono (C) en ecosistemas forestales mexicanos. Aunque geográficamente México —en su mayor parte— se localiza en la zona tropical del hemisferio norte, sus tipos de bosque varían entre subtropicales y tropicales debido a los cambios de latitud y altura. Además, cuenta con una extensa diversidad de especies de flora que van de las deciduas a las perennifolias, de clima seco a húmedo y de subtropicales a tropicales. Por la larga historia de asentamientos humanos de que México ha sido testigo, las actividades del ser humano ejercen un importante impacto en sus bosques. Es por ello que la evaluación de la dinámica del carbono en los ecosistemas forestales mexicanos no sólo resulta sumamente valiosa para estimar la función que estos bosques desempeñan en la mitigación del calentamiento del planeta, sino que también permite comprender el impacto de tales actividades en los ecosistemas forestales.

La producción y el consumo de carbono en los ecosistemas forestales pueden representarse mediante mediciones de flujos de CO₂. El diseño reciente de tecnología para medir la covarianza turbulenta y su aplicación reflejan estas mediciones (Baldocchi, 2003; Hutley *et al.*, 2005; Barr *et al.*, 2006; Oren *et al.*, 2006, y Kurbatova *et al.*, 2008). Sin embargo, algunos factores ambientales cambiantes, entre los que se incluyen la topografía, el clima, la hidrología, el suelo, la vegetación y distintos elementos de perturbación, inciden de forma significativa en estos flujos de CO₂, (Pietch *et al.*, 2003; He *et al.*, 2005, y Pacific *et al.*, 2009). Por ello, cuando se utiliza esta tecnología quedan importantes incertidumbres respecto del cálculo de flujos como resultado de las enormes diferencias en las condiciones ambientales y el uso de equipo inadecuado para cubrir regiones suficientemente extensas para realizar las evaluaciones necesarias.

A pesar de la enorme importancia que la fijación de carbono en los bosques reviste para los seres humanos, es imposible integrar inventarios intensivos en todas partes para conocer las reservas y la dinámica del carbono en bosques a largo plazo, a una resolución espacial elevada en áreas extensas, como sistemas forestales de todo un país o a escala subcontinental, debido a limitaciones de personal, equipo y recursos, así como a condiciones ambientales complejas. Los inventarios forestales nacionales llegan a cubrir extensas áreas geográficas mediante el muestreo de únicamente un porcentaje muy reducido de los terrenos. No obstante, es posible llevar a cabo una simulación de la dinámica del carbono en cualquier sitio por medio de modelos de computadora creados a partir de los conocimientos de expertos, y su experiencia y observaciones a largo plazo. Las recientes aplicaciones de modelos basados en procesos biogeoquímicos para evaluar la respuesta de los bosques frente a cambios en el uso de suelo y perturbaciones son sólo un reflejo de su mérito (Chen *et al.*, 2003; Hanson *et al.*, 2004; Miehle *et al.*, 2006; Mo *et al.*, 2008; Hlasny *et al.*, 2011; Miao *et al.*, 2011; He *et al.*, 2012, y Dai *et al.*, 2013). Por ello, la aplicación de estas herramientas reviste una importancia crucial para evaluar de manera eficaz las reservas y la dinámica de carbono a largo plazo para la gestión forestal, la rehabilitación de bosques y la evaluación de respuestas a distintos factores de perturbación, como huracanes, incendios forestales naturales y prescritos, plagas de insectos y actividades de deforestación.

Con el propósito de elaborar simulaciones de la dinámica del carbono en ecosistemas forestales, se han evaluado numerosos modelos —por ejemplo, MAESTRO, Wang y Jarvis (1990), y BIOME-BGC, Thornton *et al.* (2002)—. Miehle *et al.* (2006) compararon el desempeño de cinco modelos de carbono forestal —3-PG, Landsberg y Waring (1997); BIOMASS, Hingston *et al.* (1998); CABALA, Battaglia *et al.* (2004); Forest-DNDC, Li *et al.* (2000), y PROMOD, Battaglia y Sands (1997)— con base en observaciones de 93 plantaciones forestales en la región sureste de Australia. Los resultados obtenidos mostraron que estos modelos presentaban un desempeño razonablemente satisfactorio para pronosticar la

acumulación de carbono en los bosques. Sin embargo, con base en la eficiencia en su desempeño, algunos modelos, como CABALA y Forest-DNDC, logran un mejor desempeño que otros. Hanson *et al.* (2004) compararon el desempeño de trece modelos de carbono y demostraron que existían diferencias considerables en cuanto a la eficiencia en el desempeño de los modelos ($-\infty < E \leq 1$), mismas que se ubicaron entre -0.17 y 0.73, en términos de intercambio neto del ecosistema (INE) diario en el periodo comprendido entre 1995 y 1998 en el bosque Oak Ridge en Tennessee, Estados Unidos. Las diferencias observadas en el desempeño del modelo se relacionan con las escalas de modelización y sus características estructurales. La mayoría de los modelos de carbono disponibles se aplican a escala de campo (puntual) con base en las condiciones físicas y biogeoquímicas promedio de los sitios de estudio objetivo. Ello explica los grandes errores que llegan a producirse cuando se emplean modelos a escala de campo para zonas geográficas de captación o regiones extensas que presentan características físicas y biogeoquímicas heterogéneas en términos espaciales y temporales, sobre todo cuando se trata de paisajes conformados por mosaicos de distintas especies, colinas y llanuras, altiplanicies y humedales. Por ello, los modelos sencillos, como los empíricos —que son modelos agrupados— no se consideran satisfactorios para calcular la captación y el almacenamiento de carbono en paisajes forestales extensos que presentan características fisicoquímicas heterogéneas en términos de espacio y tiempo.

El presente estudio tiene como objetivo seleccionar uno o dos modelos basados en procesos y someter los modelos seleccionados a ensayos a efecto de determinar su posible aplicación para evaluar la dinámica del carbono en bosques mexicanos. Con el propósito de seleccionar algunos modelos con un desempeño potencialmente satisfactorio, primero se procedió a evaluar algunos de los modelos de carbono populares actualmente y luego se ensayaron algunos de los modelos seleccionados mediante observaciones de biomasa, clima y suelos en Kaxil Kiuic, en la península de Yucatán, México, con miras a escoger uno o dos modelos que permitieran realizar simulaciones de la dinámica del carbono en México de manera satisfactoria.

1 Evaluación de modelos disponibles

Los modelos para estudiar los ecosistemas pueden clasificarse en tres categorías: empíricos (agrupados), basados en procesos y combinados (tanto empíricos como basados en procesos) (Dai *et al.*, 2010). Entre estas categorías existe una diferencia significativa en cuanto al tratamiento de los procesos. Los modelos que se basan en procesos no utilizan funciones empíricas ni curvas producidas a partir de observaciones de los sitios de estudio objetivo y, en teoría, pueden aplicarse en cualquier otro lugar sin requerir calibraciones ni validaciones con base en observaciones de campo, aunque, por lo general, es preciso llevar a cabo observaciones en el ensayo de modelos a fin de determinar si su desempeño es satisfactorio. A este método de ensayo se le conoce generalmente como validación de modelos. Los modelos empíricos, en cambio, no funcionan adecuadamente sin las observaciones pertinentes a los sitios de estudio objetivo, pues es necesario contar con mediciones realizadas *in situ* para obtener coeficientes empíricos o establecer relaciones que resulten pertinentes para los sitios de estudio específicos en donde se llevaron a cabo las mediciones, o bien para aquellos entornos forestales que guardan similitud con los bosques medidos.

Asimismo, existen variaciones entre un modelo y otro en cuanto a la representación espacial de los paisajes boscosos. Una representación espacialmente explícita de un paisaje constituye una gran ventaja en los modelos biogeoquímicos utilizados para simular los efectos de las perturbaciones naturales o antropogénicas en los bosques, sobre todo en aquellos modelos utilizados para evaluar los efectos en los bosques ubicados en regiones extensas que presentan características fisicoquímicas complejas. Sin embargo, no muchos de los modelos actuales se basan totalmente en procesos o son espacialmente explícitos. De ahí la necesidad de establecer algunos criterios para determinar, en función de nuestras necesidades, qué modelos son los más adecuados y satisfactorios. En el **cuadro 1** se muestran algunos criterios clave.

Para poder realizar una simulación adecuada de la dinámica del carbono en ecosistemas forestales mexicanos, así como para obtener resultados satisfactorios de los modelos, se examinaron 34 modelos de carbono (véase el **cuadro 2**) a efecto de determinar con qué opciones se contaba para el presente proyecto y otros relacionados en el futuro. La mayoría de los modelos presentados en el cuadro 2 no son espacialmente explícitos, lo que puede resultar problemático para evaluar la dinámica del carbono en bosques a escala nacional en México. Esto se debe a las complejas condiciones climáticas y geofísicas que se presentan y a diferencias significativas en cuanto a características hidrogeológicas, incluso si la evaluación a realizar es únicamente para un paisaje pequeño, de apenas unos cuantos kilómetros cuadrados, en donde se registra una elevada diversidad de especies de vegetación y un mosaico de montañas, colinas, llanuras, altiplanicies y humedales.

Cuadro 1. Criterios de evaluación de modelos

Criterio	Descripción
Explicitud espacial	Un modelo espacialmente explícito puede utilizar las características fisicoquímicas del medio ambiente de los sitios de estudio a escalas espacial y temporal, por lo que este modelo puede aplicarse a regiones extensas; ningún modelo espacialmente explícito puede basarse únicamente en el promedio de las características biofísicoquímicas espaciales.
Complejidad del modelo	Aunque la elevada complejidad de un modelo puede significar una ventaja, la demanda de información de entrada es alta y la curva de aprendizaje difícil. Una demanda de datos adecuada y una curva de aprendizaje sencilla constituyen factores importantes para los usuarios; sin embargo, el modelo debe cumplir con las condiciones en el sentido de presentar un desempeño satisfactorio para el proyecto a efectuar.
Procesos clave	El modelo puede representar de manera eficaz los procesos clave que rigen las respuestas de un ecosistema frente a cambios en las condiciones ambientales, en México al menos.
Perturbación	El modelo puede estar asociado a distintos datos sobre factores de perturbación, como información de detección remota u otras fuentes de datos cartográficos.
Desempeño del modelo	Es importante disponer de un modelo con un desempeño plenamente satisfactorio para poder lograr cálculos correctos de las reservas de carbono y su dinámica a largo plazo.
Resultados	Los resultados de los modelos deben satisfacer las demandas del proyecto.

Cuadro 2. Candidatos de modelos a seleccionar*

Núm.	Modelo	Referencia
1	3-PG	Landsberg y Waring, 1997
2	BIOMASS	Hingston <i>et al.</i> , 1998
3	Biome-BGC	Thornton <i>et al.</i> , 2002
4	CABALA	Battaglia <i>et al.</i> , 2004
5	CAMFor	Richards y Evans, 2000
6	CANDY	Franko <i>et al.</i> , 1995
7	CANOAK	Baldocchi <i>et al.</i> , 2002
8	CENTURY	Parton <i>et al.</i> , 1993
9	CN-SIM	Petersen <i>et al.</i> , 2005
10	CO2FIX	Mohren <i>et al.</i> , 1999
11	DAISY	Hansen <i>et al.</i> , 1991
12	Forest-DNDC	Li <i>et al.</i> , 2000; Stange <i>et al.</i> , 2000
13	EALCO	Wang <i>et al.</i> , 2002a, b
14	ECOSYS	Grant <i>et al.</i> , 2000
15	InTEC	Chen <i>et al.</i> , 2003; He <i>et al.</i> , 2012
16	INTRASTAND	Harley <i>et al.</i> , 1995
17	ITE	Thornley, 1991
18	LaRS	Amthor <i>et al.</i> , 1994
19	LINKAGES	Wullschleger <i>et al.</i> , 2003
20	LoTEC	King <i>et al.</i> , 1997
21	LPJ	Prentice <i>et al.</i> , 2000
22	MAESTRA	Wang y Jarvis, 1990
23	MBLGEM	Perruchoud y Fischlin, 1995
24	NCSOIL	Molina <i>et al.</i> , 1983
25	NuCM	Johnson y Lindberg, 1992
26	PnET	Aber y Federer, 1992
27	PROMOD	Battaglia y Sands, 1997
28	QSOIL	Bosatta y Agren, 1985
29	ROTHC	Jenkinson <i>et al.</i> , 1991
30	SOMM	Chertov <i>et al.</i> , 1997
31	SPA	Williams <i>et al.</i> , 1996
32	STANDCARB	Harmon y Marks, 2002
33	VVV	Verberne, 1992
34	WMEM	Cao <i>et al.</i> , 1996

*Referencias: J. Landsberg, 2003; Hanson *et al.*, 2004.

Se seleccionaron tres modelos para llevar a cabo una comparación y ensayo ulterior a partir de las observaciones realizadas en Kaxil Kiuic, cerca de Mérida, en la península de Yucatán, México: Biome-BGC, Forest-DNDC e InTEC. En el **cuadro 3** se presenta la estructura de los tres modelos y su aplicabilidad en espacio y tiempo, junto con la demanda de datos de entrada para la modelización, la capacidad de producir resultados y los procesos de modelización principales para evaluar la dinámica del carbono en ecosistemas forestales.

A pesar de las importantes diferencias que, con base en sus publicaciones, registran los tres modelos seleccionados entre sí, todos pueden emplearse para realizar simulaciones de la dinámica del carbono en ecosistemas forestales. Estas diferencias estriban principalmente en el tratamiento que cada modelo da a los procesos biogeoquímicos y los datos que se requieren para configurar cada modelo (véase el cuadro 3). Para los modelos Biome-BGC (WxBGC) y Forest-DNDC no se requieren coeficientes empíricos o curvas derivadas de observaciones en el sitio para simular el crecimiento de la vegetación porque son modelos totalmente basados en procesos. En el caso del modelo InTEC, sin embargo, sí es necesario establecer una relación empírica entre la producción primaria neta (PPN) y la edad de los rodales forestales obtenida de las regiones de estudio objetivo. Por ende, InTEC puede abordar empíricamente los efectos de los cambios ambientales, como variaciones en el clima o el suelo y elementos de perturbación, en la dinámica del carbono. A partir de datos suficientes sobre las mediciones de la PPN del sistema forestal objetivo, el modelo puede anticipar las reservas de carbono gracias a que la relación empírica del bosque refleja el crecimiento vegetal. InTEC puede emplearse para el estudio de regiones extensas, aunque este modelo depende en gran medida de la confiabilidad de los datos sobre la PPN.

Tanto Biome-BGC como Forest-DNDC simulan el crecimiento de la vegetación a partir de la simulación de la fotosíntesis con base en datos fenológicos y sobre las condiciones del suelo y el clima. Sin embargo, esto significa que ambos modelos requieren información fenológica por especie. Eso explica la posibilidad de que se registren errores importantes al evaluar reservas de carbono si los datos fenológicos no son confiables.

Biome-BGC recurre al modelo latifoliado para simular el proceso fotosintético. Es por ello que la vegetación se considera como un estrato, con una condición de dosel arbóreo promedio. El Biome-BGC, sin embargo, se configura normalmente para modelizar distintos tipos funcionales de plantas y permitir la representación de la diferencia general en la composición de las especies vegetales. Forest-DNDC, en cambio, utiliza tres estratos de vegetación —arbóreo, arbustivo y herbáceo— y el dosel de los árboles y el sotobosque también se dividen en distintos estratos. Forest-DNDC toma en cuenta las diferencias no sólo en términos de especies, sino también respecto de la radiación cambiante cuando cambia la densidad del follaje. No obstante, este modelo requiere más tiempo de procesamiento para completar la simulación fotosintética.

También existen diferencias respecto del tratamiento que los distintos modelos dan a los procesos biogeoquímicos del suelo. Tanto Biome-BGC como InTEC, al igual que la mayoría de los modelos forestales, recurren a un modelo de suelo de un solo estrato; de ahí que ambos modelos simulen procesos del suelo con base en propiedades medias del suelo de los sitios de estudio, como la simulación del movimiento hídrico y la descomposición de materia orgánica en los suelos. Forest-DNDC, por otro lado, divide el perfil del suelo en múltiples estratos —de uno a cien— en función de la profundidad del suelo y sus propiedades fisicoquímicas (por lo general, se utilizan 30 estratos si la profundidad del suelo es de más de 30 centímetros). Casi la mitad del tiempo de procesamiento de Forest-DNDC corresponde a la subrutina del suelo, lo que requiere la realización de simulaciones por hora de la dinámica del carbono y el nitrógeno (N) en cada uno de los estratos del suelo. Así, el énfasis detallado en los procesos del suelo en Forest DNDC también constituye su mayor debilidad, por el prolongado procesamiento de cálculos que se requiere para llevar a cabo la simulación del carbono y el nitrógeno en los suelos.

Cuadro 3. Análisis comparativo de la estructura y los procesos de modelización principales de los modelos seleccionados

Proceso y modelo	InTEC	BGC	Forest-DNDC
Espacialmente explícito	Sí	Sí (WxBGC) No (Biome-BGC)	Sí
Biomasa	Sí (un estrato)	Sí (dos estratos)	Sí (tres estratos)
Frecuencia	Mensual	Diaria	Diaria
Proceso del carbono en los rodales	Parcialmente basado en procesos*	Basado en procesos	Basado en procesos
Proceso del suelo	Sí, un solo estrato	Sí, un solo estrato	Sí, por lo general de uno a 30 estratos, máximo 100
Evapotranspiración	No	Sí	Sí
Modelo de crecimiento	Empírico	Latifoliado	Estratificado
Factores de perturbación y manejo	Incendios e insectos	Incendios (impacto promedio)	Manejo en función del acontecimiento, incluidos incendios prescritos, reforestación, tala, raleo, control de escurrimientos —en el caso de humedales— y huracanes
Proceso de los elementos hidrológicos	No	Sí (simplificado, únicamente para altiplanicies)	Sí (simplificado, únicamente para altiplanicies)
Procesos importantes para la obtención de resultados	Reservas de carbono en los principales componentes forestales y dinámica del carbono en el suelo	Reservas de carbono, PPN, PNB, índice de superficie foliar (ISF), evapotranspiración, carbono en suelos y escurrimientos	Biomasa en distintos estratos de vegetación, carbono en suelo y piso forestal, GEI, elementos hidrológicos y propiedades fisicoquímicas del suelo

*Es preciso trazar una curva empírica para la modelización de la dinámica del carbono en ecosistemas forestales regionales a partir de observaciones en el sitio. GEI significa gases de efecto invernadero.

Los datos de entrada espaciales que se requieren (véase el **cuadro 4**) difieren entre un modelo y otro: información binaria (en formato basado en el Sistema de Información Geográfica o SIG) para los modelos InTEC y WxBGC, y ASCII para Forest-DNDC y Biome-BGC. Por esta razón, la preparación de estos archivos de entrada para el procesamiento de Forest-DNDC y Biome-BGC requiere mucho tiempo puesto que los datos de los mapas basados en el SIG no pueden utilizarse directamente en los modelos Forest-DNDC y Biome-BGC, para lo cual es necesario convertirlos de polígonos o retículas a ASCII. Existen, además, algunas diferencias en cuanto a los parámetros de entrada necesarios entre los tres modelos citados: en el caso de InTEC no se requieren datos fenológicos, pero sí para Biome-BGC y Forest-DNDC. Obtener estos datos para todas las especies dentro del área de estudio puede suponer una tarea difícil, sobre todo en bosques tropicales en donde existe una enorme diversidad de especies (salvo en las plantaciones). Los conjuntos de datos fenológicos complejos (sintéticos) son, por tanto, necesarios para la modelización de la dinámica de carbono en estos bosques tropicales.

Cuadro 4. Diferencias en los requisitos de datos de cada modelo para la modelización de la dinámica de carbono forestal

Parámetros y características	BGC	InTEC	Forest-DNDC
Ubicación y topografía	Latitud, longitud, elevación, pendientes, hora del día	Latitud, longitud, modelo de elevación digital (DEM, por sus siglas en inglés), GEI	Celdas de simulación, latitud para cada celda
Información climática	Temperatura máxima, mínima y media diurna, precipitación; compensación de parámetros climáticos (diaria)	Evapotranspiración, temperatura media, precipitación, radiación solar (mensual)	Temperatura máxima y mínima, precipitación (diaria)
Parámetros atmosféricos	CO ₂ , deposición de N, albedo, radiación solar, déficit de presión de vapor o presión de vapor real	Deposición de N, CO ₂	CO ₂ , deposición de N, radiación solar (opcional)
Suelo	Profundidad, textura, humedad, contenido de N y C en diferentes componentes de materia orgánica en el suelo (hojarasca y suelos minerales, respectivamente)	Textura, contenido de carbono en diferentes componentes de materia orgánica en el suelo, disponibilidad de agua	Profundidad, textura, estratos, conductividad hidráulica; porosidad del suelo, capacidad de cultivo, punto de marchitamiento, contenido de N y C en diferentes componentes de materia orgánica en el suelo (hojarasca y suelos minerales)
Vegetación	Biomasa inicial basada en el tipo de especies y cobertura, fenología (diferencia en especies, y	PPN basada en el tipo de cobertura, edad, índice de superficie foliar (ISF), terreno	Datos basados en el tipo de especie y cobertura, edad inicial y biomasa en diferentes

	entre plantas C3 o C4)	continuo con vegetación, proporción de cobertura, cuadro de reservas de carbono, información sobre rasgos vegetales, tipo de cobertura	estratos (arbóreo, arbustivo y herbáceo), y fenología
Hidrología	n. d.	n. d.	Cuadro de datos hídricos necesario únicamente para humedales
Escala	De terreno o puntual (Biome-BGC), espacial (WxBGC)	Espacial	Espacial
Perturbaciones	Incendios (promedio)	Incendios, plagas, ¿huracanes?, ¿manejo forestal? (dependiendo de los datos de PNN e ISF)	Incendios forestales naturales y quema prescrita, raleo, reforestación, tala, huracanes (desencadenados por acontecimientos)
Frecuencia	Diaria	Mensual	Diaria
Curva de aprendizaje	Fácil (Biome-BGC), moderada (WxBGC)	Moderada	De fácil a moderada

Otros parámetros —como el índice de superficie foliar (ISF), la radiación solar y la presión de vapor— son necesarios para InTEC y Biome-BGC, no así para Forest-DNDC. Aunque es posible obtener un conjunto de datos satisfactorio sobre el índice de superficie foliar a partir de bases de datos espaciales existentes como MODIS, es difícil hacerlo para la radiación solar y la presión de vapor puesto que no siempre se cuenta con información suficiente de observaciones meteorológicas para calcular estos valores, además de que éstos son sumamente variables en cuanto a espacio y tiempo.

2 Ensayo de modelos seleccionados

Con base en la evaluación de modelos, se seleccionaron dos de éstos para someterlos a ensayos ulteriores: el modelo biogeoquímico Forest-DNDC (Li *et al.*, 2000; Stange *et al.*, 2000), con una metodología de modelización espacialmente explícita (Dai *et al.*, 2012), y el modelo puntual Biome-BGC (White *et al.*, 2000; Thornton *et al.*, 2002). Por el momento se decidió no probar el modelo InTEC porque no se disponía de gran parte de la información empírica requerida para crear la relación espacial entre la PPN y la edad de los rodales. De igual manera, dada la falta de datos cartográficos espaciales, el modelo WxBGC no se ensayó. En trabajos futuros y a medida que se vaya disponiendo de más de la información requerida, se tomarán en cuenta los modelos mencionados.

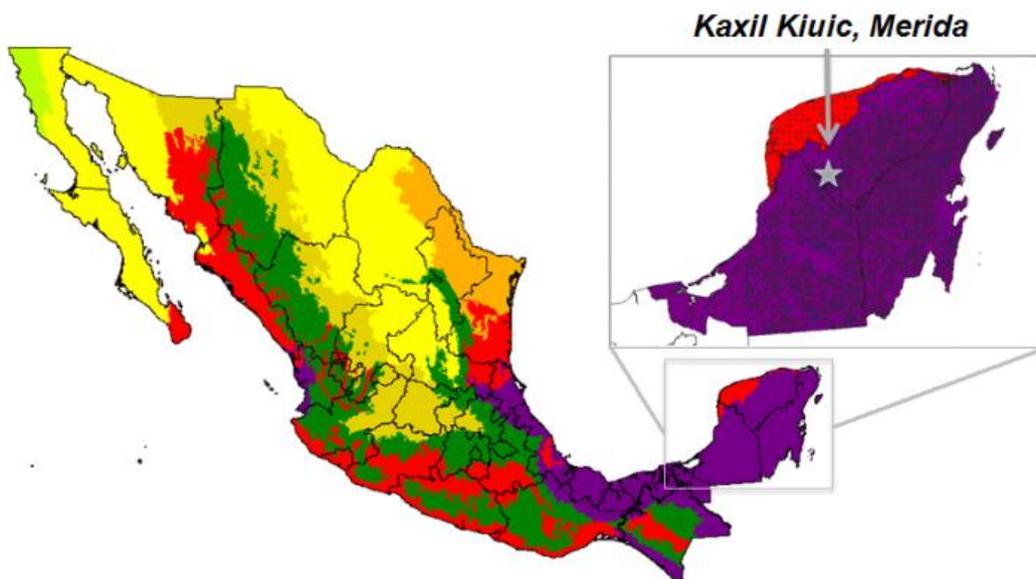
2.1 Descripción del sitio

El sitio seleccionado para evaluar los modelos consiste en un paisaje de bosque tropical semideciduo, ubicado en Kaxil Kiuc, cerca de Mérida, en la península de Yucatán, México, entre los 20.02°-20.16°N y 89.60°-89.39°O (véase la **gráfica 1**), que actualmente comprende terrenos forestales, tierras agrícolas esparcidas (aproximadamente 5.35 por ciento) y áreas urbanas (cerca de 0.75 por ciento) (véase la **gráfica 2**). Históricamente, esta área se ha utilizado durante más de un milenio con fines agrícolas a base de tala y quema (Hernández Stefanoni *et al.*, 2011; Dupuy *et al.*, 2012). Tras el abandono de las tierras de cultivo y la deforestación, el actual es un bosque de rebrote secundario.

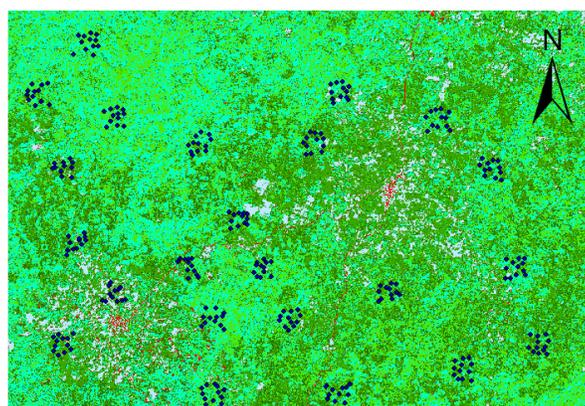
El paisaje consiste básicamente en un mosaico de colinas de poca altura y relieve moderado con pequeñas áreas de planicies. La pendiente oscila entre 0 y 90 por ciento, con una pendiente promedio de 7 por ciento. La elevación varía entre 0 y 176 metros por arriba del nivel medio del mar, con una media de 116 m. El clima es tropical, con un periodo de precipitación en verano de junio a octubre y una temporada importante de seca entre noviembre y abril. La precipitación media anual es de cerca de 1,190 mm para un periodo de 38 años, comprendido entre 1970 y 2007, con base en datos climáticos observados en cinco estaciones meteorológicas distribuidas por todo el bosque, mismos que se descargaron de la base de datos de la red del Servicio Meteorológico Nacional. Para este mismo periodo de 38 años, se registra una temperatura media de 26.5 grados.

El suelo se extiende sobre una piedra caliza y es casi neutral: el pH es de entre 5.48 y 7.84, con una media de 7.22. El contenido de arcilla varía considerablemente: entre 20.68 y 84.0 por ciento en suelos sin rocas, con una media de 49.0 por ciento. Los principales tipos de suelo van de arenosos arcillosos a arcillosos, con pocos suelos de tierra negra. En la mayoría de los suelos de la región se observa un elevado contenido rocoso —de 0 a 90 por ciento, con un promedio de 29 por ciento—, y son pocos los que carecen de rocas. La materia orgánica en suelos no rocosos varía de 2.5 a 72.0 por ciento, con un promedio de 23 por ciento. Dado el entorno hidrogeológico específico del lugar, que consiste en un lecho de piedra caliza como material parental en el suelo y un clima tropical, el estrato del suelo es delgado y rocoso de tal forma que no se han creado sistemas de escurrimiento en esta área y el movimiento del agua en el suelo es básicamente vertical.

Gráfica 1. Bosque de Kaxil Kiuc, cerca de Mérida, en la península de Yucatán, México



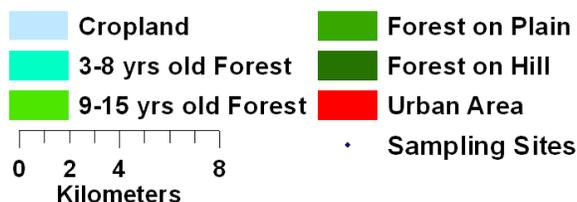
Gráfica 2. Sitios de observación de biomasa y suelo y distribución de la vegetación en 2004



Distribución espacial del bosque de Kaxil Kiuiic

- Tierras agrícolas
- Bosque de 3 a 8 años de edad
- Bosque de 9 a 15 años de edad
- Bosque en planicie
- Bosque en colina
- Área urbana
- Sitios de muestreo

Spatial forest distribution at Kaxil Kiuiic



Kilómetros

Nota: Derivada de una imagen tomada por el satélite SPOT-5 en enero de 2005 (Hernández Stefanoni *et al.*, 2011).

La vegetación en el bosque se regenera de manera natural ya sea por deforestación o abandono de las tierras de cultivo. En 2012, con base en el inventario realizado entre 2008 y 2009 (Hernández Stefanoni *et al.*, 2011), se determinó una edad de entre siete y 74 años, con un promedio de 27 años, para la agrupación arbórea. Puede observarse un dosel relativamente bajo: la bóveda forestal principal alcanza una altura de ocho a 13 m y sólo algunos árboles emergentes rebasan los 13 m en parcelas viejas (de más de 50 años) relativamente escasas (Hernández Stefanoni *et al.*, 2011). Sin embargo, de un lugar a otro la densidad de tallos registra importantes diferencias: los tallos en las plantas leñosas son de ≥ 1 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) y alcanzan una población de entre 2,550 y 24,550 ejemplares por hectárea, con una media de 11,165 árboles por ha^{-1} en 2008-2009, en donde los árboles de >5 cm de DAP sumaron de 0 a 4,950 por hectárea, con un promedio de 1,654 tallos por ha^{-1} , y los árboles de 1 a 5 cm ($1 \leq DAP \leq 5$ cm) sumaron 1,400-24,000 por hectárea, con una media de 9,511 ejemplares. La diversidad de especies vegetales en esta área es relativamente rica, aunque probablemente no tanto como en los bosques tropicales húmedos de México. Se encontraron 123 especies de árboles de >5 cm de DAP, en comparación con las 41 especies de árboles de 1-5 cm de DAP registradas en 2008-2009.

2.2 Mediciones y acopio de datos en el campo

La biomasa leñosa se midió con base en las 276 parcelas circulares en la zona geográfica de captación materia de estudio (véase la **gráfica 2**), cuya superficie es de cerca de $330 km^2$. Se delinearon 23 unidades de paisaje para medir la biomasa y recoger muestras de suelo para todo el sitio. Con una superficie de cerca de $1 km^2$, en cada unidad de paisaje se designaron doce parcelas de $200 m^2$ para recolectar muestras de suelos, medir la altura de los árboles (en metros) y calcular la biomasa de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a los 5 cm. Dentro de las parcelas de $200 m^2$ se delimitaron subparcelas de $50 m^2$ con el propósito de medir la altura y el diámetro de los árboles con un DAP de 1 a 5 cm ($1 \leq DAP \leq 5$ cm) (Hernández Stefanoni *et al.*, 2011). La biomasa de árboles con un DAP de ≥ 10 cm se calculó

mediante la ecuación formulada por Cairns *et al.* (2003), mientras que la biomasa de los árboles con un DAP de <10 cm se calculó con la ecuación propuesta por Hughes *et al.* (1999). La biomasa total de cada parcela se convirtió a megagramos por hectárea (Mg/ha). Para calcular la edad de los rodales forestales en cada una de las parcelas boscosas inventariadas se entrevistó a los propietarios o usuarios de los terrenos (Hernández Stefanoni *et al.*, 2011). Sin embargo, no se dispone de esta información para las áreas forestales que no se sometieron a muestreo.

En cada parcela del inventario se tomaron muestras del suelo: tres muestras de 10 cm de profundidad en el centro y los extremos norte y sur de cada terreno. Se analizaron la materia orgánica, el pH y la textura del suelo. El método empleado, así como los resultados obtenidos se detallan en el informe de Dupuy *et al.* (2012).

Los datos en materia climática, entre los que se incluyen temperatura mínima y máxima y precipitación diaria, se obtuvieron de seis estaciones meteorológicas, cinco de las cuales se encontraban distribuidas en el terreno de estudio por un periodo de registro que comprendió de 1969 a 2007. Una de estas estaciones se localiza en el bosque, aunque el periodo de registro climático en este caso fue más corto: de 2006 a 2012. Dados los vacíos de información registrados en distintos momentos en las diferentes estaciones, los datos globales se integraron para el presente estudio en un conjunto de datos para un periodo de 43 años, es decir de 1970 a 2012.

2.3 Modelos y su configuración

2.3.1 Forest-DNDC

El modelo Forest-DNDC se basa en procesos y se emplea para la simulación del crecimiento forestal y la dinámica del carbono (C) y nitrógeno (N) en ecosistemas forestales, incluidas emisiones de gas en niveles traza de los suelos, con base en el equilibrio de agua, luz y nutrientes en los ecosistemas (Li *et al.*, 2000; Stange *et al.*, 2000, y Miehle *et al.*, 2006). Este modelo integra datos sobre fotosíntesis, descomposición, nitrificación y desnitrificación, almacenamiento y consumo de carbono, y equilibrio hidrotérmico en ecosistemas forestales. La vegetación se divide en tres estratos: arbóreo, arbustivo y herbáceo, cuya dinámica se simula a partir de la competencia para captar energía y nutrientes. Este modelo simula el régimen de humedad por hora con base en las propiedades fisicoquímicas del suelo, la precipitación y evapotranspiración diarias, además de las condiciones hidrogeológicas. La frecuencia en la modelización del movimiento de gases traza en los sistemas de suelos es por hora. Este modelo se ha ensayado y empleado ampliamente en el cálculo de emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) en humedales forestales y ecosistemas de tierras altas, así como en la evaluación de la captación y almacenamiento de carbono en bosques de un amplio abanico de regiones climáticas —de boreales a tropicales— (Stange *et al.*, 2000, Zhang *et al.*, 2002, Li *et al.*, 2004, Kiese *et al.*, 2005, Kesik *et al.*, 2006, Kurbatova *et al.*, 2008 y Dai *et al.*, 2012). La estructura y los algoritmos del modelo pueden consultarse en numerosas publicaciones (Li *et al.*, 2000; Stange *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2002 y Li *et al.*, 2004).

2.3.2 Biome-BGC

Biome-BGC es un modelo basado en procesos que se usa para calcular el carbono en ecosistemas forestales con base en condiciones espaciales medias del bosque objeto de estudio, entre las que se incluyen clima, suelo y vegetación. Este modelo simula la biomasa, flujos gaseosos y estados del carbono, nitrógeno y agua contenidos en espacios definidos. Similar al tratamiento al que se someten en el modelo Forest-DNDC, los procesos fisiológicos de las plantas modelizados con Biome-BGC responden a variaciones diurnas en condiciones ambientales, incluidas básicamente medias diurnas de radiación de onda corta y temperatura, así como déficit de presión de vapor y precipitación. Este modelo, sin embargo, utiliza únicamente una relación constante entre el área foliar sombreada y la soleada para simular el efecto del crecimiento del dosel arbóreo en el flujo luminoso. El Biome-BGC permite realizar simulaciones de

las variaciones diarias de humedad en el suelo con base en la precipitación y la evapotranspiración, aunque no simula las variaciones entre los distintos estratos del suelo debido a su modelo de un solo estrato. Numerosos investigadores recurren a este modelo para cuantificar la dinámica del carbono en ecosistemas forestales (Tatarinov y Cienciala, 2006; Chiesi *et al.*, 2007, y Wang *et al.*, 2009). La parametrización y algoritmos del modelo pueden consultarse en: <www.ntsg.umt.edu/project/>.

2.3.3 Configuración de los modelos

El modelo Forest-DNDC se configuró con la finalidad de: 1) llevar a cabo simulaciones del carbono presente en el bosque de Kaxil Kiuic con base en las observaciones realizadas para la validación del modelo y 2) calcular las reservas de carbono, el efecto de las perturbaciones en estas reservas y la dinámica del carbono a largo plazo en el bosque a partir de los datos interpolados con base en el método Kriging ordinario derivados de las observaciones (Li y Heap, 2008, y Jassim y Altaany, 2013) (véase el apartado “3.1 Datos espaciales para vegetación y suelo”). El modelo Biome-BGC se configuró para cada una de las parcelas observadas con la intención de validarlo y procesarlo individualmente y calcular así las reservas de carbono en este bosque para 2012, por lo que se corrieron 2×276 secuencias para simular el contenido de carbono en el bosque de Kaxil Kiuic. En los cuadros 5 y 6 pueden consultarse los parámetros básicos empleados para la modelización de la dinámica del carbono en el terreno forestal en cuestión con base en los modelos Forest-DNDC y Biome-BGC.

2.4 Evaluación de los modelos

Los dos modelos seleccionados se validaron mediante observaciones de la biomasa en 276 parcelas localizadas en el bosque tropical semidecíduo de Kaxil Kiuic, Mérida, México. El desempeño de los modelos se evaluó empleando cuatro métodos cuantitativos de uso amplio (Dai *et al.*, 2011), a saber: el coeficiente de determinación (R^2 o coeficiente de correlación al cuadrado), la eficiencia en el desempeño del modelo (E) (Nash y Sutcliffe, 1970), la desviación (sesgo) porcentual (PBIAS) y la razón RSR (por sus siglas en inglés) entre la raíz del error cuadrático medio (REMC) y la desviación estándar (σ) (Moriassi *et al.*, 2007).

La E ($-\infty, 1$) representa la variable clave empleada para evaluar el desempeño del modelo y se calcula de la siguiente forma:

$$E = 1 - \frac{\sum(O_i - P_i)^2}{\sum(O_i - \bar{O})^2} \quad (1)$$

donde O_i , \bar{O} y P_i son los valores observados, la media de observación y los valores resultantes de la simulación, respectivamente.

Las otras variables utilizadas en la evaluación —PBIAS y RSR— se calculan, respectivamente, como:

$$PBIAS = \frac{\sum(O_i - P_i)}{\sum O_i} \times 100 \quad (2)$$

$$RSR = \frac{REMC}{\sigma} \quad (3)$$

donde la σ es la desviación estándar de las observaciones; la REMC es la raíz del error cuadrático medio y su ecuación es:

$$REMC = \sqrt{\frac{\sum(O_i - P_i)^2}{n}} \quad (4)$$

donde n es el número de muestras o los pares de valores resultado de las observaciones y simulaciones.

Cuadro 5. Parámetros básicos sobre vegetación y suelo empleados en el modelo Forest-DNDC

Parámetro	Parámetro
N foliar inicial (%)	GD para inicio foliación
AmaxA ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	GD para inicio crecimiento leñoso
AmaxB	GD para cese foliación
Temperatura óptima para la fotosíntesis ($^{\circ}\text{C}$)	GD para cese crecimiento leñoso
Temperatura mínima para la fotosíntesis ($^{\circ}\text{C}$)	N foliar (translocación)
AmaxFrac (fracción Amax)	Día inicio senescencia
Fracción de la respiración de crecimiento	Relación C/N en hojas
Fracción de la respiración en fase oscura	Relación C/N en masa leñosa
Fracción de la respiración de mantenimiento de la masa leñosa	Retención foliar, en años
Fracción de la respiración de mantenimiento de las raíces	Fracción de la reserva de C
Constante de saturación por luz	Fracción de C de materia seca
Valor Q_{10} de la respiración foliar	Peso foliar específico (g m^{-2})
Atenuación de la luz por el dosel	Mínima relación hoja/madera
Eficiencia en el uso del agua	Geometría de la hoja
DDPV1 (diferencia en el déficit de presión de vapor)	Almacenamiento máximo de nitrógeno (kg N ha^{-1})
DDPV2	Tasa máxima de crecimiento leñoso
Tasa máxima de crecimiento foliar ($\% \text{ año}^{-1}$)	Coefficiente de la densidad de los tallos (0-1) [#]
Parámetros sobre suelo, clima, vegetación e hidráulica a escala espacial	
Carbono orgánico del suelo (%)	Conductividad hidráulica (cm h^{-1})
pH	Punto de marchitamiento (0-1)
Arcilla (%)	Capacidad (0-1)
Profundidad de suelo ($\text{cm}, \leq 150 \text{ cm}$)	Porosidad (0-1)
Especies del dosel forestal	Edad del dosel forestal
Especies del sotobosque	Edad del sotobosque
Estrato inferior (juncias y musgo)	Temperatura mínima diaria ($^{\circ}\text{C}$)
Temperatura máxima diaria ($^{\circ}\text{C}$)	Precipitación diaria (mm)

= El coeficiente de la densidad de los tallos corresponde, por lo general, a la relación entre áreas forestales y aquellas desprovistas de vegetación (no forestales) en cada unidad de simulación, y va de 0 a 1.

Cuadro 6. Parámetros básicos utilizados en el modelo Biome-BGC*

Parámetro	Parámetro
Compensación por temperatura máxima	Compensación por temperatura mínima
Multiplicador de la precipitación	Multiplicador por déficit de presión de vapor
Multiplicador de radiación de onda corta	Concentración atmosférica de CO ₂
Profundidad del suelo	Arena en el suelo (%)
Limo en el suelo (%)	Arcilla en el suelo (%)
Elevación del sitio (m)	Latitud del sitio
Albedo del sitio	Deposición de N atmosférico
Fijación de N	Deposición de N variable
Contenido de agua en el suelo	Contenido máximo de C en las hojas en el primer año
Contenido máximo de C en los tallos en el primer año	Contenido de C en los residuos gruesos de madera
C en hojarasca y otros residuos vegetales en depósitos lábiles	C en hojarasca y otros residuos vegetales en depósitos desprotegidos
C en hojarasca y otros residuos vegetales en depósitos protegidos	C en hojarasca y otros residuos vegetales en depósitos de lignina
C en el suelo en depósitos de reciclaje microbiano rápido	C en el suelo en depósitos de reciclaje microbiano intermedio
C en el suelo en depósitos de reciclaje microbiano lento	C en el suelo en depósitos recalcitrantes
N en hojarasca y otros residuos vegetales en depósitos lábiles	N en el suelo en depósitos minerales
Periodo de aumento de la transferencia como fracción de la temporada de crecimiento	Hojarasca como fracción de la temporada de crecimiento
Fracción de rotación anual de hojas y raíces finas	Fracción de rotación anual de madera viva
Fracción de mortalidad anual por incendios	Relación entre el C en raíces finas nuevas y el C en hojas nuevas
Relación entre el C en tallos nuevos y el C en hojas nuevas	Relación entre raíces nuevas y tallos nuevos
Proporción de crecimiento actual	Relación C/N en hojas
Relación C/N en hojarasca después de translocación	Relación C/N en raíces finas
Relación C/N en la madera viva	Relación C/N en la madera muerta
Proporción de fracciones lábiles en hojarasca	Proporción de celulosa en hojarasca
Proporción de lignina en hojarasca	Proporción de fracciones lábiles en raíces finas
Proporción de celulosa en raíces finas	Proporción de lignina en raíces finas
Proporción de celulosa en madera muerta	Proporción de lignina en la madera muerta
Coefficiente de intercepción de la precipitación por el dosel	Coefficiente de extinción de luz a través del dosel
Relación entre superficie foliar total (ambas caras) y proyectada	Área foliar específica (AFE) promedio del dosel
Relación entre el AFE sombreada y el AFE soleada	Fracción de N foliar en la enzima rubisco
Conductancia estomática máxima	Conductancia cuticular
Potencial hídrico foliar al inicio de la reducción de la conductancia (estomatal)	Potencial hídrico foliar al completarse la reducción de la conductancia (estomatal)
Déficit de presión de vapor al inicio de la reducción de la conductancia (estomatal)	Déficit de presión de vapor al completarse la reducción de la conductancia (estomatal)
Conductancia de la capa límite	

* No se incluyen datos climáticos como precipitación diaria, temperatura, radiación y déficit de presión de vapor.

3 Aplicación de los modelos seleccionados

Con base en los resultados de la evaluación del desempeño de los modelos y por tratarse de un modelo espacialmente explícito, Forest-DNDC se utilizó para calcular las reservas espaciales de carbono, su dinámica a largo plazo y los efectos que factores de perturbación ejercen en estas reservas forestales a escala local en México. Biome-BGC, en cambio, se aplicó para evaluar las reservas de carbono a escala de parcela. Los modelos se corrieron por un periodo de 75 años, a partir de 1938, un año después de que los árboles más viejos se regeneraron en el bosque. Los dos modelos seleccionados se aplicaron para evaluar las reservas de carbono, aunque para calcular el efecto de las perturbaciones sólo se empleó el modelo Forest-DNDC. Al no disponer de datos climáticos para el periodo comprendido entre 1938 y 1969, se procedió a utilizar los correspondientes al periodo de 1970 a 2002 para reemplazar los vacíos de fechas anteriores y así poder modelizar las reservas de carbono y el efecto de las perturbaciones en éstas. Asimismo, se corrió el modelo Forest-DNDC por un periodo de 150 años para evaluar la dinámica del carbono a largo plazo. De forma similar al ejercicio de simulación para evaluar las reservas de carbono, se repitió el conjunto de datos sobre clima del periodo de 75 años pero en esta ocasión para el periodo de 150 años.

3.1 Datos espaciales para vegetación y suelo

La distribución espacial de la vegetación se derivó de la imagen tomada en enero de 2005 desde el satélite SPOT-5, creada por Hernández Stefanoni *et al.* (2011). Sin embargo, no se cuenta con datos sobre la distribución espacial de la agrupación arbórea de todo el bosque por edad. Por tratarse la edad de los rodales de un importante parámetro para calcular las reservas de carbono en el espacio a partir de una metodología de modelización, se aplicó el método de interpolación Kriging (Li y Heap, 2008, y Jassim y Altaany, 2013) para calcular la distribución espacial de las edades de la masa forestal a fin de modelizar la totalidad del bosque con base en Forest-DNDC. La edad de los árboles de las 276 parcelas del bosque en estudio se utilizó para trazar un mapa de múltiples puntos, con base en la plataforma ArcGIS 10, mismo que sirvió para establecer la distribución espacial con base en la edad de los rodales forestales mediante el método de interpolación Kriging ordinario. El mapa con la distribución espacial por edad de la masa arbórea se combinó con uno que se trazó para la vegetación a fin de modelizar la dinámica del carbono en el bosque a escala espacial.

De igual forma, la distribución espacial del suelo y parámetros asociados, como la textura y la materia orgánica en el suelo, se derivaron a partir de datos de campo registrados por Dupuy *et al.* (2012). El mapa del polígono espacial de la vegetación, con base en los tipos de vegetación, se utilizó para obtener las unidades de simulación para el método de modelización espacialmente explícita. Por último, se utilizaron los mapas de las condiciones del suelo y la vegetación como datos de entrada para nutrir el modelo.

3.2 Perturbaciones

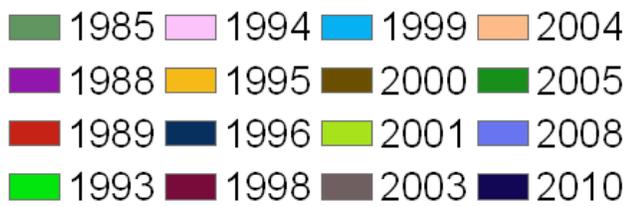
Los datos sobre los factores de perturbación correspondientes al periodo de 1985 a 2010 se derivaron del mapa de perturbaciones (véase la **gráfica 3**). Los tipos de perturbación se determinaron mediante la comparación del mapa de perturbaciones con el de vegetación (véase la **gráfica 2**), derivados de la imagen del satélite SPOT-5. Se presupone que las perturbaciones ocurridas entre 1985 y 2010 responden principalmente a cambios en el uso del suelo, entre los que se incluyen procesos de urbanización y conversión de tierras forestales para uso agrícola, así como el abandono de las tierras de labranza. Se determinaron tres tipos de perturbaciones —explotación agrícola y proceso de urbanización, abandono de tierras de cultivo y tala de productos madereros— con el propósito de realizar modelos de los efectos que ejercen estas perturbaciones en las reservas de carbono en el bosque en cuestión, a partir de un ejercicio comparativo de los mapas. Si en el mapa de vegetación aparecieron las tierras perturbadas como terrenos forestales en el presente y el mapa de perturbaciones no mostró la superficie terrestre como bosque

persistente, entonces los terrenos perturbados se consideraron bosques secundarios regenerados después del abandono como tierras de cultivo. Sin embargo, si el mapa de perturbaciones mostró la superficie como bosques persistentes con perturbaciones y el mapa de vegetación mostró los terrenos como área forestal en el presente, se supuso pues que las perturbaciones respondieron a la tala para la obtención de productos de madera y que los bosques se regeneraron después de la deforestación. Los demás elementos de perturbación se atribuyeron a la explotación agrícola y procesos de urbanización.

Gráfica 3. Perturbaciones en el bosque de Kaxil Kiuic, 1985-2010



Disturbances occurred between 1985 and 2010



[Perturbaciones acaecidas entre 1985 y 2010]

4 Resultados

4.1 Ensayos

4.1.1 Evaluación de los modelos

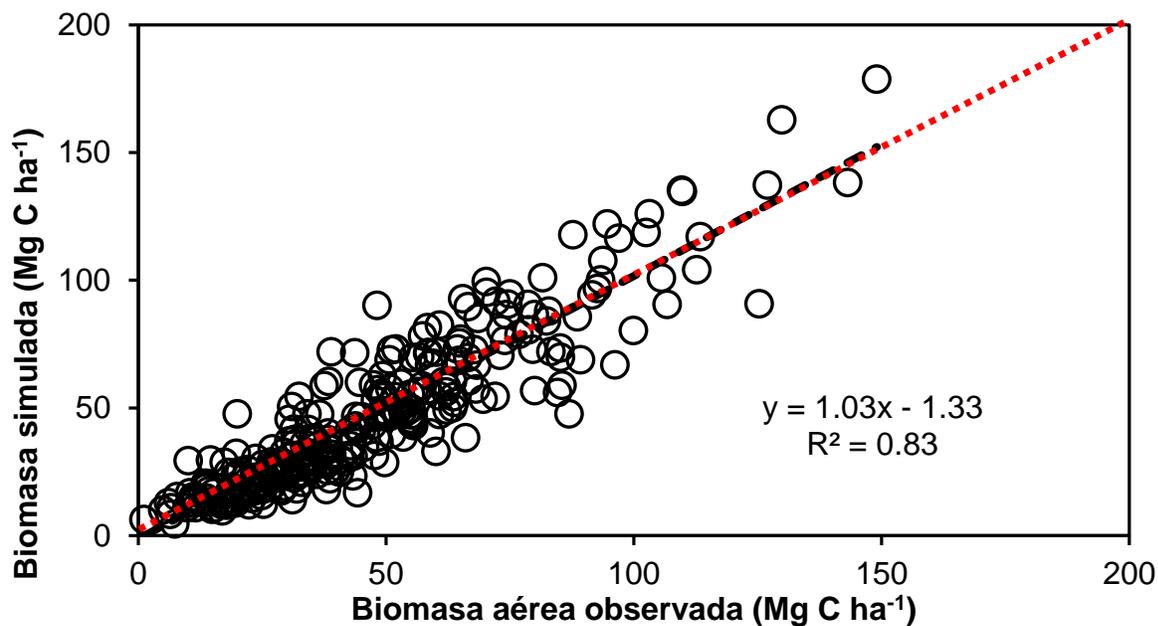
Los dos modelos seleccionados —Forest-DNDC y Biome-BGC— se validaron confrontándolos a las observaciones de biomasa de las 276 parcelas en el bosque de Kaxil Kiuic, realizadas en 2008 (Hernández Stefanoni *et al.*, 2011, y Dupuy *et al.*, 2012). Forest-DNDC se ejecutó por un periodo de 75 años para las 276 parcelas en forma espacial, mientras que Biome-BGC se corrió independientemente para cada parcela a lo largo del mismo periodo, con base en las observaciones climáticas de 43 años, de 1970 a 2012. Los resultados de Forest-DNDC (véase la **gráfica 4a**) y Biome-BGC (véase la **gráfica 4b**) se compararon con los resultados de las observaciones. La gráfica 4a muestra que la biomasa resultante de la simulación con el modelo Forest-DNDC guarda una correlación significativa con el valor observado ($R^2=0.83$, $P<<0.001$); la pendiente en el modelo de regresión entre la observación y la simulación fue de cerca de 1.0 ($b=1.03$), y la intersección ($a=1.33$) fue reducida: alrededor de 2.84 por ciento del promedio. En la **gráfica 4b** se indica que la biomasa resultante de la simulación con Biome-BGC se correlacionó significativamente con el valor observado ($R^2=0.59$, $P<<0.001$), con una pendiente razonable ($b=0.93$) y una intersección ($a=3.03$, aproximadamente 6.5 por ciento del promedio) del modelo de regresión entre la observación y la simulación. Estos indicadores cualitativos muestran que tanto Forest-DNDC como Biome-BGC pueden utilizarse para evaluar las reservas de carbono en el bosque de Kaxil Kiuic en la península de Yucatán, México.

Los resultados de las cuatro variables utilizadas en la evaluación de los modelos se presentan en el **cuadro 7**. Con base en los rangos de calificaciones para el desempeño de los modelos (véase la nota correspondiente a ese cuadro) que sugieren Moriasi *et al.* (2007), los dos modelos seleccionados —Biome-BGC y Forest-DNDC— pueden utilizarse para calcular las reservas de carbono en el bosque de Kaxil Kiuic con una eficiencia satisfactoria en términos de desempeño de los modelos ($E \geq 0.25$). Sin embargo, prevalece una diferencia significativa entre los dos modelos en términos de desempeño: Biome-BGC tiene un desempeño satisfactorio ($0.25 < E < 0.75$), frente al excelente desempeño mostrado por Forest-DNDC ($E > 0.75$) (véase el **cuadro 7**).

4.1.2 Reservas de carbono y flujos de agua y gases

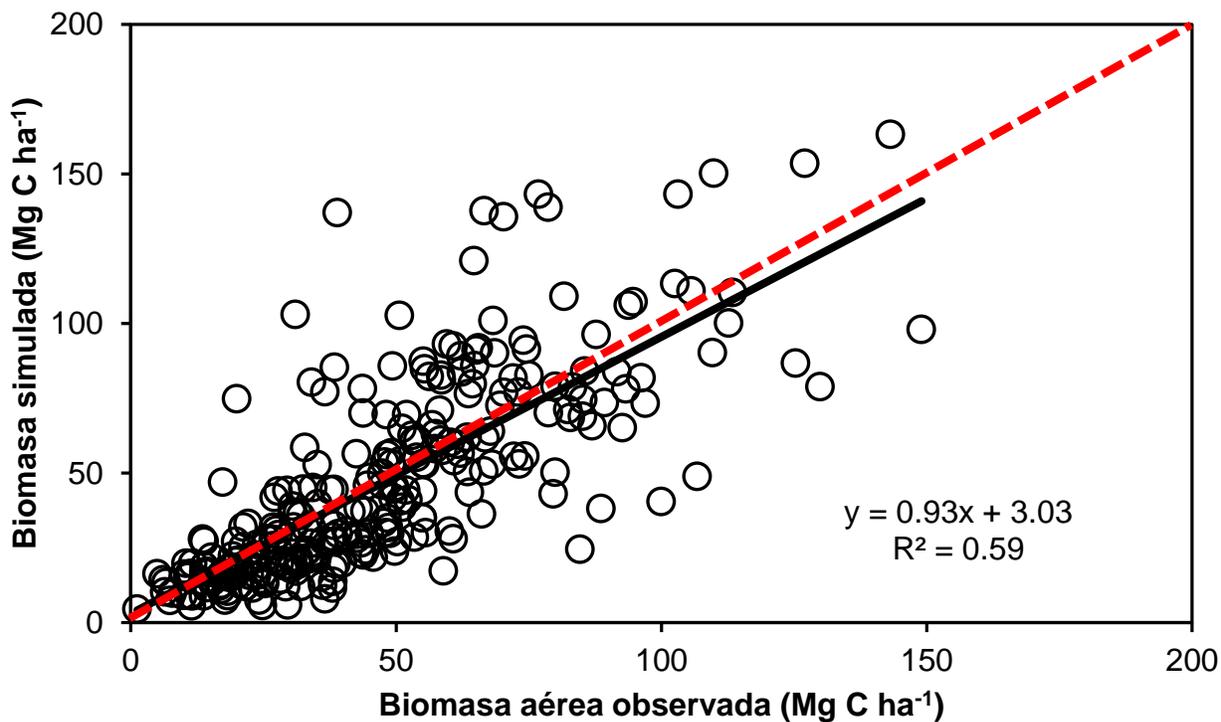
Los valores obtenidos para biomasa aérea (BMA), la producción primaria neta (PPN), la producción neta del bioma (PNB), el índice de superficie foliar (ISF), la evapotranspiración (ET) y los cambios en el contenido de carbono en el suelo (diferencia en el piso forestal, coeficiente de variación de hojarasca y divergencia o incremento en el carbono orgánico en suelo mineral), junto con los gases traza presentes en el suelo resultantes de la simulación realizada con los modelos Forest-DNDC y Biome-BGC, se presentan en el **cuadro 8**.

Gráfica 4a. Biomasa aérea observada frente a la simulada (con Forest-DNDC) en el bosque tropical semideciduo de Kaxil Kiuic



Nota: Biomasa de carbono observada y simulada para las 276 parcelas en el bosque de Kaxil Kiuic.

Gráfica 4b. Biomasa aérea observada frente a la simulada (con Biome-BGC) en el bosque tropical semideciduo de Kaxil Kiuic



Nota: Biomasa de carbono observada y simulada para las 276 parcelas en el bosque de Kaxil Kiuic.

Cuadro 7. Evaluación del desempeño de los modelos*

Biome-BGC (>5cm)		Biome-BGC (≥1cm)		Forest-DNDC (>5cm)		Forest-DNDC (≥1cm)	
Variable	Valor	Variable	Valor	Variable	Valor	Variable	Valor
R ²	0.61	R ²	0.59	R ²	0.89	R ²	0.83
E	0.54	E	0.40	E	0.88	E	0.79
PBIAS	8.87	PBIAS	-0.99	PBIAS	0.36	PBIAS	0.14
RSR	0.67	RSR	0.78	RSR	0.34	RSR	0.46
A	0.79	a	0.93	a	0.91	a	1.03
B	10.59	b	3.03	b	3.24	b	-1.33

* = R² es el coeficiente de determinación; E corresponde a la eficiencia en el desempeño de los modelos (Nash y Sutcliffe, 1970); PBIAS equivale a la desviación (sesgo) porcentual; RSR (por sus siglas en inglés) es la razón entre la raíz del error cuadrático medio (REMC) y la desviación estándar (σ); *a* y *b* representan la pendiente y la intersección del modelo de regresión entre la observación y la simulación, respectivamente; (≥1cm) y (>5cm) representan el tamaño del diámetro a la altura del pecho; el desempeño de los modelos se expresa en los rangos de calificación 0.25≤E<0.5, 0.5≤E<0.75 y E≥0.75, que representan: general, satisfactorio y excelente, respectivamente; la PBIAS se ubica entre -25 y 25, y la RSR es de menos de 0.7 (Moriassi *et al.*, 2007).

Cuadro 8. Comparación de los resultados de la simulación de carbono y nitrógeno, e hidrológica, realizada con los modelos Forest-DNDC y Biome-BGC*

Elemento	Forest-DNDC	Biome-BGC	Elemento	Forest-DNDC
PPN (Mg C ha ⁻¹)	5.01	6.81	CH ₄ -C (kg C ha ⁻¹)	-6.52
PNB (Mg C ha ⁻¹)	2.81	2.77	C lixiviado (g C m ⁻²)	4.39
ISF (m ² m ⁻²)	2.73	2.51	N lixiviado (mg N m ⁻²)	19.20
Δ hojarasca (Mg C ha ⁻¹) [#]	2.26	1.14	N ₂ O-N (mg N m ⁻²)	67.50
Δ COSM (Mg C ha ⁻¹) [#]	2.63	-9.86	Pérdida total N (kg N ha ⁻¹)	2.68
Flujo (mm) [§]	651.70	517.05	CO ₂ -C en el suelo (Mg C ha ⁻¹)	2.16
ET (mm)	794.50	816.10	Δ COS (kg C ha ⁻¹)	57.40
BMA (Mg C ha ⁻¹)	46.92	46.39		

*= Los resultados se derivan del ejercicio de simulación para el cual se aplicaron los modelos Forest-DNDC y Biome-BGC con el objeto de calcular las reservas de carbono y los flujos de gases en el bosque en 2008; PPN significa producción primaria neta; PNB es la producción neta del bioma; ISF representa el índice de superficie foliar; Δ hojarasca (coeficiente de variación de la hojarasca) corresponde al aumento de carbono orgánico en el suelo forestal; Δ COSM es la divergencia o incremento en el carbono orgánico en suelo mineral; la evapotranspiración equivale al resultado de la simulación para este valor (mm); Δ COS es el coeficiente de variación de carbono orgánico en el suelo; BMA es la media simulada de la biomasa aérea (la media observada es de 46.86 Mg C ha⁻¹).

[#]= La media inicial de hojarasca y carbono orgánico en suelo mineral para ambos modelos fue de 3.55 y 58.93 Mg C ha⁻¹, respectivamente; la edad promedio de los rodales forestales se ubicó entre tres y 70 años en términos espaciales en 2008.

[§]= El flujo corresponde únicamente a aquel de la subsuperficie, resultado de la simulación mediante el modelo Forest-DNDC; el flujo total se obtuvo con Biome-BGC y la unidad utilizada fue mm para permitir la comparación con la precipitación, que fue de 1,500.5 mm en 2008.

Aunque la verificación de estos resultados supone cierta dificultad al no disponerse de datos de medición comparables (salvo para la biomasa aérea), de todas formas resultan útiles porque estos parámetros, sobre todo la producción primaria neta, la producción neta del bioma y el índice de superficie foliar, guardan una estrecha relación con la producción de biomasa.

Los resultados obtenidos tanto por el modelo Biome-BGC como por Forest-DNDC para la PNB, el ISF, la evapotranspiración y la biomasa aérea (BMA) son similares. La PPN calculada mediante Biome-BGC, sin embargo, resultó más de 35 por ciento superior a la obtenida por Forest-DNDC. La PPN que se pronosticó de forma excesiva sin dar como resultado una PNB alta usando el modelo Biome-BGC podría obedecer a que la subrutina para la humedad del suelo empleada por este modelo no resultó idónea para evaluar la dinámica del carbono en el suelo en este entorno tropical (véanse explicaciones más detalladas a continuación).

Los cambios resultantes de la simulación en los depósitos de carbono en el suelo forestal (Δ hojarasca), realizada con los modelos Biome-BGC y Forest-DNDC, fueron de 1.14 y 2.26 Mg C ha⁻¹, respectivamente. Un aumento en la cantidad de hojarasca deberá relacionarse con una biomasa en aumento o más elevada. Sin embargo, este aumento de la biomasa podría significar una pequeña contribución a un incremento en el suelo forestal debido al elevado índice de descomposición de la materia orgánica del suelo en regiones tropicales. Un aumento en hojarasca (tapiz forestal) podría asociarse principalmente a árboles muertos. El promedio acumulado de árboles muertos (incluidos aquellos en descomposición) calculado con el modelo Forest-DNDC fue de 7.5 Mg C ha⁻¹ en todo el bosque a lo largo del periodo de simulación. Sin embargo, los residuos medios en el tapiz forestal fueron de menos de 2.0 Mg C ha⁻¹ tanto para Biome-BGC como para Forest-DNDC, debido al clima tropical y la rápida descomposición de la materia orgánica del suelo. Es por ello que el reducido aumento de hojarasca, resultado de la simulación realizada con Biome-BGC y Forest-DNDC, es factible.

Sorprende observar que la materia orgánica presente en suelos minerales simulada por ambos modelos fue muy distinta: la materia orgánica en suelos minerales disminuyó 9.86 Mg C ha⁻¹ (Δ COSM = -9.86, que se muestra en el **cuadro 8**), conforme al modelo Biome-BGC, a lo largo del periodo de simulación, aunque el modelo Forest-DNDC sugiere un ligero aumento de 2.63 Mg C ha⁻¹. Este aumento resultante de la simulación con Forest-DNDC, además de estar asociado a la descomposición de árboles muertos, es posible. Las raíces de estos árboles permanecen en el suelo descomponiéndose con el paso de los años. Es poco probable, además, que a lo largo de varias décadas se registre un decremento continuo del contenido de carbono en suelos minerales en condiciones pobladas de árboles. Es probable que con el modelo Biome-BGC se haya sobreestimado el régimen de humedad del suelo (véanse algunas explicaciones en el siguiente párrafo) para entornos forestales, lo que condujo a una predicción excedida sobre la descomposición de materia orgánica en suelos minerales en este bosque semideciduo.

El flujo (o escurrimiento) es básicamente subsuperficial debido a que el flujo superficial que se registra en este bosque es bastante bajo; ello responde a un entorno hidrogeológico concreto: una capa de tierra delgada con un elevado contenido rocoso y un lecho de piedra caliza, lo que ocasiona que no se genere un buen sistema de drenaje en esta área. El flujo resultado de la simulación con base en el modelo Forest-DNDC es de aproximadamente 652 mm en 2008 (véase el **cuadro 8**). Sin embargo, la simulación con Biome-BGC arroja un flujo total de cerca de 517 mm, nivel que podría estarse subestimando dadas las condiciones de capas sumamente delgadas y rocosas del suelo y el lecho de piedra caliza. El bajo flujo que arroja la simulación con Biome-BGC podría traducirse en un valor sobreestimado respecto del régimen de humedad en el suelo y la elevada tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo. La pérdida media anual de carbono en suelos minerales, producto de la simulación realizada con el modelo Biome-BGC, fue de cerca de 300 kg C ha⁻¹ año⁻¹ para el periodo de simulación que abarcó de tres a 70 años. Pareciera poco probable que esta tasa de disminución continua en el contenido de carbono orgánico en el suelo en un periodo prolongado pudiera registrarse en cualquiera de las condiciones de regeneración forestal representadas en Kaxil Kiuc.

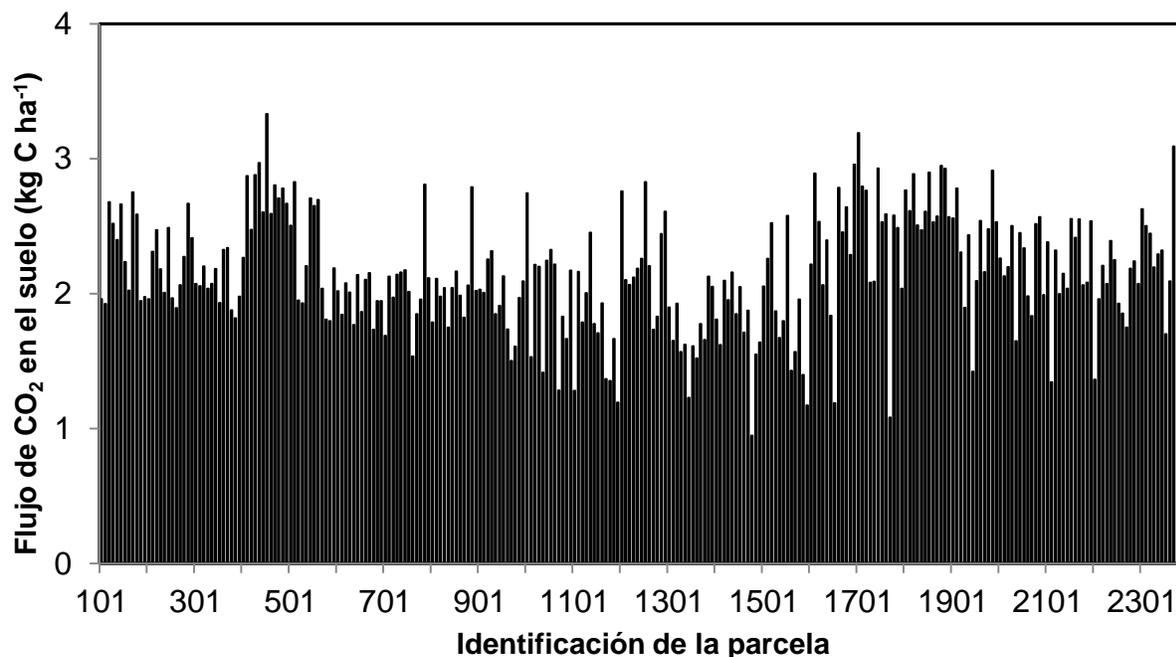
Los terrenos forestales de Kaxil Kiuc registraron una importante variabilidad espacial del flujo de N₂O en el suelo, que osciló entre 24 y 189 mg N m⁻² en 2008, con una media de 67.5 mg N m⁻². Sin embargo, la distribución espacial del flujo de N₂O es normal porque el flujo promedio y mediano y la media geométrica son aproximados (67.5, 63.5 y 63.9 mg N m⁻², respectivamente). La variabilidad espacial en el flujo de N₂O se correlaciona con el contenido de materia orgánica en el suelo. La discrepancia en el flujo anual de N₂O se asocia a la precipitación anual (Li *et al.*, 1992). Cuanto más abundantes sean la materia orgánica en el suelo y la precipitación anual, mayor será el flujo anual de N₂O, gracias a que, a partir de la descomposición de esta materia, se liberará nitrógeno orgánico y la precipitación permitirá regular los procesos de nitrificación y desnitrificación en ecosistemas forestales de altura (Li *et al.*, 1992).

En cuanto a la absorción anual de CH₄ en los suelos de estos terrenos forestales, se registró una variabilidad espacial reducida, con una oscilación de entre 5.83 y 8.72 kg CH₄-C ha⁻¹ en 2008 y una media de 6.52 kg CH₄-C ha⁻¹. La tasa de absorción de metano en este bosque fue mayor que las tasas registradas en los bosques templados de Nuevo Hampshire (4.3-4.6 kg C ha⁻¹ año⁻¹), de acuerdo con las mediciones realizadas por Crill (1991), las de los bosques alemanes (2.0-3.2 kg C ha⁻¹ año⁻¹), según los registros de Guckland *et al.* (2009), y los suecos (0.6-1.6 kg C ha⁻¹ año⁻¹), con base en lo encontrado por Klemedtsson y Klemedtsson (1997). La tasa observada en el bosque materia del presente estudio, sin embargo, fue similar o ligeramente menor que la tasa de absorción promedio de metano (8.18 kg C ha⁻¹ año⁻¹) en bosques en un rango de latitud entre 26 °N y 44 °N en Japón (Ishizuka *et al.*, 2009), así como dentro del rango de absorción (de 0 a 11.57 kg C ha⁻¹ año⁻¹) en el bosque de Harvard en Massachusetts, según las conclusiones obtenidas por Steudler *et al.* (1989), y menores que la tasa (de 6.94 a 26.65 kg C ha⁻¹ año⁻¹) registrada en un bosque subtropical ubicado dentro del Bosque Nacional Francis Marion en Carolina del Sur, según las observaciones de Renaud (2008). Estas diferencias podrían relacionarse con las condiciones fisicoquímicas del suelo.

La pérdida media de carbono por lixiviación en forma de carbono orgánico disuelto (COD) fue de aproximadamente 0.98 g m⁻² año⁻¹ en el periodo de simulación, mucho menor que el nivel medio de la pérdida de carbono fluvial (de 3.26 g C m⁻² año⁻¹) en las cuencas de bosques templados estadounidenses, con superficies de menos de 10,000 km², según lo registrado por Schlesinger y Melack (1981). Sin embargo, la variabilidad temporal en la pérdida de COD es considerable; por ejemplo, la pérdida de COD fue de aproximadamente 1.1, 2.6 y 4.4 g m⁻² en 2006, 2007 y 2008, respectivamente. Igual que con el COD, las diferencias temporales en la pérdida de nitrógeno disuelto a causa de la lixiviación fueron de consideración: 5.83 mg m⁻² año⁻¹ como pérdida media y 19.2 mg m⁻² en 2008 como pérdida máxima. No obstante, la diferencia temporal en la pérdida de N total, incluida la pérdida hacia la atmósfera y el agua, fue reducida: 2.21 kg N ha⁻¹ año⁻¹ para el promedio a largo plazo y 2.69 kg N ha⁻¹ en 2008 para el nivel máximo.

El flujo de CO₂ en el suelo en las parcelas de Kaxil Kiuc registró una variación significativa. En la **gráfica 5** puede observarse el flujo obtenido de la simulación correspondiente a las 276 parcelas en 2008, el cual registra una variación espacial de 0.95 a 3.33 Mg C ha⁻¹, una media aritmética de 2.16 Mg C ha⁻¹ y una mediana de 2.12 Mg C ha⁻¹. La ligera diferencia entre la media aritmética y la mediana del flujo de CO₂ en el suelo sugiere una distribución espacialmente normal en esta zona geográfica de captación. La variabilidad espacial en el flujo de CO₂ en el suelo se relaciona principalmente con diferencias en el suelo, sobre todo de vegetación, debido a su distribución heterogénea en el espacio, que genera diferencias en la respiración heterotrófica asociada a las raíces y la hojarasca. La hojarasca y los desechos de las plantas constituyen la fuente principal de materia orgánica del suelo en este bosque y su descomposición es considerablemente más rápida gracias a la combinación del clima tropical, la actividad de incendios y la tala.

Gráfica 5. Flujo de CO₂ en el suelo producto de la simulación de las 276 parcelas para 2008



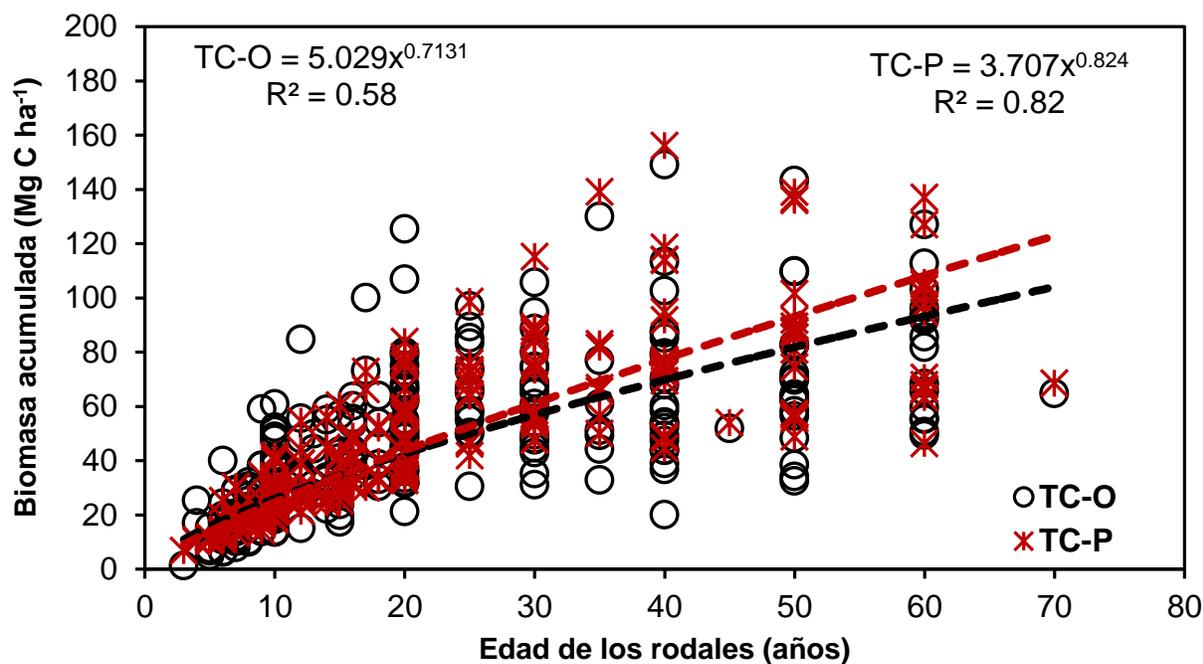
4.1.3 Índice de captación de carbono en la biomasa

El índice de captación de carbono en la biomasa leñosa en Kaxil Kiuic es indicio del papel que este bosque desempeña en la reducción del CO₂ atmosférico y la mitigación del cambio climático. La correlación entre el carbono presente en la biomasa aérea (superficial) y la edad de los rodales se presenta en la **gráfica 6a**, con base en la simulación y la observación de las 276 parcelas. Los resultados derivados tanto de la simulación como de la observación muestran que la biomasa (Mg C ha⁻¹) aumentó de forma no lineal en función de un aumento en la edad de la masa arbórea. Sin embargo, al aplicar las ecuaciones de la gráfica 6a para calcular la biomasa de las parcelas, se registraron pequeñas pendientes e intersecciones considerables en los modelos de regresión entre la observación y los cálculos de la biomasa presente en las parcelas (**gráfica 6b**). Una ecuación polinómica de orden superior permite describir mejor la relación entre la edad de los rodales y la biomasa acumulada en Kaxil Kiuic ($P < 2.0E-120$), de la siguiente forma:

$$BMA_{edad} = K_0 \times edad + \sum_{j=1}^m K_j \times [\ln(edad)]^j \quad (5)$$

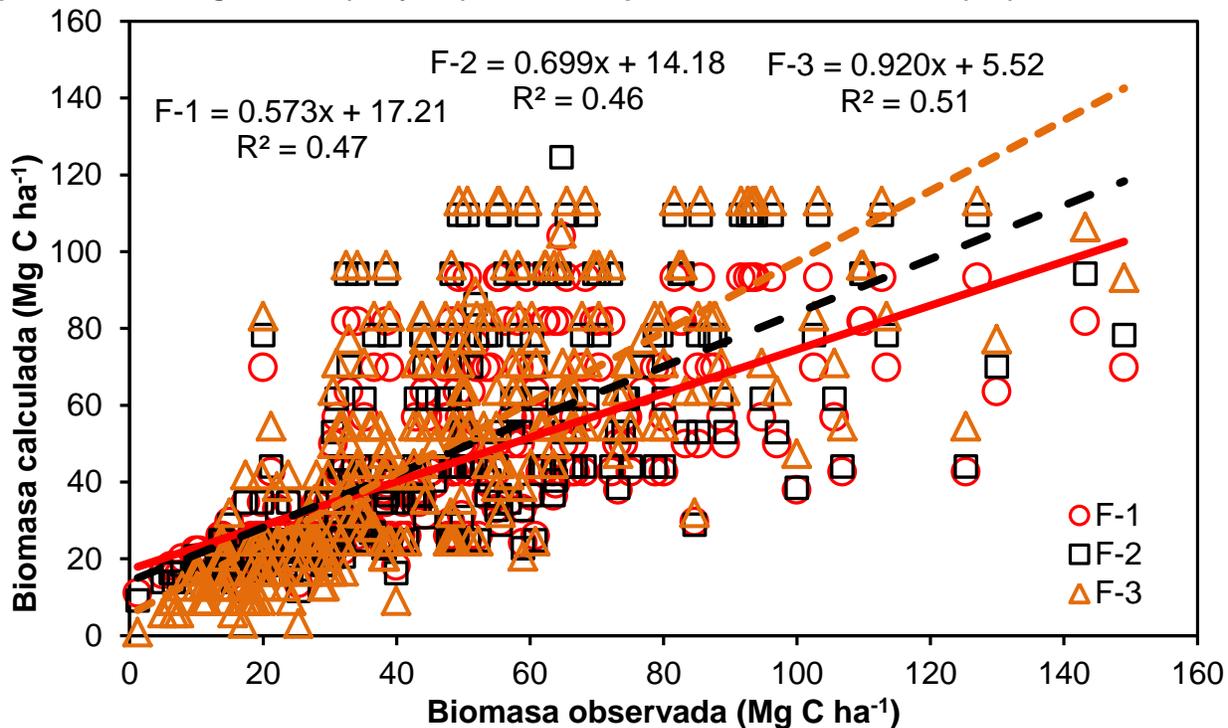
donde la biomasa aérea corresponde a una edad específica de los rodales (*edad*); K_0 y K_j son coeficientes, y $m = 6$.

Gráfica 6a. Correlación entre la edad de los rodales forestales y la biomasa aérea



Nota: tc-o: biomasa medida, tc-p: resultado de la simulación de la biomasa.

Gráfica 6b. Comparación de la biomasa observada y los resultados calculados con las ecuaciones planteadas en la gráfica 6a (F-1 y F-2) frente a la aplicación de la ecuación 5 (F-3)



4.2 Aplicación

Se aplicó el modelo Forest-DNDC con una metodología espacialmente explícita para evaluar las reservas de carbono, el efecto de las perturbaciones en dichas reservas y la dinámica del carbono a largo plazo en el bosque de Kaxil Kiuic, en la península de Yucatán, México. Los resultados obtenidos del ejercicio de simulación para evaluar la dinámica del carbono a largo plazo también sirvieron para calcular la curva de crecimiento vegetal en este bosque.

4.2.1 Distribución espacial de la biomasa

A efecto de realizar la simulación de la distribución espacial del carbono presente en la biomasa aérea (superficial) de toda la región, se empleó el modelo Forest-DNDC con base en polígonos convertidos de un mapa con una resolución de 30 m. Los resultados de la simulación para las reservas de carbono correspondientes a 2012 se muestran en la **gráfica 7**. Ahí puede observarse que se registró una importante variabilidad espacial del carbono en la biomasa, al oscilar las reservas de 5.0 a 115.0 Mg C ha⁻¹, en términos espaciales, y registrar una media de 56.6 Mg C ha⁻¹ (sin incluir zonas urbanas y de cultivo). La variabilidad espacial del carbono presente en la biomasa superficial se asocia básicamente a las distintas edades de los rodales forestales, que oscilaron entre siete y 74 años en 2012, con base en el inventario integrado en 2008-2009 (Hernández Stefanoni *et al.*, 2011, y Dupuy *et al.*, 2012).

El promedio espacial derivado de la simulación de las 276 parcelas (53.2 Mg C ha⁻¹ para 2012) se aproximó a la media de toda la zona geográfica de captación conforme a la simulación realizada utilizando los polígonos (56.6 Mg C ha⁻¹ en 2012). No obstante, al comparar el resultado de la simulación para todo el bosque utilizando los polígonos con los resultados obtenidos de las 276 parcelas, se registró una diferencia considerable en el resultado de la simulación de la biomasa aérea para algunos lugares. Por ejemplo, el mayor error entre ambas simulaciones al emplear tamaños de celdas distintas se dio en la parcela 106: la biomasa superficial que arrojó la simulación con el polígono para esta parcela fue de 113.7 Mg C ha⁻¹, mientras que el valor de la simulación obtenido a partir de los datos de observación de la parcela fue de 156.1 Mg C ha⁻¹, comparable a la biomasa observada de 149.0 Mg C ha⁻¹. Esta enorme discrepancia en las reservas de carbono entre las dos simulaciones podría atribuirse a errores relacionados con la edad de la masa forestal y el tamaño de las unidades de simulación (véase la explicación a continuación).

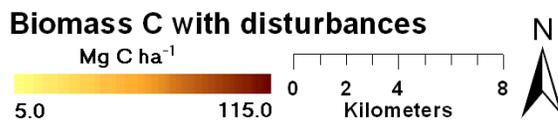
4.2.2 Impacto de las perturbaciones en las reservas de carbono

El impacto de las perturbaciones en las reservas de carbono se simuló con base en comparaciones realizadas entre el mapa de perturbaciones y el de vegetación (para consultar información detallada, véanse “Métodos y datos”). El incremento total en la superficie afectada por perturbaciones entre 1985 y 2010, calculado con base en el mapa de perturbaciones, fue de 5785.5 ha. Sin embargo, la superficie forestal únicamente presentó una disminución de 1,227.74 ha como resultado de la pérdida ocasionada por la explotación agrícola y la urbanización de las tierras, lo que incidió en cerca de 21.2 por ciento del total de la superficie afectada por perturbaciones. Por esta razón, puede calcularse que cerca de 4,557.7 ha de tierras se vieron afectadas por la tala para obtención de madera y el abandono de las tierras de cultivo, luego de lo cual se observó una regeneración del bosque.

Es evidente que el almacenamiento de carbono en la biomasa del bosque de Kaxil Kiuic resultó afectado por las perturbaciones registradas entre 1985 y 2010, según lo que arrojó la comparación de los resultados de los ejercicios de simulación realizados con perturbaciones y sin ellas (véanse las **gráficas 7 y 8**, respectivamente). El total estimado de carbono almacenado en la biomasa de la masa arbórea de este bosque en 2012, con y sin perturbaciones, fue de 1,667.6 y 1,822.3 Gg C, respectivamente. La pérdida estimada de carbono en la biomasa debido a esas perturbaciones fue de aproximadamente 154.7 Gg C y la media espacial de carbono almacenado en la biomasa en estos rodales disminuyó de 59.9 a 56.6 Mg C ha⁻¹.

¹ en 2012. Por ello, se consideraría que el almacenamiento de carbono en la biomasa de la agrupación arbórea de este bosque disminuyó en más de 73 Gg C en el punto temporal de 2012 debido únicamente a la pérdida de terrenos forestales ocasionada por la agricultura y la urbanización en el periodo comprendido entre 1985 y 2010, además de que este valor no toma en cuenta la pérdida de carbono en el suelo, cuya reserva de carbono en las raíces se calculó en más de 20 Gg C en el mismo punto temporal.

Gráfica 7. Distribución espacial de la biomasa calculada (Mg C ha⁻¹) para 2012 en el bosque de Kaxil Kiuic

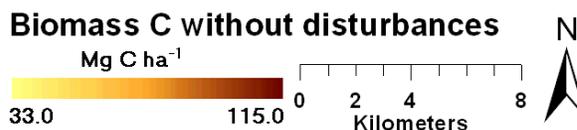


[Carbono en la biomasa con perturbaciones

kilómetros]

Nota: las áreas blancas corresponden a zonas agrícolas y urbanas.

Gráfica 8. Distribución espacial de carbono en la biomasa resultado de la simulación para 2012 sin las perturbaciones ocurridas entre 1985 y 2010 en el bosque de Kaxil Kiuic



Carbono en la biomasa sin perturbaciones

kilómetros]

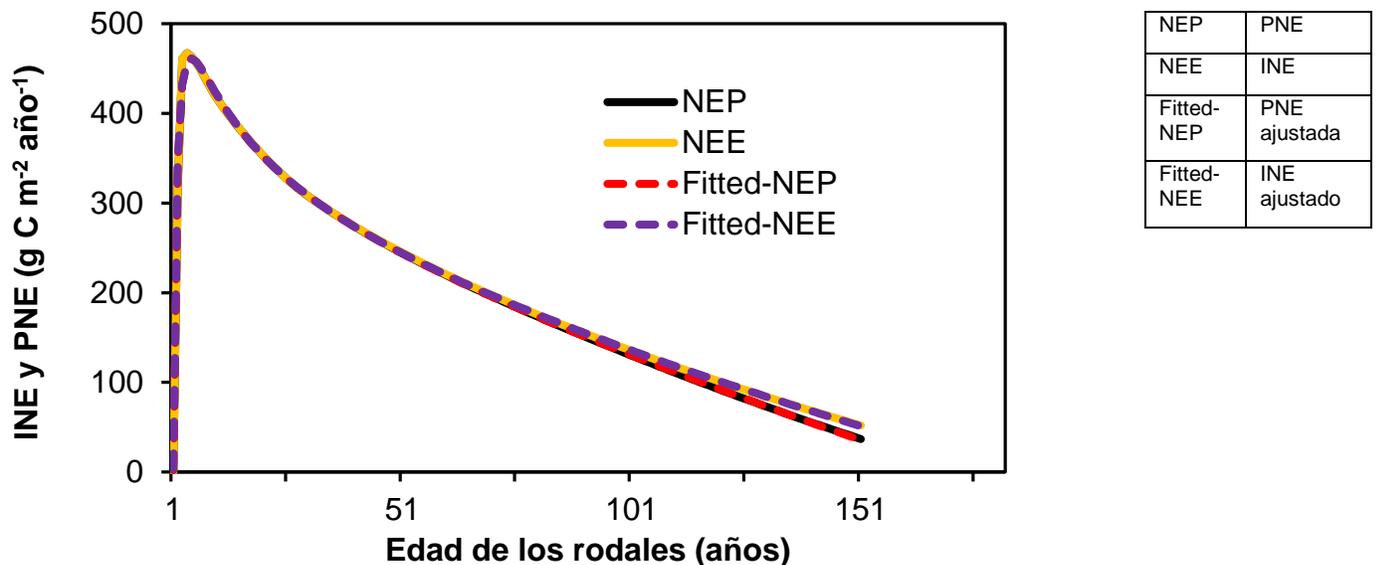
Nota: las áreas blancas corresponden a zonas agrícolas y urbanas previas a 1985.

4.2.3 Cambios temporales en el índice de captación de carbono

El modelo validado se utilizó para evaluar la dinámica del carbono a largo plazo en el bosque de Kaxil Kiuc para un periodo de 150 años, utilizando los datos sobre clima de 43 años (de 1970 a 2012) para el periodo de modelización completo. Se presupone que: 1) los tipos de suelo y vegetación eran los mismos que los actuales y 2) todas las plantas leñosas se regeneraron en el primer año de este periodo de 150 años. Con base en la simulación, se calcularon tres variables: la producción primaria neta, la producción neta del ecosistema y el intercambio neto del ecosistema.

El resultado de la simulación para el intercambio neto del ecosistema (INE) en el bosque de Kaxil Kiuc (véase la **gráfica 9a**) muestra que el INE alcanzó un valor pico varios años después de la regeneración de árboles y que luego vino una disminución. Esta tendencia en el INE es similar a la observada en la producción primaria neta (PPN) (véase el análisis planteado más adelante), aunque la disminución en el INE es más pronunciada. El factor responsable de esta abrupta disminución del INE podría estribar en un aumento en la respiración, incluida la respiración de las raíces y la descomposición de la materia orgánica del suelo, porque no se registra una reducción en la producción primaria bruta (PPB) en el periodo de simulación (véase la **gráfica 9b**).

Gráfica 9a. Cambios temporales en el intercambio neto del ecosistema (INE) anual y la producción neta del ecosistema (PNE) anual ($\text{g C m}^{-2} \text{año}^{-1}$) en el bosque de Kaxil Kiuc



Obviamente, el cambio temporal en el INE es no lineal. Con base en la relación entre el INE y la edad de la masa arbórea establecida en el presente estudio, la ecuación ajustada podría expresarse de la siguiente forma:

$$INE_{edad} = K_0 \times edad + \sum_{j=1}^m K_j \times [\ln(edad)]^j \quad (6)$$

donde K_0 y K_j son coeficientes; $edad$ se refiere a la edad de los rodales, y $m = 4$. El INE está estrechamente correlacionado con la edad de la masa arbórea ($F = 117523.0$, $P \ll 0.0001$, y el número de muestra $n = 150$).

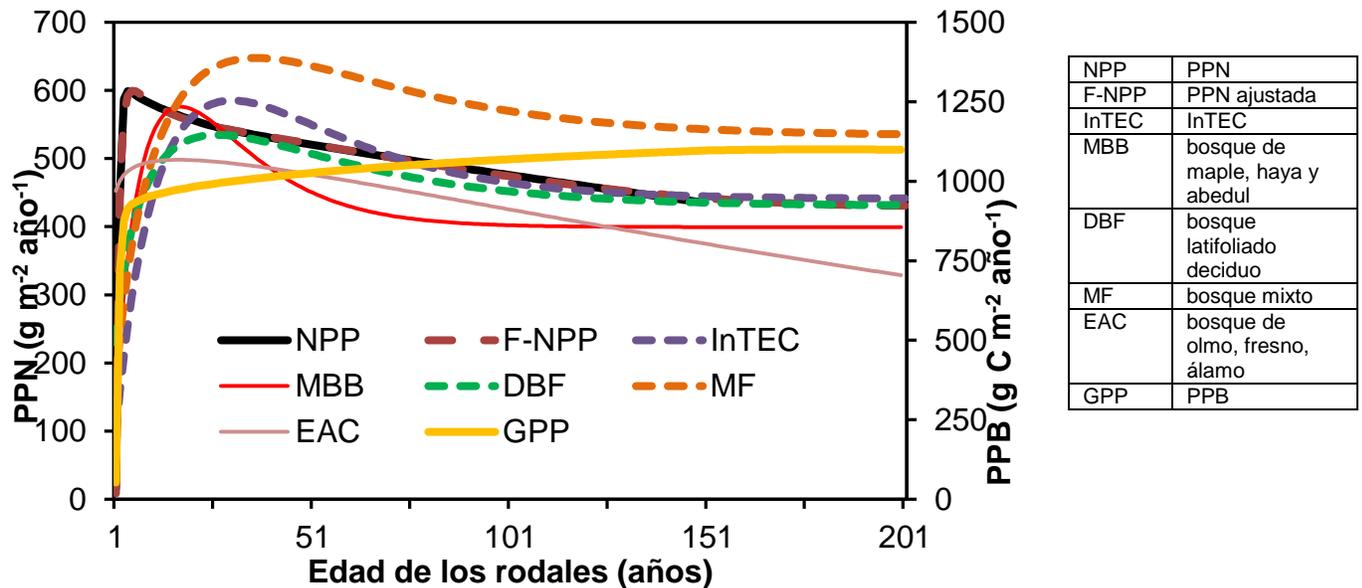
La correlación entre la producción neta del ecosistema (PNE) y la edad de los rodales forestales (véase la **gráfica 9a**) muestra con toda claridad que la tendencia de la PNE anual fue prácticamente la misma que la del INE a lo largo de un periodo largo. Sin embargo, la PNE anual es ligeramente menor que el INE anual al aumentar la edad de los rodales. La diferencia media en el periodo de 150 años fue de aproximadamente $4.22 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. La relación entre la edad de la masa forestal y la PNE es la misma que la correlación entre el INE y la edad de la agrupación arbórea (ecuación 6), sólo con coeficientes diferentes. Esta pequeña discrepancia entre la PNE y el INE obedece principalmente al escaso flujo superficial en esta área, el cual se requiere para eliminar el carbono del suelo forestal y el mantillo, a excepción del proceso de lixiviación, sin que se realice la simulación para otras fuerzas externas que actúan en la eliminación del carbono de los ecosistemas.

La relación que guardan la PPN y la edad de los rodales forestales se muestra en la **gráfica 9b**. Es evidente que la PPN no cambió considerablemente después de alcanzar la cima, pero sí disminuyó lentamente al aumentar la edad de la masa arbórea, lo que apunta a que la respiración de las plantas en el periodo de simulación se incrementó lentamente al aumentar la edad de los rodales después de alcanzar la PPN máxima. Para la relación entre la PPN y la edad de los rodales forestales, con base en los resultados de la simulación, se sugiere lo siguiente:

$$PPN_{edad} = K_0 \times edad + \sum_{j=1}^m K_j \times [\ln(edad)]^j \quad (7)$$

donde K_0 y K_j son coeficientes; la *edad* es aquella de los rodales, y $m = 5$. La PPN guarda una estrecha correlación con la edad de la masa forestal ($F = 734985.2$, $P \ll 0.0001$ y $n = 150$).

Gráfica 9b. Cambios temporales en la producción primaria neta (PPN) y la producción primaria bruta (PPB) por año ($\text{g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en el bosque de Kaxil Kiuic



Nota: La PPB y la PPN son resultado de la simulación; la PPN ajustada se calculó a partir de la PPN aplicando la ecuación 7 del presente estudio; InTEC equivale a la PPN calculada con base en la ecuación planteada por Chen *et al.* (2003) con coeficientes específicos para este bosque; el bosque de maple, haya y abedul, el latifoliado deciduo, el mixto y el de olmo, fresno y álamo corresponden al cálculo de la PPN con base en la ecuación propuesta por Chen *et al.* (2003) empleando los coeficientes de He *et al.* (2012) para los cuatro tipos de bosques, respectivamente.

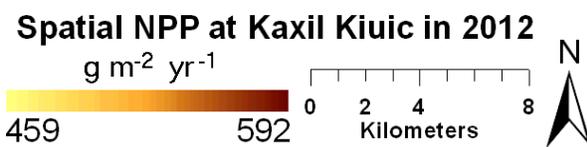
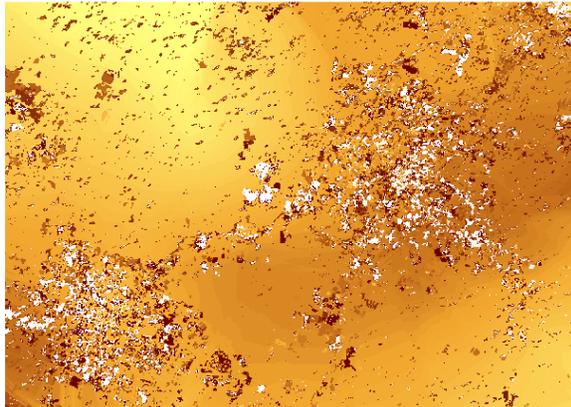
La ecuación aplicada en la presente investigación para expresar la relación entre la PPN y la edad de los rodales es similar a aquellas registradas para determinar la comunidad latifoliada decidua y el bosque mixto en Estados Unidos por He *et al.* (2012) (véase la **gráfica 9b**). La PPN resultado de la simulación para el bosque de Kaxil Kiuiic durante un breve periodo antes de la maduración del bosque es mayor que el resultado calculado empleando la ecuación propuesta por Chen *et al.* (2003) con coeficientes específicos para este bosque (véase la **gráfica 9b**). Una razón que podría explicar el hecho de que el resultado de la simulación de la PPN fuera más alto con el modelo Forest-DNDC en comparación con la PPN calculada con base en la ecuación sugerida por Chen *et al.* (2003) para el modelo InTEC podría estribar en que para la modelización de la PPN se incluyeron las contribuciones de todas las plantas, juncias y especies del dosel forestal y el sotobosque. Estas contribuciones se tomaron en cuenta para el presente estudio porque la planta no dominante forma parte de todo el ecosistema. Además, este error se vuelve menor después de que los bosques maduran porque las juncias son pequeñas o casi nulas y las especies del sotobosque pueden reducirse considerablemente por el cierre del dosel.

4.2.4 Diferencias espaciales en la producción primaria neta y la producción neta del ecosistema

La producción primaria neta o PPN, *que comprende todos los estratos forestales, a saber: arbóreo, arbustivo y herbáceo*, resultado de la simulación realizada para el bosque de Kaxil Kiuiic mediante el empleo de polígonos (véase la **gráfica 10a**) arrojó una variabilidad espacial baja (130 g m^{-2}), de entre 460 y 590 g m^{-2} en 2012. Los polígonos utilizados variaron en tamaño, de 0.0576 a 746.7 ha, con un promedio de 1.17 ha. La PPN de las 276 parcelas sometidas a simulación para el mismo año difiere entre los 250 y los 800 g m^{-2} , aunque las medias espaciales obtenidas de las dos simulaciones en las que se emplearon unidades de simulación de diferentes tamaños son aproximadas, de alrededor de $510 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. La diferencia espacial en la PPN entre los dos tamaños de celdas de simulación distintos se deriva principalmente de la variación en las características de la vegetación, entre las que se incluyen el tipo de cobertura y especies, así como la edad de los rodales forestales.

La producción neta del ecosistema (PNE) representa un parámetro importante para evaluar la captación de carbono en ecosistemas forestales. La PNE equivale, en este caso, a la diferencia entre el intercambio neto del ecosistema (INE) y la pérdida de carbono orgánico disuelto (COD) a causa de la lixiviación, sin tomar en cuenta otros factores en la simulación de la eliminación de biomasa. La PNE estimada de la simulación con base en polígonos se muestra en la **gráfica 10b**. El resultado muestra que la variación espacial en la PNE fue considerable (se registró una diferencia de 219 g m^{-2}). Esta diferenciación espacial se atribuye principalmente a las divergencias en el suelo y la vegetación entre las distintas celdas de simulación, lo que genera diferencias en la respiración autotrófica y heterotrófica, al igual que en la pérdida de COD por lixiviación ($<3.1 \text{ g C m}^{-2}$, en promedio), entre las unidades de simulación.

Gráfica 10a. Producción primaria neta en 2012 a escala espacial

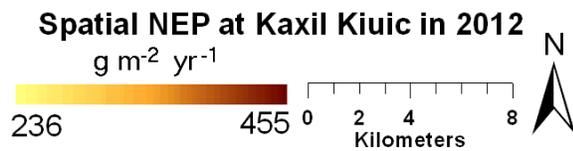


**[PPN a escala espacial en
Kaxil Kiuic en 2012**

g m⁻² año⁻¹

kilómetros

Gráfica 10b. Producción neta del ecosistema en 2012 a escala espacial en el bosque de Kaxil Kiuic



**[PNE a escala espacial en
Kaxil Kiuic en 2012**

g m⁻² año⁻¹

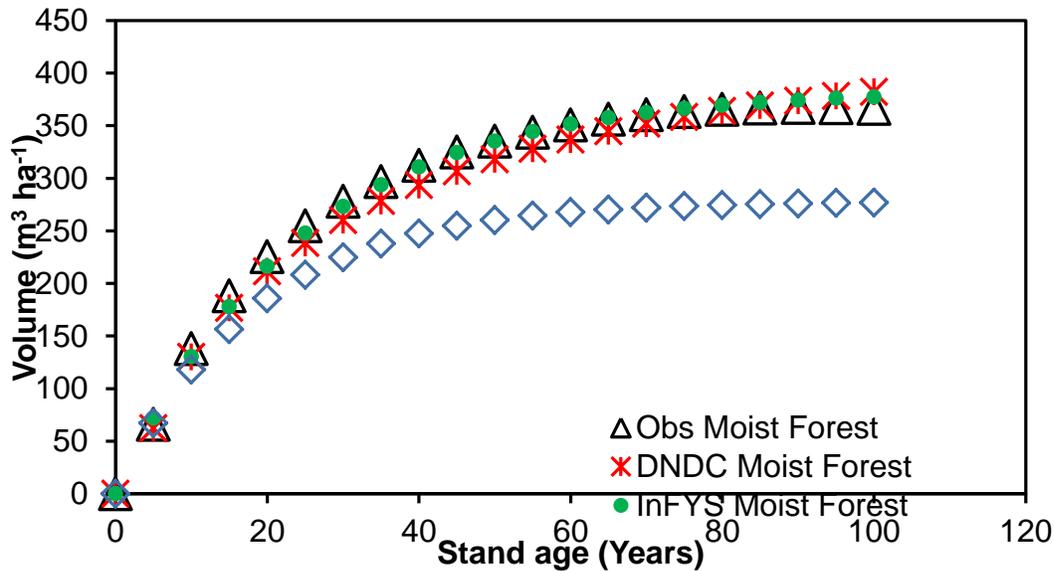
kilómetros

Nota: en cada caso, las áreas blancas corresponden a zonas agrícolas y urbanas.

4.2.5 Comparación de las curvas de crecimiento derivadas de métodos distintos

En la siguiente gráfica se muestra una comparación preliminar entre las curvas de crecimiento estimadas con base en el Inventario Nacional Forestal y de Suelos (InFyS), los sitios intensivos y el modelo Forest-DNDC aplicado al tipo de bosque tropical húmedo o mojado en la zona de Kaxil Kiuic, en la península de Yucatán (véase la **gráfica 11**). Los volúmenes estimados para cada clase de agrupación arbórea por edad muestran una uniformidad extraordinaria entre los distintos métodos empleados en este tipo de bosque, indicio de que el modelo podría aplicarse en el futuro con cierta confianza para realizar ejercicios de simulación en otros tipos de bosques y perturbaciones en la región. Con fines comparativos, se muestran los resultados obtenidos del InFyS para bosques tropicales secos; no se cuenta con datos sobre observaciones de campo para este tipo de bosques ni se corrió el modelo Forest-DNDC para éstos. Esta comparación preliminar ilustra el trabajo a efectuar sobre una base considerablemente más amplia para la fase 2 del presente proyecto.

Gráfica 11. Comparación del volumen observado con las curvas de crecimiento estimadas derivadas de métodos distintos



Volume	Volumen
Obs Moist Forest	Observaciones del bosque húmedo
DNDC Moist Forest	Bosque húmedo, modelo DNDC
InFyS Moist Forest	Bosque húmedo, según el InFyS
InFyS Dry Forest	Bosque seco, según el InFyS
Stand age (Years)	Edad de los rodales (años)

Nota: El volumen observado corresponde a las mediciones de campo realizadas en las parcelas de muestreo intensivas en sitios dentro de la zona de Kaxil Kiuic; los cálculos para DNDC se derivaron de los resultados obtenidos con el modelo Forest-DNDC para las mismas parcelas de muestreo, y los cálculos del InFyS se basan en información del Inventario Nacional Forestal y de Suelos para los tipos de bosques húmedo y seco (con fines comparativos).

5 Análisis

5.1 Validación de los modelos

Los resultados obtenidos de la validación de los modelos Biome-BGC y Forest-DNDC con base en las mediciones de biomasa de las 276 parcelas del bosque de Kaxil Kiuc indican que, en función de su desempeño, ambos modelos pueden aplicarse en la evaluación de las reservas de carbono en los rodales de este bosque. Forest-DNDC, sin embargo, parece funcionar mejor que Biome-BGC porque la eficiencia en el desempeño del primero ($E \geq 0.79$) es mayor que la del segundo ($E \geq 0.40$) y el error entre la medición y la simulación con Biome-BGC es mayor que el registrado por Forest-DNDC. Además, todas las variables para evaluar el desempeño de los modelos —entre las que se incluyen el cociente RSR (por sus siglas en inglés) entre la raíz del error cuadrático medio y la desviación estándar, el error porcentual (PBIAS) y el coeficiente de correlación al cuadrado (R^2)— indican que Forest-DNDC podría ser el más indicado para calcular las reservas de carbono y su dinámica a largo plazo en el bosque de Kaxil Kiuc y otros similares en el área en cuestión.

Las diferencias en términos de desempeño entre ambos modelos podrían estar asociadas con los distintos métodos empleados en la modelización de los procesos de la vegetación y el suelo. Biome-BGC utiliza un modelo de plantas de hoja ancha para simular la fotosíntesis, mientras que Forest-DNDC aplica un modelo de múltiples capas, de forma que puede lograr una simulación más precisa del proceso fotosintético y la evapotranspiración del dosel arbóreo. De igual forma, Forest-DNDC divide el suelo en varios estratos, cada uno con un grosor de entre uno y tres centímetros. La simulación del movimiento del agua en el suelo y la dinámica del carbono y el nitrógeno en este modelo se lleva a cabo cada hora. Es por ello por lo que Forest-DNDC permite abordar mejor la descomposición de la materia orgánica y el movimiento del agua en los suelos. Son estas diferencias en los procesos de modelización de la vegetación y los suelos que aplica cada uno de los modelos las que generan distintas eficiencias en el desempeño.

5.2 Repercusiones de las resoluciones espaciales

Existen diferencias sustanciales en la biomasa resultante de la simulación cuando se utilizan unidades de simulación de distintos tamaños, polígonos y parcelas de 200 m². Esto se debe básicamente a que prevalecen algunas discrepancias entre la edad de los rodales estimada a partir de entrevistas a habitantes de la localidad y la edad interpolada aplicando el método Kriging de interpolación con base en datos sobre la edad de la masa forestal de las 276 parcelas. Por ejemplo, con base en el cálculo para la parcela de 200 m², la edad de la agrupación arbórea para la parcela 106 fue de 40 años, aunque la correspondiente al polígono (de aproximadamente 1,800 m²), en el que se ubica la parcela 106, fue de apenas 30 años, resultado de la interpolación utilizando un mapa con una resolución de 30 m en función de los datos de campo. Esto se debe a que uno de los vecinos de esta parcela contaba con apenas siete años de edad. El error sustancial en la edad de los rodales forestales puede generar una enorme diferencia en el cálculo de las reservas de carbono al utilizar un método de modelización. Es por ello que la biomasa simulada para el polígono en el que se encontraba la parcela 106 fue menor que la simulada para esa parcela debido a una diferencia de diez años en la edad de los rodales entre ambas simulaciones.

A excepción de la diferencia en cuanto a la edad de los rodales producida al utilizar celdas de simulación de distintos tamaños, la divergencia en las condiciones del suelo y la vegetación causada al usar celdas de distintos tamaños no debe ignorarse porque el tamaño del polígono (que osciló entre 0.0576 y 746.7 ha, con una media de 1.17 ha) fue considerablemente mayor que el tamaño de la parcela (0.02 ha). La nueva combinación de condiciones de la vegetación y el suelo para la simulación del polígono puede producir condiciones de simulación considerablemente distintas, lo que genera que el cálculo de la biomasa para algunos puntos sea inferior.

El carbono presente en la biomasa de algunos lugares también se sobreestimó con el uso de polígonos. La sobreestimación de la biomasa es el resultado de una sobreestimación en la edad de los rodales y los distintos tamaños de celdas utilizadas para las diferentes simulaciones. Estas consecuencias indican que la modelización del carbono utilizando una menor resolución podría producir una estimación deficiente o excesiva de las reservas de carbono en algunos lugares si los parámetros del bosque obtenidos de distintos puntos se extrapolan a todo el sitio mediante un método de interpolación basado en los datos integrados en un inventario, aunque esta diferencia podría ejercer una influencia poco sustancial en el cálculo de las reservas de carbono para el promedio local. Con todo, los errores asociados a aspectos de resolución que generaron una estimación superior o inferior de las reservas de carbono en algunos lugares han de tomarse en cuenta si estos cálculos se emplearán para documentar planes de manejo a escala de paisaje.

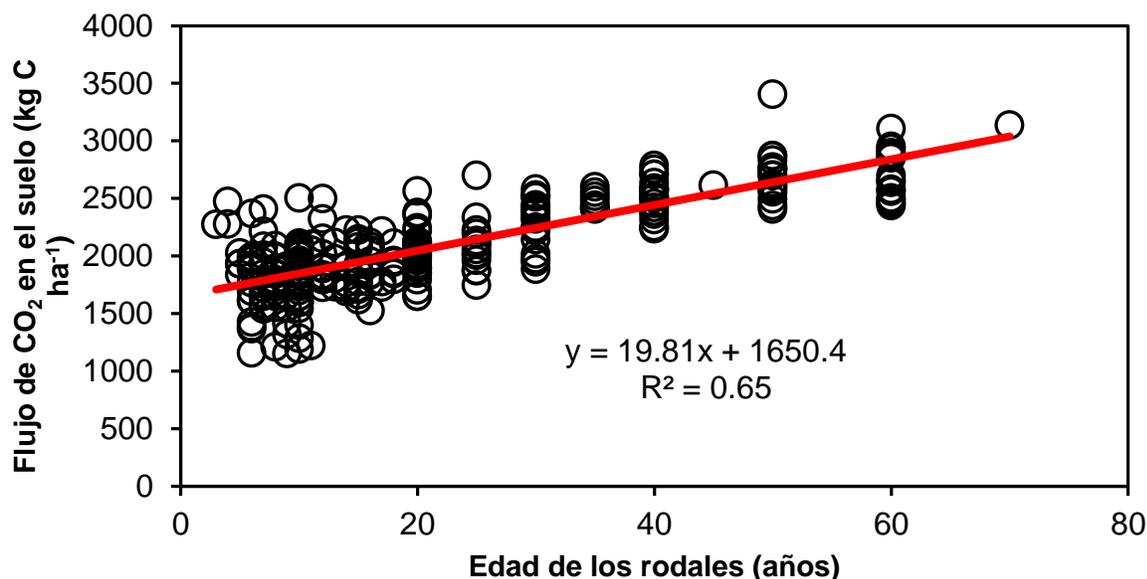
5.3 Variación y distribución del carbono a escalas espacial y temporal

En general, el almacenamiento de carbono registra una alta variación espacial, que va de 5.0 a 115.0 Mg C ha⁻¹, con una media de 56.6 Mg C ha⁻¹, además de estar asociado básicamente a la edad de la masa forestal que, con base en los datos de campo, osciló en 2012 entre los siete y 74 años. La diferencia espacial en las reservas de carbono en este bosque se relaciona, en primer lugar, con la edad de los rodales, en segundo lugar con las especies de plantas y, por último, con las condiciones del suelo. La diferencia a escala espacial en la edad de la agrupación arbórea responde a perturbaciones, entre las que se incluye la tala para la obtención de productos de madera y el abandono de las tierras de cultivo.

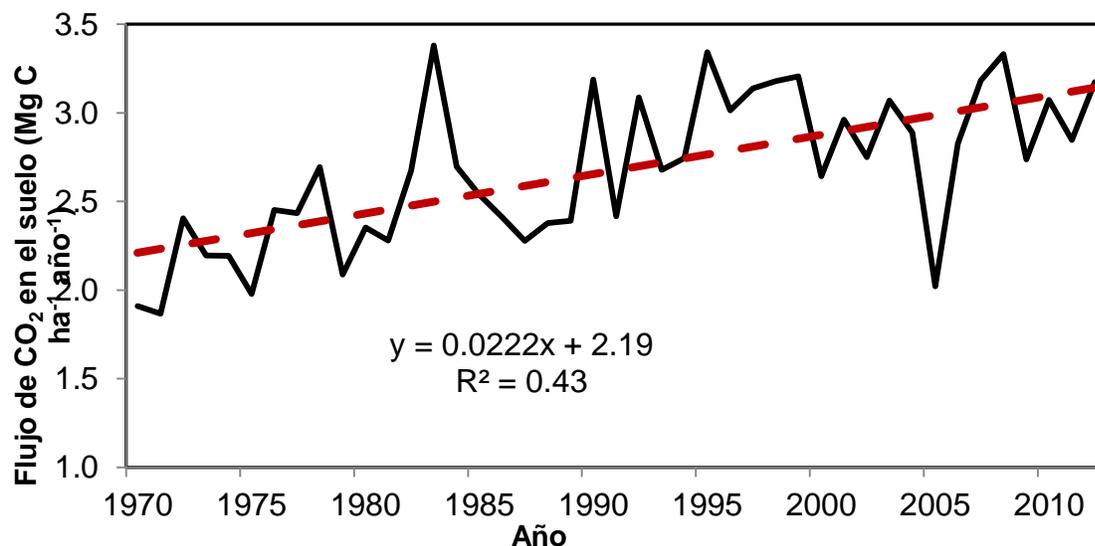
De acuerdo con los resultados derivados tanto de la observación como de la simulación, el almacenamiento de carbono en los rodales aumenta en forma no lineal en función primordialmente de la edad de la masa forestal. La tasa de incremento anual, sin embargo, disminuye a medida que maduran los rodales. La PPN y la PNE resultado de la simulación (consúltense las **gráficas 9a y 9b**) muestran un decremento significativo en el índice de captación anual de carbono al aumentar la edad de los rodales en este ecosistema forestal, aunque no se registra una disminución en la PPB una vez que el bosque madura (véase la **gráfica 9b**), debido a un aumento en la respiración.

El flujo de CO₂ en el suelo es sumamente variable (véase la **gráfica 5**). La variación espacial en este bosque se relaciona lo mismo con el suelo que con la vegetación. En la **gráfica 12a** puede apreciarse la relación que guarda el flujo de CO₂ en el suelo con la edad de la masa forestal, lo que apunta a que la respiración de las raíces llega a influir sustancialmente en el flujo de CO₂ en el suelo debido a un aumento en la masa de las raíces en función de la edad de la agrupación arbórea. El flujo anual de CO₂ en el suelo varía considerablemente de un año a otro (véase la **gráfica 12b**), principalmente en función de la precipitación registrada. El flujo anual de CO₂ en el suelo entre 1970 y 2012 aumentó cuando se registró una mayor precipitación anual ($R^2=0.43$, $n=43$, $P<0.01$), lo cual indica que el flujo de CO₂ en el suelo se ve significativamente afectado por el nivel de precipitación. Esto se debe a que la precipitación en este bosque es considerablemente menor que la evapotranspiración potencial (PET, por sus siglas en inglés) —alrededor de 60 por ciento de la PET— lo que conlleva a que la descomposición de la materia orgánica del suelo se vea afectada de forma importante por la humedad del suelo, al estar ésta regulada por la precipitación, indicio de que el régimen de humedad en el suelo es uno de los factores más importantes que inciden en el flujo de CO₂ en el suelo de este bosque. Por consiguiente, una simulación precisa de la humedad del suelo en bosques tropicales semidecíduos reviste una enorme importancia en la correcta evaluación de la dinámica del carbono y el nitrógeno en los suelos. La relación entre la precipitación anual y la humedad del suelo coincide con otros hallazgos (Raich y Schlesinger [1992], y Amacher y Mackowiak [2011]). La relación en este bosque semidecíduo, no obstante, es inversa a la que se observa en áreas mojadas, sobre todo en los lugares cerca de zonas riparias, donde el flujo anual de CO₂ en el suelo podría disminuir en función de un aumento en la precipitación anual debido al prolongado periodo de saturación del suelo y el bajo índice de descomposición microbiana (Dai *et al.*, 2013).

Gráfica 12a. Edad de los rodales forestales en comparación con el flujo de CO₂ en el suelo en 2008



Gráfica 12b. Flujo anual de CO₂ en el suelo de 1970 a 2012 derivado de la simulación para la parcela 407



5.4 Repercusiones de las perturbaciones en las reservas de carbono

Es obvio el efecto que las perturbaciones ejercen en las reservas de carbono de este bosque. El carbono en la biomasa aérea disminuyó cerca de 155 Gg debido a la perturbación ocurrida entre 1985 y 2000, en la que cerca de la mitad de esta baja (73 Gg) obedece a la pérdida de aproximadamente 12 km² de terrenos forestales ocasionada por la explotación agrícola y el proceso de urbanización que experimentó este bosque, aunque la pérdida de los terrenos forestales fue de únicamente 21.2 por ciento de la superficie total afectada por perturbaciones, sin incluir la pérdida de raíces. Es por eso que la pérdida total de carbono a causa de la agricultura y la urbanización se acerca a 100 Gg, lo que apunta a que modificar el uso del suelo de forestal a no forestal puede repercutir significativamente en las reservas de carbono.

6 Conclusiones y perspectiva

Los resultados de la evaluación de los modelos, para la que se utilizaron cuatro variables, indican que los dos modelos seleccionados —Biome-BGC y Forest-DNDC— pueden aplicarse para evaluar el almacenamiento de carbono en rodales del bosque tropical semideciduo de Kaxil Kiuic, en la península de Yucatán, México. Sin embargo, se observan diferencias en la eficiencia en el desempeño de los modelos: $0.40 \leq E \leq 0.54$ con Biome-BGC y $0.79 \leq E \leq 0.88$ con Forest-DNDC, lo que nos lleva a concluir que el primero podría no resultar tan eficaz para calcular la dinámica del carbono en este bosque.

En términos de biomasa, prevalece una enorme variabilidad espacial: en superficie, la biomasa osciló entre cerca de 5 y 115 Mg C ha⁻¹ en 2012. La diferencia se atribuye principalmente a la edad de los rodales forestales, al igual que al tipo de especies y cobertura. En este bosque tropical, la biomasa aumenta en forma no lineal en función del incremento en la edad de la agrupación arbórea. De la misma forma en que la biomasa guarda una relación con la edad de los rodales, el intercambio neto del ecosistema, la producción neta del ecosistema y la producción neta del bioma también muestran una correlación no lineal significativa con la edad de la masa forestal.

En cuanto al flujo de CO₂ en el suelo, existe una enorme variación espacial: una diferencia de más del triple entre el flujo mínimo y el máximo. La diferencia en los niveles tiene que ver principalmente con las diferencias en las propiedades del suelo y las características de la vegetación. El flujo de CO₂ en el suelo puede verse afectado por la humedad del suelo, que se regula por la precipitación. Igualmente, se observa una diferenciación espacial sustancial en el flujo de N₂O, que varía en más de siete veces, aunque la pérdida total de N registrada por este ecosistema muestra una baja variabilidad a escala espacial. La pérdida de carbono ocasionada por la lixiviación varía principalmente en función de la precipitación, lo que produce el flujo subsuperficial en el bosque.

El estudio mostró que, al evaluar la dinámica del carbono en el bosque tropical semideciduo de Kaxil Kiuic, en la península de Yucatán, México, los modelos basados en procesos registraron un mejor desempeño y, por tanto, mayor eficacia, en comparación con los modelos que no se basan en procesos. Sin embargo, la configuración y parametrización de tales modelos (basados en procesos) requieren bases de datos más exhaustivas (de mayor tamaño) y confiables, que incluyan datos sobre clima, suelo y vegetación (especies [tipo de cobertura] y edad de los rodales). En el caso de la mayor parte de los modelos no basados en procesos es preciso realizar gran cantidad de observaciones en sitio, de manera que se establezcan relaciones empíricas que permitan definir la función predictiva. En general, las mediciones espaciales de regiones muy extensas —por ejemplo, toda una nación o un continente entero— requieren cuantiosas inversiones de tiempo y financieras, o su realización deviene simplemente imposible. Los modelos basados en procesos, por consiguiente, resultan herramientas más eficaces para calcular las reservas espaciales de carbono, salvo que los datos necesarios de los que se parte para calcular el contenido de carbono en otros puntos son sumamente insatisfactorios en este momento. De estos datos, la edad de los rodales a escala espacial es el más importante por tratarse de un parámetro que todas las categorías de modelos requieren como parte de sus datos de entrada. De ahí la necesidad de adoptar un método eficaz que permita obtener la edad de la masa forestal a escala espacial a partir de distintos datos espaciales en uso.

Referencias

- Aber, J. D. y C. A. Federer (1992), "A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration, and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems", *Oecologia*, núm. 92, pp. 463-474.
- Amacher, M. C. y C. L. Mackowiak (2011), "Seasonal soil CO₂ flux under Big Sagebrush (*Artemisia tridentata* Nutt.)", *Natural Resources and Environmental Issues*, núm. 17, pp. 1-13.
- Amthor, J. S., M. L. Goulden, J. W. Munger y S. C. Wofsy (1994), "Testing a mechanistic model of forest-canopy mass and energy exchange using eddy correlation: carbon dioxide and ozone uptake by a mixed oak-maple stand", *Australian J. of Plant Physiology*, núm. 21, pp. 623-651.
- Baldocchi, D. D., K. B. Wilson y L. Gu (2002), "How the environment, canopy structure and canopy physiological functioning influence carbon, water, and energy fluxes of a temperate broad-leaved deciduous forest—an assessment with the biophysical model CANOAK", *Tree Physiology*, núm. 22, pp. 1065-1077.
- Baldocchi, D. D. (2003), "Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future", *Global Change Biology*, núm. 9, pp. 479-492.
- Barr, A. G., K. Morgenstern, T. A. Black, J. H. McCaughey y Z. Nesic (2006), "Surface energy balance closure by the eddy-covariance method above three boreal forest stands and implications for the measurement of the CO₂ flux", *Agricultural and Forest Meteorology*, núm. 140, pp. 322-337.
- Battaglia, M. y P. Sands (1997), "Modeling site productivity of *Eucalyptus globulus* in response to climatic and site factors", *Australian J. Plant Physiol.*, núm. 24, pp. 831-850.
- Battaglia, M., P. Sands, D. White y D. Mummery (2004), "CABALA: a linked carbon, water and nitrogen model of forest growth for silvicultural decision support", *Forest Ecology Management*, núm. 193, pp. 251-282.
- Bosatta, E. y G. I. Agren (1985), "Theoretical analysis of decomposition of heterogeneous substrates", *Soil Biol. Biochem.*, núm. 17, pp. 601-610.
- Cairns, M. A., I. Olmsted, J. Granados y J. Argaez (2003), "Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on Mexico's Yucatan Peninsula", *Forest Ecology and Management*, núm. 186, pp. 125-132.
- Cao, M. K., S. Marshall y K. Gregson (1996), "Global carbon exchange and methane emissions from natural wetlands: application of a process-based model. J.", *Geophys. Res. Atm.*, núm. 101, pp. 4399-4414.
- Chen, J. M., W. Ju, J. Cihlar, D. Price, J. Liu, W. Chen, J. Pan, A. Balck y A. Barr (2003), "Spatial distribution of carbon sources and sinks in Canada's forests", *Tellus*, núm. 55B, pp. 622-641.
- Chertov, O. G., A. S. Komarov, G. Crocker, P. Grace, J. Klir, M. Korschens, P. R. Poulton y D. Richter (1997), "Simulating trends of soil organic carbon in seven long-term experiments using the SOMM model of the humus types", *Geoderma*, núm. 81, pp. 121-135.
- Chiesi, M., F. Maselli, M. Moriondo, L. Fibbi, M. Bindi y S. W. Running (2007), "Application of Biome-BGC to simulate Mediterranean forest processes", *Ecological Modeling*, núm. 206, pp. 179-190.
- Crill, P. M. (1991), "Seasonal patterns of methane uptake and carbon dioxide release by a temperate woodland soil", *Global Biogeochemical Cycles*, núm. 5, pp. 319-334.

- Dai, Z., C. Li, C. Trettin, G. Sun, D. Amatya y H. Li (2010), “Bi-criteria evaluation of the MIKE SHE model for a forested watershed on the South Carolina coastal plain”, *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, núm. 14, pp. 1033-1046, DOI 10.5194/hess-14-1033-2010.
- Dai, Z., D. M. Amatya, G. Sun, C. C. Trettin, C. Li y H. Li (2011), “Climate variability and its impact on forest hydrology on South Carolina coastal plain, USA”, *Atmosphere*, núm. 2, pp. 330-357, DOI 10.3390/atmos2030330.
- Dai, Z., C. C. Trettin, C. Li, H. Li, G. Sun y D. M. Amatya (2012), “Effect of assessment scale on spatial and temporal variations in CH₄, CO₂ and N₂O fluxes in a forested watershed”, *Water, Air, and Soil Pollution*, núm. 223, pp. 253-265, DOI 10.1007/s11270-011-0855-0.
- Dai, Z., C. C. Trettin, C. Li, G. Sun, D. M. Amatya y H. Li (2013), “Modeling the impacts of climate variability and hurricane on carbon sequestration in a coastal forested wetland in South Carolina”, *Natural Science*, núm. 5, pp. 375-388, DOI:10.4236/ns.2013.53051.
- Daubenmire, R. (1972), “Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica”, *J. Ecology*, núm. 60, pp. 147-170.
- Dupuy, J. M., J. L. Hernández Stefanoni, R. A. Hernández Juárez, E. Tetetia Rangel, J. O. López Martínez, E. Leyequien Abaca, F. J. Tun Dzul y F. May Pat (2012), “Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico”, *Biotropica*, núm. 44, pp. 151-162.
- Franko, U., B. Oelschlagel y S. Schenk (1995), “Simulation of temperature-, water- and nitrogen dynamics using the model CANDY”, *Ecological Modeling*, núm. 81, pp. 213-222.
- Grant, R. F. e I. A. Nalder (2000), “Climate change effects on net carbon exchange of a boreal aspen-hazelnut forest: estimates from the ecosystem model ecosys.”, *Global Change Biology*, núm. 6, pp. 183-200.
- Guckland, A., H. Flessa y J. Prenzel (2009), “Controls of temporal and spatial variability of methane uptake in soils of a temperate forest with different abundance of European beech (*Fagus sylvatica* L.)”, *Soil Biology & Biochemistry*, núm. 41, pp. 1659-1667, DOI:10.1016/j.soilbio.2009.05.006.
- Hanson, P. J., J. S. Amthor, S. D. Wullschleger, K. B. Wilson, R. F. Grant, A. Hartley, D. Hui, E. R. Hunt, Jr., D. W. Johnson, J. S. Kimball, A. W. King, Y. Lou, S. G. McNulty, G. Sun, P. E. Thornton, S. Wang, M. Williams, D. D. Baldocchi y R. M. Cushman (2004), “Oak forest carbon and water simulations: Model intercomparisons and evaluations against independent data”, *Ecol. Monogr.*, núm. 74, pp. 443-489.
- Hansen, S., H. E. Jensen, N. E. Nielsen y H. Svendsen (1991), “Simulation of nitrogen dynamics and biomass production in winter wheat using the Danish simulation model DAISY”, *Fertilizer Research*, núm. 27, pp. 245-259.
- Harley, P. C. y D. D. Baldocchi (1995), “Scaling carbon dioxide and water vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forest: I. leaf model parameterization”, *Plant Cell and Environment*, núm. 18, pp. 1146-1156.
- Harmon, M. E. y B. Marks (2002), “Effects of silvicultural practices on carbon stores in Douglas fir – western hemlock forests in the Pacific Northwest, U.S.A.: Results from a simulation model”, *Can. J. For. Res.*, núm. 32, pp. 863–877.
- He, H. S., Z. Hao, D. J. Mladenoff, G. Shao, Y. Hu y Y. Chang (2005), “Simulating forest ecosystem response to climate warming incorporating spatial effects in north-eastern China”, *J. Biogeogr.*, núm. 32, pp. 2043-2056.

- He, L., J. M. Chen, Y. Pan, R. Birdsey y J. Kattge (2012), "Relationship between net primary productivity and forest stand age in U.S. forests", *Glob. Biogeochem. Cycles*, núm. 26, GB3009, DOI 10.1029/2010GB003942.
- Hernández Stefanoni, J. L., J. M. Dupuy, F. Tun Dzul y F. May Pat (2011), "Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales", *Landscape Ecology*, núm. 26, pp. 355-370, DOI 10.1007/s10980-010-9561-3.
- Hingston, F. J., J. H. Galbraith y G. M. Dimmock (1998), "Application of the process-based model BIOMASS to *Eucalyptus globulus* in *Globulus* plantations on ex-farmland in southwestern Australia. I. Water use by trees and assessing risk of losses due to draught", *Forest Ecology Management*, núm. 106, pp. 141-156.
- Hlasny, T., Z. Barcza, M. Fabrika, B. Balazs, G. Churkina, J. Pajtik, R. Sedmak y M. Turcani (2011), "Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe", *Climate Research*, núm. 47, pp. 219-236.
- Hughes, R. F., J. B. Kauffman y V. J. Jaramillo (1999), "Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico", *Ecology*, núm. 80, pp. 1892-1907.
- Hutley, L. B., R. Leuning, J. Beringer y H. A. Cleugh (2005), "The utility of the eddy covariance techniques as a tool in carbon accounting: tropical savanna as a case study", *Australian Journal of Botany*, núm. 53, pp. 663-675.
- Ishizuka, S., T. Sakata, S. Sawata, S. Ikeda, H. Sakai, C. Takenaka, N. Tamai, S. Onodera, T. Shimizu, K. Kan-na, N. Tanaka y M. Takahashi (2009), "Methane uptake rates in Japanese forest soils depend on the oxidation ability of topsoil, with a new estimate for global methane uptake in temperate forest", *Biogeochemistry*, núm. 92, pp. 281-295, DOI 10.1007/s10533-009-9293.
- Jassim, F. A. y F. H. Altaany (2013), "Image interpolation using Kriging technique for spatial data", *Canadian Journal on Image Processing and Computer Vision*, núm. 4, pp. 16-21.
- Jenkinson, D. S., D. E. Adams y A. Wild (1991), "Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming", *Nature*, núm. 351, pp. 304-306.
- Johnson, D. W. y S. E. Lindberg (1992), *Atmospheric deposition and forest nutrient cycling*, Springer-Verlag, Nueva York, Nueva York, Estados Unidos.
- Kesik, M., N. Bruggemann, R. Forkel, R. Kiese, R. Knoche, C. Li, G. Seufert, D. Simpson y K. Butterbach Bahl (2006) "Future scenarios of N₂O and NO emissions from European forest soils", *Journal of Geophysical Research*, núm. 111, G02018, DOI 10.1029/2005JG000115.
- Kiese, R. C. Li, D. W. Hilbert, H. Papen y K. Butterbach Bahl (2005), "Regional application of PnET-DNDC for estimating the N₂O source strength of tropic rainforests in the Wet Tropics of Australia", *Global Change Biology*, núm. 11, pp. 128-144.
- King, A. W., W. M. Post y S. D. Wullschleger (1997), "The potential response of terrestrial carbon storage to changes in climate and atmospheric CO₂", *Climate Change*, núm. 35, pp. 199-227.
- Klemedtsson, A. K. y L. Klemedtsson (1997), "Methane uptake in Swedish forest soil in relation to liming and extra N-deposition", *Biol Fertil Soils*, núm. 25, pp. 296-301.
- Kurbatova, J., C. Li, A. Varlagin, X. Xiao y N. Vygodskaya (2008), "Modeling carbon dynamics in two adjacent spruce forests with different soil conditions in Russia", *Biogeosciences*, núm. 5, pp. 969-980.
- Landsberg, J. J. y R. H. Waring (1997), "A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning", *Forest Ecology Management*, núm. 95, pp. 209-228.

- Landsberg, J. (2003), "Physiology in forest models: History and the future", *FBMIS*, núm. 1, pp. 49-63, disponible en: www.fbmis.info/A/3_1_LandsbergJ_1.
- Li, C., S. Frohling y T. A. Frohling (1992), "A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events: 2. Model applications", *Journal Geophysical Research*, núm. 97, pp. 9777-9783.
- Li, C., J. Aber, F. Stange, K. Butter Bahl y H. Papen (2000), "A process-oriented model of N₂O and NO emissions from forest soils. 1. Model development", *JGR Atmos.*, núm. 105, pp. 4369-4384.
- Li, C., J. Cui, G. Sun y C. C. Trettin (2004), "Modeling impacts of Management on Carbon Sequestration and Trace Gas Emissions in Forested Wetland Ecosystems", *Environmental Management*, suplemento, núm. 33, pp. S176-186.
- Li, J. y A. D. Heap (2008), *A review of spatial interpolation methods for environmental scientists*, *Geoscience Australia*, Canberra, Australia, registro núm. 2008/23, 137 pp., ISSN 1448-2177.
- Miao, Z., R. G. Lathrop Jr., M. Xu, I. P. La Puma, K. L. Clark, J. Hom, N. Skowtonski y S. V. Tuyl (2011), "Simulation and sensitivity analysis of carbon storage and fluxes in the New Jersey pinelands", *Environmental Modeling and Software*, núm. 26, pp. 1112-1122.
- Miehle, P., S. J. Livesley, P. M. Feikema, C. Li y S. K. Arndt (2006), "Assessing productivity and carbon sequestration capacity of *Eucalyptus globulus* plantations using the process model, Forest-DNDC: Calibration and validation", *Ecological Modeling*, núm. 192, pp. 83-94.
- Mo, X., J. M. Chen, W. Ju y T. A. Black (2008), "Optimization of ecosystem model parameters through assimilating eddy covariance flux data with an ensemble Kalman filter", *Ecological Modeling*, núm. 217, pp. 157-173.
- Mohren, G. M. J., J. F. Garza Caligaris, O. Masera, M. Kanninen, T. Karjalainen, A. Pussinen y G. J. Nabuurs (1999), "CO₂FIX for Windows: a dynamic model of the CO₂-fixation in forests", versión 1.2, informe de IBN Research 99/3, 33 pp.
- Molina, J. A. E., C. E. Clapp, M. J. Shaffer, F. W. Chichester y W. E. Larson (1983), "NCSOIL, a model of nitrogen and carbon transformations in soil: Description, calibration, and behavior", *Soil Sci. Soc. Am. J.*, núm. 47, pp. 85-91.
- Moriasi, D., J. Arnold, M. W. V. Liew, R. Bingner, R. Harmel y T. Veith (2007), "Model evaluation guidelines for systematic quantification of accuracy in watershed simulations", *Agricultural Science and Biology Engineering*, núm. 50, pp. 885-899.
- Nash, J. E. y J. V. Sutcliffe (1970), "River flow forecasting through conceptual models-Part I: A discussion of principles", *Journal of Hydrology*, núm. 10, pp. 282-290.
- Oren, R., C. Hsieh, P. Stoy, J. Albertson, H. R. McCarthy, P. Harrell y G. G. Katul (2006), "Estimating the uncertainty in annual net ecosystem carbon exchange: spatial variation in turbulent fluxes and sampling errors in eddy-covariance measurements", *Global Change Biology*, núm. 12, pp. 883-896.
- Parton, W. J., J. M. O. Scurlock, D. S. Ojima, T. G. Gilmanov, R. J. Scholes, D. S. Schimel, T. Kirchner, J. C. Menaut, T. Seastedt, E. García Moya, J. I. Kamnalrut, Apinan, Kinyamario (1993), "Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide", *Global Biogeochem. Cycles*, núm. 7, pp. 785-809.
- Pacific, V. J., B. L. McGlynn, D. A. Riveros Iregui, H. E. Epstein y D. L. Welsch (2009), "Differential soil respiration response to changing hydrologic regimes", *Water Resources Research*, núm. 45, W07201, DOI 10.1029/2009WR007721.
- Perruchoud, D. O. y A. Fischlin (1995), "The response of the carbon cycle in undisturbed forest ecosystems to climate change: a review of plant-soil models", *J. of Biogeography*, núm. 22, pp. 759-774.

- Petersen, B. M., J. Berntsen, S. Hansen y L. S. Jensen (2005), “CN-SIM —a model for the turnover of soil organic matter. I. Long-term carbon and radiocarbon development”, *Soil Biology and Biochemistry*, núm. 37, pp. 359-374.
- Pietch, S. A., H. Hasenauer, J. Kucera y J. Cermak (2003), “Modeling effects of hydrological changes on the carbon and nitrogen balance of oak in floodplains”, *Tree Phys.*, núm. 23, pp. 735-746.
- Prentice, C., M. Heimann y S. Sitch (2000), “The carbon balance of the terrestrial biosphere: Ecosystem models and atmospheric observations”, *Ecological Applications*, núm. 10, pp. 1553-1573.
- Raich, J. W. y W. H. Schlesinger (1992), “The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate”, *Tellus*, núm. 44B, pp. 81-99.
- Renaud, L. (2008), *Methane emissions from bottomland hardwood wetlands in Francis Marion National Forest, SC*, tesis para obtener el grado de maestro en ciencias, Universidad de Charleston, Charleston, Carolina del Sur, 112 p.
- Richard, G. y D. Evans (2000), “For forests (CAMFOR) user manual version 3.35”, National Carbon Accounting System Technical Report No. 26 [Informe técnico del Sistema Nacional de Contabilización del Carbono], Australian Greenhouse Office [Oficina sobre Emisiones de Gases de Efecto Invernadero de Australia], disponible en: <www.greenhouse.gov.au/ncas>.
- Schlesinger, W. H. y J. M. Melack (1981), “Transport of organic carbon in the world’s rivers”, *Tellus*, núm. 33, pp. 172-187.
- Stange, F., K. Butterbachl, H. Papen, S. Zechmeister Boltensern, C. Li y J. Aber (2000), “A process-oriented model of N₂O and NO emissions from forest soils”, *Journal of Geophysical Research*, núm. 105, pp. 4385-4398.
- Stuedler, P. A., R. D. Bowden, J. M. Melillo y J. D. Aber (1989), “Influence of nitrogen fertilization on methane uptake in temperate forest soils”, *Nature*, núm. 341, pp. 314-316.
- Tatarinov, F. A. y E. Cienciala (2006), “Application of Biome-BGC model to managed forests: 1. Sensitivity analysis”, *Forest Ecology and Management*, núm. 237, pp. 267-279.
- Thornley, J. H. M. (1991), “A transport-resistance model of forest growth and partitioning”, *Annals of Botany*, núm. 68, pp. 211-226.
- Thornton, P. E., B. E. Law, H. L. Gholz, K. L. Clark, E. Falge, D. S. Ellsworth, D. S. Goldstein, R. K. Monson, D. Hollinger, M. Falk, J. Chen y J. P. Sparks (2002), “Modeling and measuring the effects of disturbance history and climate on carbon and water budgets in evergreen needleleaf forests”, *Agricultural and Forest Meteorology*, núm. 113, pp. 185-222.
- Verberne, E. (1992), *Simulation of nitrogen and water balance in a system of grassland and soil*, DLO-Instituut voor Bodemvruchtbaarheid, Haren, Holanda.
- Wang, S., R. F. Grant, D. L. Versegby y T. A. Black (2002a), “Modeling carbon-coupled energy and water dynamics of a boreal aspen forest in a General Circulation Model land surface scheme”, *International J. of Climatology*, núm. 22, pp. 1249-1265.
- Wang, S., R. F. Grant, D. L. Versegby y T. A. Black (2002b), “Modeling carbon dynamics of boreal forest ecosystems using the Canadian Land Surface Scheme”, *Climatic Change*, núm. 55, pp. 451-477.
- Wang, Y. P. y P. G. Jarvis (1990), “Description and validation of an array model—MAESTRO”, *Agricultural and Forest Meteorology*, núm. 51, pp. 257-280.

- Wang, W., K. Ichii, H. Hashimoto, A. R. Michaelis, P. E. Thornton, B. E. Law y R. R. Nemani (2009), "A hierarchical analysis of terrestrial ecosystem model Biome-BGC: Equilibrium analysis and model calibration", *Ecological Modeling*, núm. 220, pp. 2009-2023.
- White, M. A., P. E. Thornton, S. W. Running y R. R. Nemani (2000), "Parameterization and sensitivity analysis of the Biome-BGC terrestrial ecosystem model: Net primary production controls", *Earth Interactions*, núm. 4, pp. 1-85.
- Williams, M., E. B. Rastetter, D. N. Fernandes, M. L. Goulden, S. C. Wofsy, G. R. Shaver, J. M. Melillo, J. W. Munger, S. M. Fan y K. J. Nadelhoffer (1996), "Modeling the soil-plant-atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil-plant hydraulic properties", *Plant Cell and Environment*, núm. 19, pp. 911-927.
- Wilson, K. B. y D. D. Baldocchi (2000), "Seasonal and interannual variability of energy fluxes over a broadleaved temperate deciduous forest in North America", *Agricultural and Forest Meteorology*, núm. 100, pp. 1-18.
- Wullschleger, S. D., C. A. Gunderson, L. M. Tharp, D. C. West y W. M. Post (2003), "Simulated patterns of forest succession and productivity as a consequence of altered precipitation", en: P. J. Hanson y S. D. Wullschleger (editores), *North American Temperate Deciduous Forest Response to Changing Precipitation Regimes*, Springer, Nueva York, Estados Unidos, pp. 433-446.
- Zhang, Y., C. Li, C. C. Trettin, H. Li y G. Sun (2002), "An integrated model of soil hydrology and vegetation for carbon dynamics in wetland ecosystems", *Global Biogeochemical Cycles*, núm. 16, pp. 1-17, DOI 10.1029/2001GB001838.