
MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES JERÁRQUICOS INTEGRADOS Y MULTIESCALARES DEL CARBONO Y OTROS COMPONENTES (MEJICO)

MODEL OF INTEGRATED AND MULTI-SCALE HIERARCHICAL STATES AND TRANSITIONS OF CARBON AND OTHER COMPONENTS (MEJICO)

Fernando Paz-Pellat^{1‡}

¹Programa Mexicano del Carbono y Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Carretera México-Texcoco km 36.5, CP 56230, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

[‡]Autor para correspondencia: ferpazpel@gmail.com

RESUMEN

El uso de modelos para la modelar dinámica del carbono de los diferentes almacenes definidos por el IPCC es un reto, si se considera la información disponible. Con base en la experiencia del Programa Mexicano del Carbono en el uso de Modelos de Estados y Transiciones (MET), el cual constituye un enfoque simplificado de modelación con mínimos requerimientos de datos, con el supuesto de estado estacionario de los estados (clases de uso del suelo y vegetación, USyV), se presenta el modelo de estados y transiciones jerárquicos integrados y multiescalares del carbono y otros componentes (MEJICO). Este modelo se desarrolló para diferentes almacenes y componentes relacionados con los cambios de USyV: biomasa aérea viva, biomasa subterránea viva, índice de área foliar, cobertura proyectiva foliar, biomasa aérea y subterránea muerta, material leñoso caído, mantillo y carbono orgánico del suelo. Adicionalmente, se presenta un enfoque de modelación para la riqueza de especies (y grupos funcionales) vasculares, acoplándola a la cobertura proyectiva foliar. Una estrategia similar se utilizó para modelar el coeficiente de escurrimiento y la erosión del suelo.

Palabras clave: *almacenes de carbono del IPCC; modelos de estados y transiciones; cobertura proyectiva foliar; riqueza de especies vasculares; coeficiente de escurrimiento.*

ABSTRACT

The use of models for the carbon dynamics of the different pools defined by the IPCC is a challenge, considering the available information. Based on the experience of the Mexican Carbon Program in the use of State and Transition Models (STM), which is a simplified modeling approach with minimal data requirements, under the assumption of steady state of the states (soil use and vegetation classes, SUandV), the model of integrated and multiscale hierarchical states and transitions of carbon and other components (MEJICO) is presented. This model is developed for different pools and components in relation to changes in SzandV: live aboveground biomass, live belowground biomass, leaf area index, projective leaf cover, dead aboveground and belowground biomass, fallen woody material, litter, and soil organic carbon. Additionally, a modeling approach for the richness of vascular species (and functional groups) is presented, coupling it to the projective foliar cover. A similar strategy was used to model the runoff coefficient and soil erosion.

Keywords: *IPCC carbon pools; state and transition models; projective leaf cover; richness of vascular species; runoff coefficient.*

INTRODUCCIÓN

La modelación de la dinámica del carbono en los diferentes almacenes de los ecosistemas terrestres es un paso hacia esquemas de reducción de la incertidumbre en las estimaciones de las emisiones de gases efecto invernadero o GEI (IPCC, 2003, 2006), dentro de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC). Implementar un nivel 3 (*tier 3*) en los inventarios nacionales de emisiones de GEI (INEGEI) es algo deseable, que requiere el uso de modelos de dinámica del carbono con enfoques empíricos, de proceso o híbridos.

Algunos ejemplos de implementación de *tier 3* en los INEGEI se encuentran Canadá, con el uso del Modelo CBM-FS (Kurz *et al.*, 1993) y, Australia, con el Modelo FullCAM (DCCEE, 2012), de los cuales, el CBM-FS se ha analizado para su implementación en México (Kurz *et al.*, 2012; Tinoco-Rueda *et al.*, 2012). Existen otros modelos que se desarrollaron con objetivos similares, pero no se han aplicado a escala de países, entre los que destaca el Modelo CO2FIX (Mohren y Goldewick, 1990), el cual se ha actualizado y expandido en varias ocasiones (Maser *et al.*, 2003; Nabuurs *et al.*, 2002; Schelhaas *et al.*, 2004), para incluir diferentes almacenes y procesos.

El uso de modelos de proceso, o híbridos, plantea grandes retos para caracterizar las actividades, naturales o antropogénicas, a analizar, lo cual es dependiente de la información de los usos del suelo y vegetación (USyV) disponibles a la escala de análisis. En México, el Programa Mexicano del Carbono (PMC) ha desarrollado esquemas de modelación a escala local o estatal, con diferentes grados de éxito, mediante el uso de Modelos de Estados y Transiciones (MET) (Covaleda *et al.*, 2016, 2017, 2018, 2019a y b; Paz *et al.*, 2012), los cuales definen a los Estados como clases de USyV del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), que se discuten en Paz-Pellat *et al.* (2019). Los MET se componen de tres elementos: los estados, las transiciones y los umbrales. Un estado es un complejo reconocible, resistente y resiliente de dos componentes: el suelo y la estructura de la vegetación. La vegetación y el suelo están conectados a través de procesos ecológicos integrales que interactúan para producir un equilibrio sostenido, lo que se expresa por un conjunto específico de comunidades vegetales (Stringham *et al.*, 2001). Cuando uno o más de los procesos ecológicos primarios responsables del

mantenimiento del equilibrio de un estado se degradan (por causas naturales o antrópicas) por debajo del punto de la “auto-reparación”, se dice que se ha cruzado un umbral. En ausencia de una restauración activa, se forma un nuevo estado y también un nuevo umbral. Por otra parte, una transición es una trayectoria de cambio, precipitada por eventos naturales y/o acciones de manejo que degradan la integridad de uno o más de los procesos ecológicos primarios. Las transiciones pueden ser reversibles o irreversibles, una vez que se ha cruzado un umbral (Stringham *et al.*, 2001). Los MET aproximan el equilibrio suelo-vegetación de los ecosistemas, de tal forma que definen trayectorias de evolución (tiempo en forma implícita) de la dinámica observada. La ventaja de los MET es que se pueden aplicar en forma operacional para el manejo de los bosques (y otros tipos de vegetación) y permiten evaluar el impacto de estrategias de perturbación (manejo o natural), como sumidero (captura) o fuente (liberación) de carbono. Los MET definen de forma clara trayectorias reversibles o irreversibles de manejo, de tal forma que permiten analizar y evaluar los costos de la captura de carbono en el ecosistema forestal, bajo una estrategia de manejo dada (Covaleda *et al.*, 2016, 2017, 2018, 2019b). Si el sistema suelo-vegetación sobrepasa un umbral de degradación irreversible, la recuperación del estado inicial (bosque sin perturbar) es prácticamente imposible en términos operacionales. Por ello, si el sistema está en la condición de máxima degradación, los intentos por restaurar las funciones del ecosistema (*p.ej.* captura de carbono) serán poco útiles en términos de los costos asociados. No obstante, si un sistema está en un estado transicional, la restauración es viable. Por tanto, los MET son capaces de incorporar actividades y prácticas de manejo que entrarían en los mecanismos de los mercados de carbono, al proponer prácticas que eviten la degradación de los ecosistemas forestales y mantengan o incrementen los almacenes de carbono en otras actividades productivas (agricultura, ganadería, etc.). Además, estos modelos pueden proporcionar retroalimentación adecuada y oportuna, a los diseñadores de políticas, sobre la efectividad de las estrategias de intervención para controlar los factores que promueven la deforestación y degradación de los bosques.

El uso de clases de USyV *sensu* INEGI, como insumo básico de los MET, condiciona el desarrollo de modelos a nivel agregado (comunidades vegetales), pero pueden analizarse a nivel desagregado en la jerarquía del sistema de clasificación del INEGI (Paz

et al., 2019), para implementar sistemas multi-escala de análisis (“de abajo hacia arriba” y “de arriba hacia abajo”). La estructura del sistema del INEGI permite una integración de escalas jerárquicas para analizar en forma multi-escala las implementaciones (Casiano-Domínguez y Paz-Pellat, 2017, 2019).

En este trabajo se presenta el Modelo de Estados y transiciones Jerárquicos Integrados y multiescalares del Carbono y Otros componentes (MEJICO), como una extensión de las versiones previas de los MET, para considerar todos los almacenes de carbono definidos por el IPCC (2006), así como la respuesta hidrológica y de erosión / transporte de sedimentos y, la respuesta de la diversidad de las plantas vasculares. Se consideran aspectos económicos-financieros y otros asociados a MEJICO, pero no se discuten en este trabajo, ya que objetivo está orientado a la parte técnica del modelo.

Modelo de estados y transiciones jerárquicos integrados y multiescalares del carbono y otros componentes

En esta sección se presentan los diferentes módulos de MEJICO y su forma de parametrización con la información disponible. Los únicos datos que se consideran, por estar disponibles, tanto en el estado inicial (donde se operará un cambio), como en el final (cambio operado), son los valores del almacén de carbono y otras componentes, como el tiempo de paso; es decir, el tiempo que tarda el almacén de pasar del

estado inicial al final. Una hipótesis principal implícita en MEJICO es la suposición de estado estacionario (equilibrio) de los almacenes de carbono.

Dado que los tiempos de los modelos están en años, en todos los casos, para MEJICO los tiempos de paso son anuales.

Biomasa aérea viva

El modelo CBM-FS (Kurz et al., 1993) utiliza un tipo de crecimiento de la biomasa aérea viva (Bav) compuesto por modelos matemáticos por fases independientes, unidas entre sí (Kurz y App, 1999). El modelo es empírico, cuyo rasgo principal es una función decreciente en la fase de post madurez de los rodales de bosques. En el modelo FullCAM de Australia (Richards y Brack, 2004; Waterworth et al., 2007), se utilizan modelos semi-empíricos, los cuales se calibran con datos de campo. En el caso del CO2FIX, el enfoque de modelación utiliza la función de Chapman-Richards (Chapman, 1961; Richards, 1959).

El uso de modelos matemáticos de tipo empírico, puede aproximarse por familias de funciones (García, 2005; Koya y Goshu, 2013; Ricker, 1979; Zeide, 1993), para seleccionar el mejor. No obstante, el modelo seleccionado para la biomasa aérea viva obedece a criterios de flexibilidad y parametrización con el uso de datos disponibles, simples de utilizar y entender. En el modelo MEJICO, se utiliza el sigmoide asimétrico (modelo beta) de Yin et al. (2003) para la modelación de la Bav:

$$\begin{aligned}
 &Bav(t) = Bav, i, \text{ para } t < t_i \\
 &Bav(t) = Bav, i + (Bav, f - Bav, i) \left(1 + \frac{t_f - t}{t_f [1 - f_i]} \right) \left(\frac{t - t_i}{t_f - t_i} \right)^{\frac{t_f - t_i}{t_f (1 - f_i)}} \\
 &Bav(t) = Bav, f, \text{ para } t > t_f
 \end{aligned} \tag{1}$$

que puede ser escrita como:

$$Bav(t) = Bav, i + (Bav, f - Bav, i) \left(1 + \frac{1}{1 - f_i} \right) \left(\frac{t}{t_p} \right)^{\frac{1}{1 - f_i}} \tag{2}$$

donde t_i es el tiempo de inicio de la transición y el tiempo final es $t_f = t_i + t_p$, con t_p como el tiempo de paso de un estado al otro. Las restricciones de la ecuación (1) y (2) son: $Bav, f > Bav, i$, $0 \leq f_i < 1$. El modelo beta requiere del conocimiento de las biomásas aéreas vivas finales Bav, f , e inicial Bav, i , el tiempo de paso (estado estacionario) t_p

para alcanzar Bav, f a partir de Bav, i y el tiempo cuando la tasa de crecimiento (CM) es máxima o t_m , que puede ser obtenida de $t_m = f_i t_p$

Al usar $t_m = f_i t_p$, con diferentes valores de f_i , la Figura 1 muestra la flexibilidad del modelo beta para modelar diferentes patrones asimétricos de la variable Y.

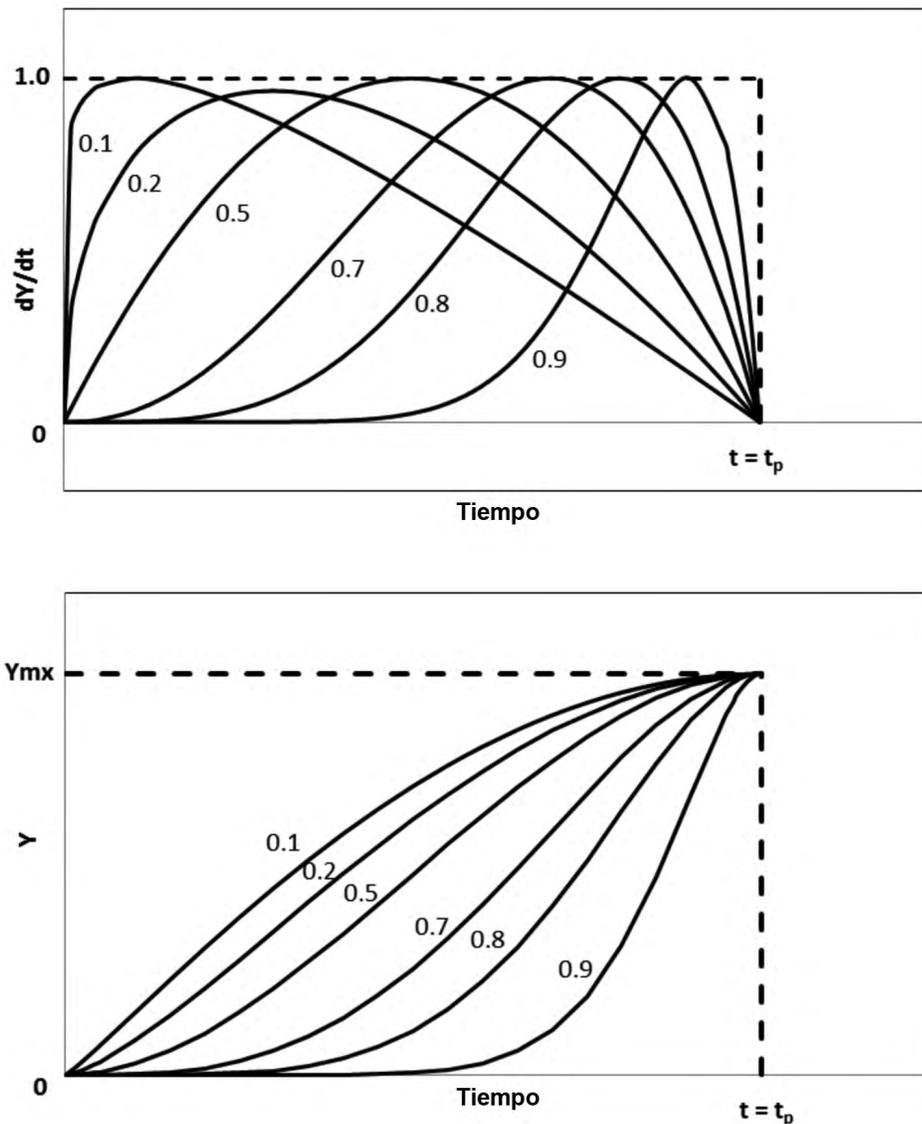


Figura 1. Patrones asociados al variar f_i de la relación $t_m = f_i t_p$ del modelo beta.

El parámetro f_i puede analizarse en sus límites. Cuando $f_i = 0$, $t_m = 0$, el modelo beta se convierte en una ecuación cuadrática:

$$Y = \frac{Y_{mx}(2t_p - t)t}{t_p^2} \quad (3)$$

En el otro extremo con $f_i = 1$, $t_m = t_p$, el modelo beta se convierte en una ecuación cúbica:

$$Y = \frac{Y_{mx}(3t_p - 2t)t^2}{t_p^3} \quad (4)$$

De estos resultados, la función beta representa una ecuación polinómica general, que en forma similar a la función de Chapman-Richards, representa un sigmoide generalizado.

La Figura 2 representa en forma gráfica los parámetros de la función beta: Y_{mx} (valor máximo, $B_{av,f}$ de la relación 1), Y_{mi} (valor inicial, igual a 0 en la figura, $B_{av,i}$ de la relación 1), el tiempo de paso (t_p) y el tiempo t_m donde se presenta la tasa de incremento máxima de la variable Y . En el caso de los MET (MEJICO) los datos utilizados son el valor del estado inicial, el valor del estado final y el tiempo de paso. La única variable por definir es t_m (o f_i).

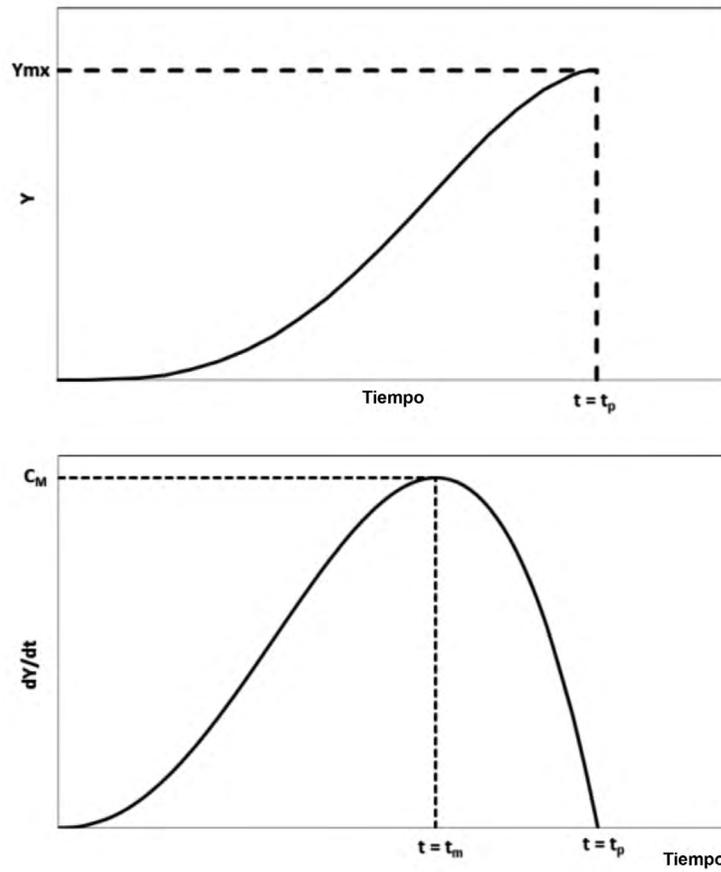


Figura 2. Parámetros del modelo beta, términos acumulados e instantáneos.

Decrecimiento de la biomasa aérea viva. En el caso de procesos de degradación de la vegetación ($B_{av,i} > B_{av,f}$), el modelo de crecimiento se parametriza en

forma similar al caso del crecimiento de la vegetación. La Figura 3 muestra un ejemplo del decrecimiento de la vegetación.

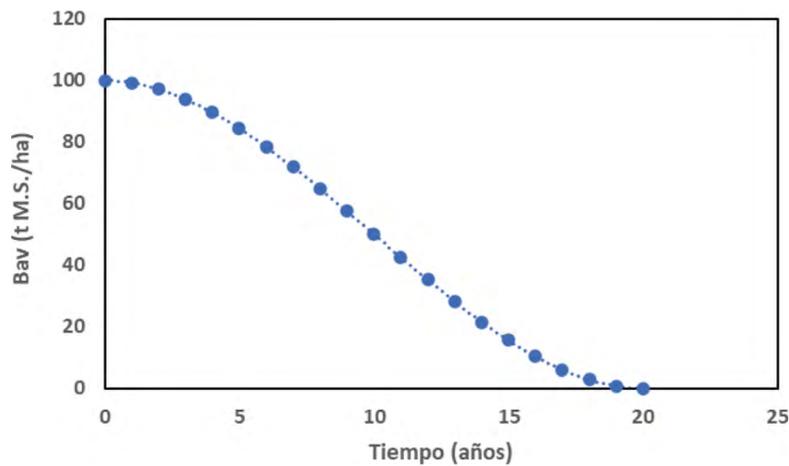


Figura 3. Modelo de decrecimiento ($B_{av,i} = 100$, $B_{av,f} = 0$, $t_p = 20$, $f_i = 0.5$).

Manejo de extracciones de la biomasa aérea viva. Las extracciones de biomasa aérea viva (parte leñosa) se consideran en un registro con el año de la extracción y la biomasa extraída, pudiendo definir cualquier número de años para las extracciones. En el modelo de la biomasa aérea viva se lleva la contabilidad de los incrementos anuales, hasta el año de la extracción. A la biomasa acumulada se le resta la extracción, por lo que se ajusta la biomasa acumulada para el año en cuestión. El modelo reinicia el crecimiento a partir del año de la extracción, pero con una $B_{av,f}$ ajustada (se le resta la extracción), para un t_p fijo. La tasa de crecimiento

después de la extracción es la correspondiente al crecimiento de la biomasa ajustada.

En la modelación de extracción de leña es más difícil realizar estimaciones confiables. Una alternativa es utilizar un enfoque de modelación con el modelo WISDOM (Masera *et al.*, 2006), el cual se parametrizó para México. En la línea del enfoque del modelo WISDOM para escalas locales, Ghilardi *et al.* (2009) usa la razón F_f de biomasa aérea a biomasa para leña de acuerdo con Cuadro 1. Con este enfoque es posible estimar F_f y usarlo en el modelo del crecimiento neto de la biomasa aérea viva.

Cuadro 1. Estimaciones de F_f . Fuente: Ghilardi *et al.* (2009).

Clase de cobertura	F_f
Agricultura	0.2
Bosques secundarios	0.6
Bosques de abeto	0.4
Pastizales	0.2
Bosques de encino	0.8
Bosques de pino	0.4
Bosques de pino-encino	0.6
Matorrales	0.8

Ejemplos de modelación

La parametrización que se define por la ecuación (1) o (2) permite el seguimiento temporal de actividades. Por ejemplo, en la Figura 4, se simula el comportamiento del sistema acahual-milpa, en un proceso de regeneración del bosque, donde $B = B_{av}$ con $B_i = 0$, $B_f = 100$, $t_i = 0$, $t_p = 20$, $f_i = 0.6$. Se parte de que el bosque se cortó (roza y tumba) totalmente en el año 0 y se regeneró hasta el año 10; se cortó para sembrar una

milpa de maíz que se mantuvo por cuatro años (año 14) y en el año 15 se restableció el acahual, mismo que se mantuvo por 15 años, para después volver a convertirlo en milpa (año 31), estado en el que permaneció durante cuatro años más, para finalmente abandonarse (año 35), lo que permitió que la vegetación se regenerara a su condición inicial, después de 20 años (año 54). En el ejemplo no se considera la biomasa aérea viva de los cultivos.

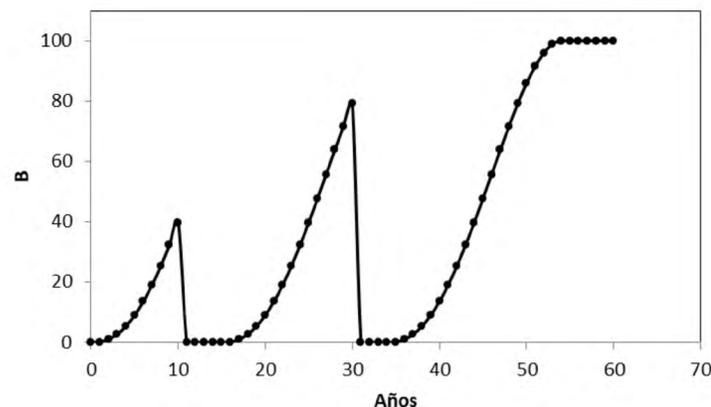


Figura 4. Secuencia de regeneración de bosque-milpa-acahual-milpa-bosque secundario.

Otro ejemplo se muestra en la Figura 5, bajo los mismos parámetros del bosque de la Figura 4. El proceso inició en el año 0, cuando el bosque tenía una biomasa de 50 y se dejó crecer por 10 años (biomasa = 69.9); en año 11 se realizó una extracción de biomasa del 20%, en el año 12 una del 10% y, finalmente, en el año 13 se extrajo un 10% adicional (todas las

extracciones con referencia a la biomasa en el año 10). A partir del año 14, el bosque se dejó para regenerarse por 20 años (año 33), después de lo cual se cortó totalmente para establecer una milpa que duró siete años, para finalmente abandonarla en el año 41, con la finalidad de que el bosque se regenerara y pasara a bosque secundario.

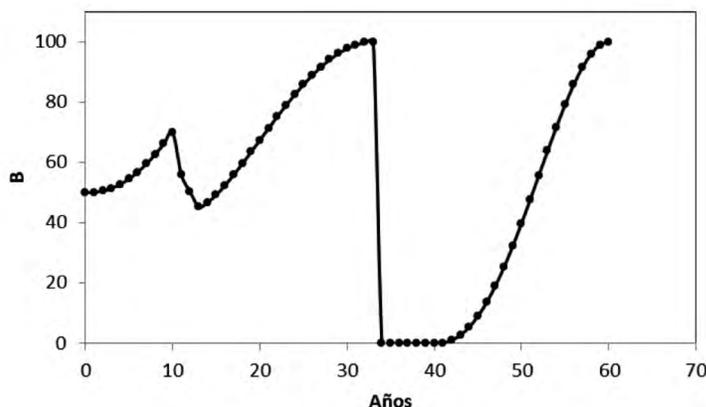


Figura 5. Secuencia de regeneración de bosque-extracciones-achahual-milpa-bosque secundario.

El caso de la Figura 5, se tiene el problema de que al usar la ecuación (1) o (2), en forma directa, se supone que la biomasa inicial (B_i) en cualquier tiempo del crecimiento se encuentra en estado estacionario. Para evitar esta situación, es necesario reajustar los tiempos iniciales (t_i) para que reflejen el estado previo del crecimiento. Así, para el año 0 el tiempo asociado a $B = 50$ es 11.3 años y para $B = 64.8$ (remanente después de las extracciones – después del ajuste al crecimiento inicial antes de las extracciones) es 13.1 años. La Figura

6 muestra los resultados después de los ajustes que se mencionan.

El problema de los ajustes se resuelve fácilmente si, además de la definición del estado inicial, se considera como requisito para la parametrización del modelo, el tiempo que se mantuvo en ese estado. Este tiempo de permanencia en el estado inicial, previo a la transición al estado final, define t_i y con este valor se estima B_i en el año 0. Así, bajo esta consideración se tiene que $t_f = t_p$ en la ecuación (1) o (2).

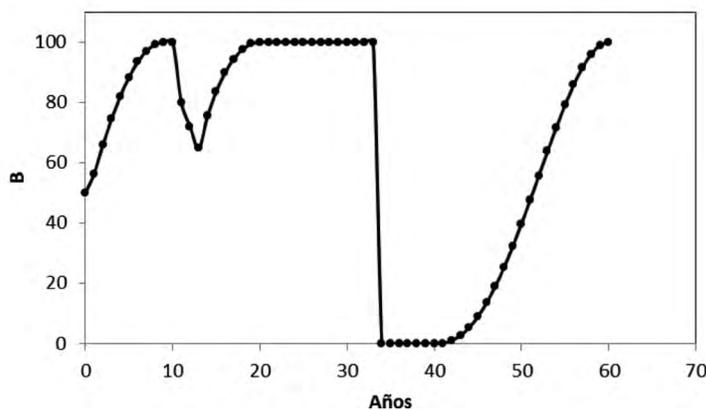


Figura 6. Secuencia de regeneración de bosque-extracciones-achahual-milpa-bosque secundario, con ajustes en los inicios del crecimiento.

Modelación de la sucesión vegetal. Tal como se discutió en el apartado anterior, las clases de USyV en sucesión vegetal (Paz-Pellat *et al.*, 2019) requieren de información adicional para poder modelar el crecimiento en forma adecuada. Desafortunadamente, la información temporal de las sucesiones vegetales no está disponible, por lo que se requiere de estimaciones.

Para caracterizar las diferentes etapas de una sucesión vegetal (dominancia herbácea → arbustiva → arbórea), es necesario definir los tiempos de finalización de las sucesiones (t_{herb} , t_{arbu} , t_{arbo}), donde

el tiempo de paso (t_p) puede ser mayor que t_{arbo} . En el caso de vegetación arbustiva se requiere (t_{herb} , t_{arbu} , -999), donde -999 significa que no aplica. La Figura 7 muestra un ejemplo de asignación de los tiempos de fases de sucesión vegetal.

En el caso de un proceso de decrecimiento, la Figura 8 muestra un ejemplo de la asignación de los tiempos de las fases de sucesión de la vegetación, cuando existen las tres fases. Para la vegetación arbustiva solo existen dos fases: herbácea y arbustiva, por lo que la fase arbórea tiene un valor de -999.

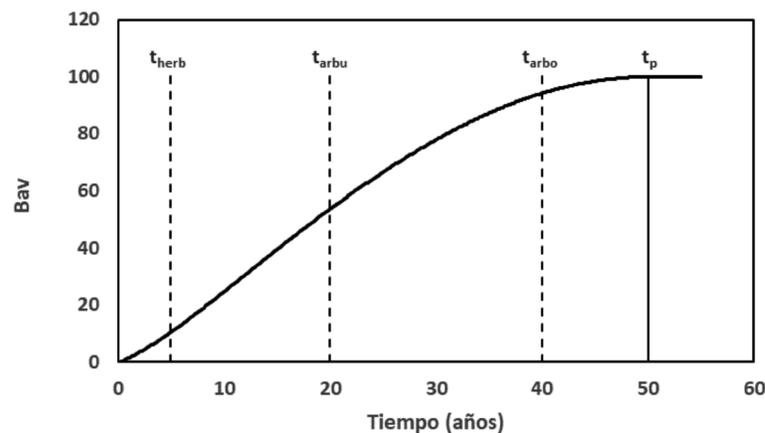


Figura 7. Tiempos asociados a la terminación de las fases de una sucesión vegetal (creciente).

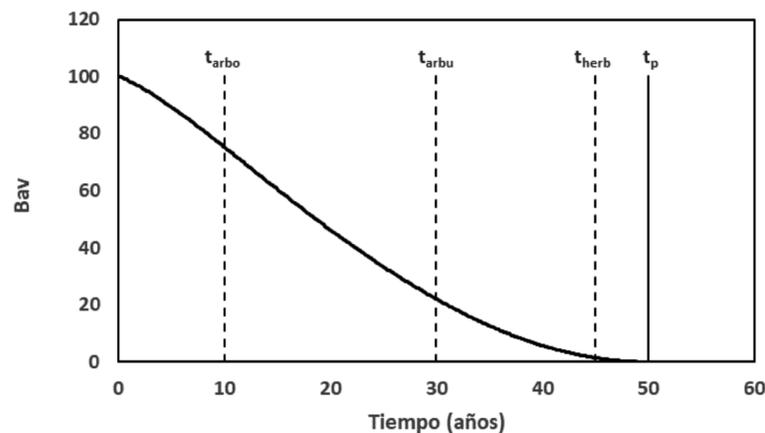


Figura 8. Tiempos asociados a la terminación de las fases de una sucesión vegetal (decreciente).

Con los tiempos asignados a las fases de una sucesión vegetal, pueden estimarse los valores de Bav a partir de Bav,f , t_p y f_t (relación 2). $Bav,i = 0$ en todos estos casos, aun cuando el tiempo asociado a $Bav,i > 0$ es negativo. El utilizar $Bav,i = 0$ evita los problemas de inicialización del modelo.

En el caso de cambio de uso del suelo y vegetación, el modelo se reinicializa para $Bav,i = 0$, que implica la remoción del total de la vegetación del estado inicial. Esto es necesario para considerar usos del suelo que no se encuentran en sucesión.

Modelación del manejo de la vegetación. Para el caso de la clase de USyV bosques cultivados (BC) y otros tipos de USyV, el manejo de la vegetación puede

caracterizarse con modelos de respuestas tipo 1 y tipo 2 (Snowdon, 2002). Para modelar las respuestas, el modelo (2) de la Bav se modifica como:

$$Bav(t) = Bav,i + (Bav,f - Bav,i)f_b \left(1 + \frac{1}{1-f_t f_f}\right) \left(\frac{t}{t_p}\right)^{\frac{1}{1-f_t f_f}} \quad (5)$$

donde el caso $f_b = 1$ y $f_f = 1$ representa el caso de no respuestas tipo 1 o 2.

Una respuesta tipo 1, se caracteriza por un incremento temporal en la tasa de crecimiento, que reduce el tiempo para lograr C_m , por lo que las trayectorias temporales, con y sin respuesta, siguen líneas temporales aproximadamente paralelas en el tiempo, después de aplicada la respuesta. Las respuestas tipo 1 se obtienen con efectos nulos, o pequeños, en el suelo o propiedades del sitio. Algunos ejemplos son el uso de fertilizante durante el establecimiento de plantas en sitios fértiles, el control de malezas y la aplicación de fertilizante nitrogenado después de cortas y podas. Mason (1996) revisa las hipótesis asociadas a las respuestas tipo 1, $f_f < 1$ y $f_b > 1$, observando un ligero incremento.

Una respuesta tipo 2, representa un cambio sostenido en la productividad vegetal, particularmente

asociado al incremento de la Bav en su pico, lo cual se refleja en un aumento de Bav,f . Las respuestas temporales, con y sin respuesta, se vuelven divergentes. Una respuesta tipo 2 ocurre típicamente al suministrar un nutriente limitante en forma sostenida. Por ejemplo, el uso de un fertilizante fosfatado en un suelo deficiente en fósforo. Otro ejemplo es el uso de riegos y fertilizaciones nitrogenadas repetidas. Al cesar los tratamientos, se puede provocar la reversión hacia las características iniciales del sitio, con una respuesta tipo 2 “negativa”. En términos del modelo de las respuestas tipo 2, $f_f < 1$ y $f_b > 1$, se incrementa fuertemente. Por lo general f_f de las respuestas 1 y 2 es similar.

La Figura 9 muestra ejemplos del crecimiento de Bav asociado a respuestas tipo 1 y tipo 2.

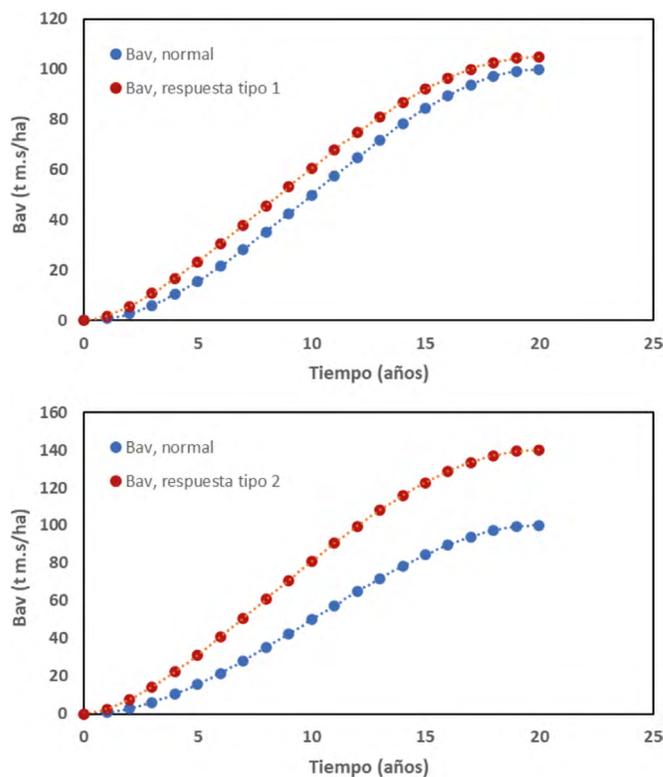


Figura 9. Modelación de respuestas tipo 1 y 2 del crecimiento de Bav: a) Condición normal $Bav,i = 0$, $Bav,f = 100$, $t_p = 20$, $f_t = 0.5$; respuesta tipo 1: $f_b = 1.05$, $f_f = 0.8$. b) Condición normal $Bav,i = 0$, $Bav,f = 100$, $t_p = 20$, $f_t = 0.5$; respuesta tipo 1: $f_b = 1.40$, $f_f = 0.8$.

Índice de área foliar y cobertura proyectiva del follaje

La estimación del índice de área foliar (IAF) se realiza a partir de:

$$\begin{cases} IAF = a(Bav)^b, t \leq t_m \\ IAF = IAFmx, t > t_m \end{cases} \quad (6)$$

donde IAFmx es el valor máximo del IAF, a y b son constantes empíricas. El uso del IAF es importante, ya que su valor máximo (IAFmx) define el punto de la tasa máxima de crecimiento (Cm) de Bav (Gower *et al.*, 1994; Ryan *et al.*, 1997; Waring *et al.*, 1981).

La constante b para plantas leñosas tiene valores entre 0.9 y 1.1, por lo que se puede usar $b = 1$. Para plantas herbáceas, se puede usar $b = 1.2$. La estimación de la constante a se evalúa al despejarla de la relación (6) y suponiendo valores de los valores máximos. Por ejemplo, para plantas leñosas para IAF = 6, se puede suponer Bav = 150 t m.s. ha⁻¹, por lo que $a = 0.04$. Para plantas herbáceas, IAF = 5, Bav = 20 t m.s. ha⁻¹, $b = 1.2$, entonces $a = 0.137$.

En el Cuadro 2 se muestran valores de la media y desviación estándar del IAF como guía para asignar valores de la media (IAFm) a las diferentes clases de USyV.

Cuadro 2. Estimaciones de IAF de diferentes clases de vegetación. Fuente: Asner *et al.* (2003).

Clase vegetación o bioma	Media	Desv. Est.
Desierto polar/Tundra alpina	3.85	2.37
Tundra húmeda	0.82	0.47
Bosque boreal	3.11	2.28
Sabana templada	1.37	0.83
Bosque templado de hoja ancha siempre verde	5.4	2.32
Bosque templado mixto	5.26	2.88
Bosque templado de coníferas	6.91	5.85
Bosque templado caducifolio	5.3	1.96
Humedal templado	6.66	2.41
Cultivo templado	4.36	3.71
Plantación templada	9.19	4.51
Pradera media alta	2.03	5.79
Pradera corta	2.53	0.32
Matorral árido	1.88	0.74
Matorral mediterráneo	1.71	0.76
Humedal tropical	4.95	0.28
Sabana tropical	1.81	1.81
Bosque tropical de hoja ancha siempre verde	5.23	2.61
Bosque tropical caducifolio	4.67	3.08
Pastizal tropical	2.85	2.62
Cultivo tropical	3.65	2.14
Plantación tropical	9.91	4.31

Las estimaciones de la fracción de cobertura aérea del follaje o cobertura proyectiva foliar (CPF, en porcentaje) se estima de la Ley de Beer-Lambert con el uso del coeficiente de extinción k_e :

$$CPF = 100[1 - \exp(-k_e IAF)] \quad (7)$$

En el Cuadro 3 se muestran valores de k_e para distintas clases de USyV, que pueden utilizarse como guías de estimación.

Cuadro 3. Estimaciones de k_e para diferentes clases de vegetación. Fuente: Asner *et al.* (2003).

Clase vegetación o bioma	k_e
Bosque hoja ancha	0.59
Bosque mixto	0.52
Bosque hoja acicular	0.45
Cultivo templado	0.62
Humedal	0.55
Plantación templada	0.45
Pradera / Pastizal	0.50
Matorral	0.56
Selva	0.59
Cultivo tropical	0.62
Plantación tropical	0.59

Para visualizar el modelo propuesto, la Figura 10 muestra el caso de una sucesión de un bosque de hoja ancha, con los siguientes parámetros: $t_i = 0$, $t_p = 20$, $t_m = 14$, $B_i = 0$ y $B_f = 100$. La Figura 11 muestra la

estimación de IAF ($a = 0.04$, $b = 1$) y la CPF ($k_e = 0.59$) del ejemplo de la sucesión de la Figura 9. El valor de CPF corresponde al total del follaje de la vegetación (CPF_T).

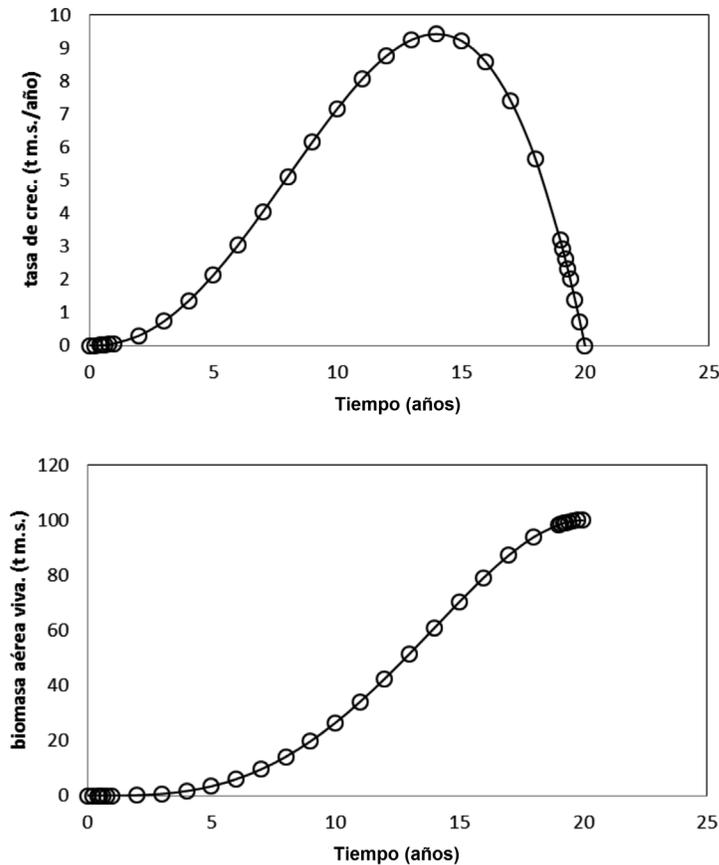


Figura 10. Ejemplo de una sucesión de un bosque de hoja ancha, biomasa aérea viva.

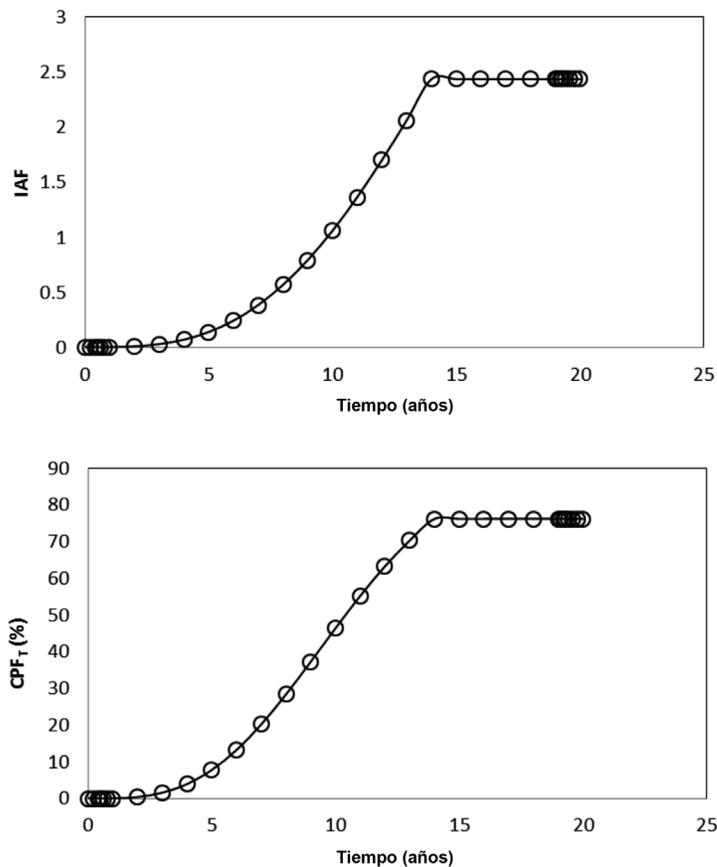


Figura 11. Estimación del IAF y CPF_T de la sucesión de la Figura 8.

Como otro ejemplo, la Figura 12 muestra la evolución temporal de la biomasa aérea viva (en t C/ha) y la cobertura proyectiva del follaje (CPF, en %), que se modeló a partir de la relación entre la biomasa y el IAF, además del uso de la Ley de Beer-Lambert para convertir los valores de IAF a CPF. El ejemplo muestra que la respuesta hidrológica (en función de CPF) es diferente que la que se asocia al carbono.

En lo general, la modelación de procesos forestales (turno biológico, económico, etc.) puede ser fácilmente implementada en el modelo.

El uso de la cobertura proyectiva foliar para darle seguimiento a las estimaciones de MEJICO permite el uso de la tecnología de sensores remotos para estimar CPF en forma confiable (Paz y Beltrán, 2014; Paz-Pellat, 2018).

Cobertura proyectiva foliar del estrato superior e inferior. En los trabajos de Specht (1972) sobre equilibrio de comunidades de vegetación, la cobertura proyectiva del follaje (CPF) de la comunidad de plantas se divide en un estrato superior o ES (CPF_{ES}) y, uno inferior o EI (CPF_{EI}), Figura 13. Para comunidades con dominio de especies arbóreas, la distinción de estratos es una altura de 2.0 m (Specht y Morgan, 1981; Specht y Specht, 1993; Specht y Tyler, 2010). En el caso de matorrales, pastizales y cultivos, la separación entre el estrato superior e inferior debe contemplar alturas que reflejen la partición de recursos en la comunidad (Specht y Morgan, 1981).

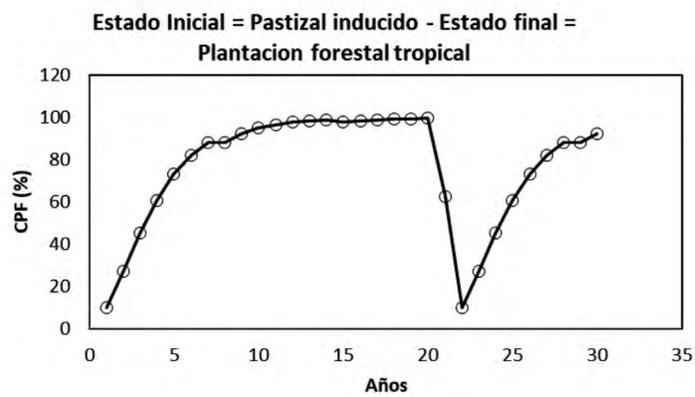
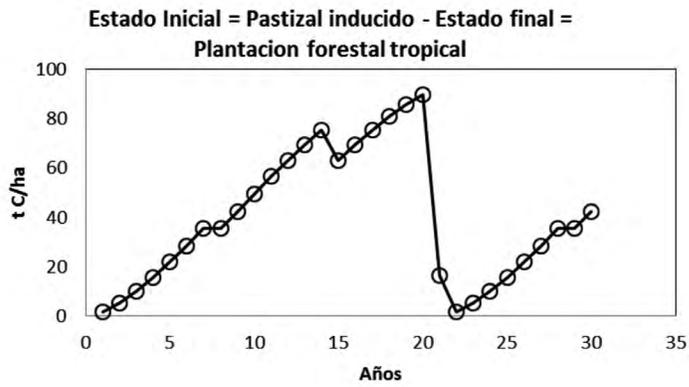


Figura 12. Ejemplo de modelación de la dinámica del carbono (Bav) y la cobertura proyectiva del follaje (CPF).

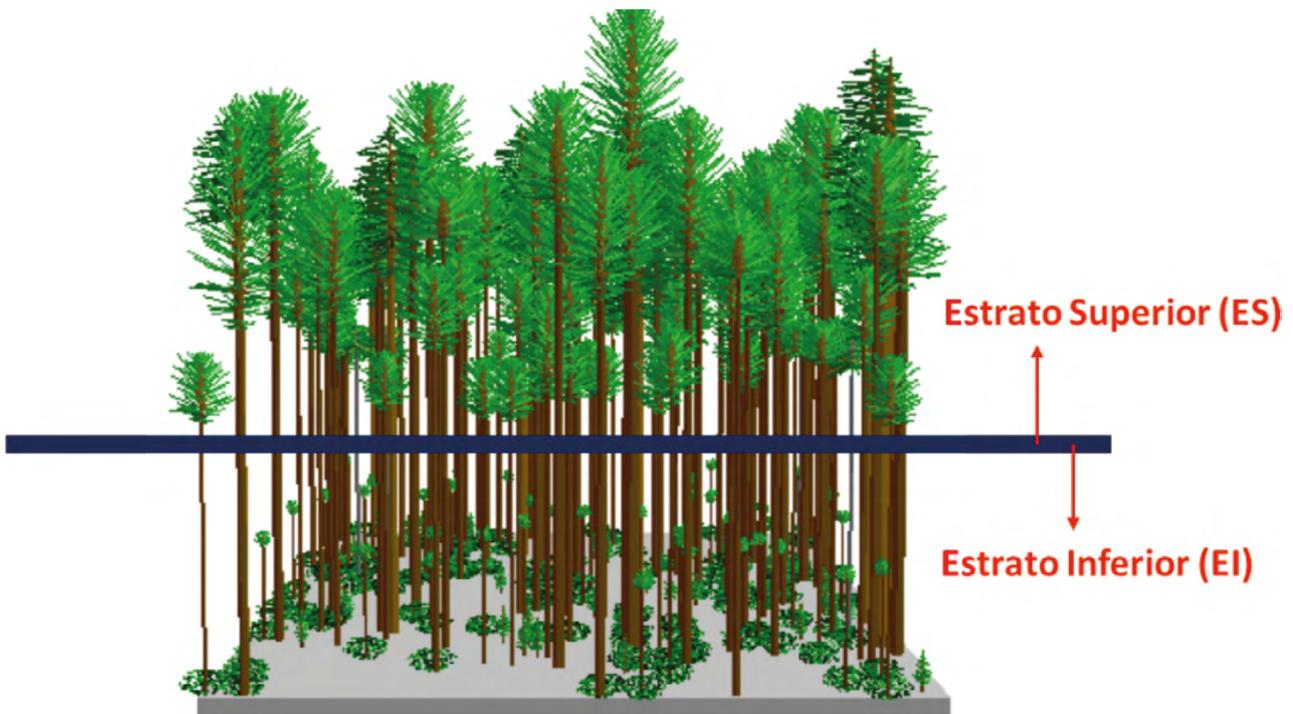


Figura 13. División del follaje en una comunidad de plantas en estrato superior e inferior.

El follaje del estrato superior intercepta la mayoría de la radiación solar fotosintética y está expuesto a un mayor estrés evaporativo.

El rasgo estructural más importante de una comunidad de plantas perennes siempre verdes (y caducifolias), parece ser la distribución y orientación del área foliar, del tope al fondo de la comunidad,

con relación a la componente directa y difusa de la radiación. Estos atributos estructurales, junto con la resistencia al flujo del agua, determinan el valor del coeficiente evaporativo k (Specht, 1972). De estas consideraciones, Specht (1972) plantea una relación empírica entre k y CPF_{ES} (Figura 14).

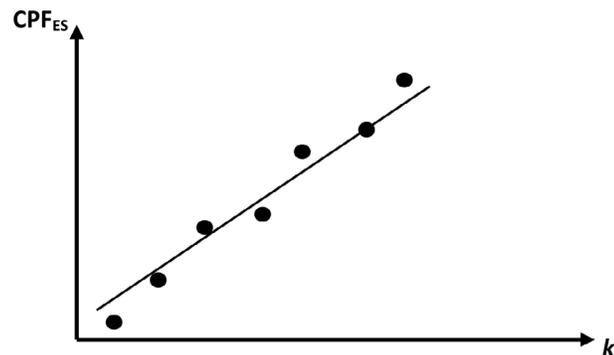


Figura 14. Relación empírica entre el coeficiente evaporativo k con CPF_{ES} (Specht, 1972).

La relación entre la cobertura proyectiva foliar (CPF) y el coeficiente evaporativo k (mm^{-1}) se estableció como (Specht, 2000):

$$\begin{cases} CPF_{ES} = 9,770k - 7.15 \quad (n = 54, R^2 = 0.95) \\ CPF_{EI} = 5,880k - 10.04 \quad (n = 29, R^2 = 0.87) \\ CPF_T = 15,350k + 5.80 \quad (n = 29, R^2 = 0.93) \end{cases} \quad (8)$$

El coeficiente evaporativo k puede estimarse de (Specht, 2000):

$$k = 2.3E_0^{-0.86} \quad (9)$$

donde E_0 (mm) es la evapotranspiración potencial.

Las observaciones de Specht y Morgan (1981) de la CPF de los estratos superior e inferior, para comunidades clímax arbóreas, arbustivas y herbáceas, fueron la base para el planteamiento de condiciones de equilibrio entre ambos estratos y la condición de que la suma del FPC de ambos estratos (FPC_T) permanece invariante (Figura 15). Estas condiciones de equilibrio para una sucesión pírrica (Specht y Jones, 1971) se esquematizan en la Figura 16.

El modelo de equilibrio para sucesiones vegetales se muestra en forma esquemática en la Figura 17.

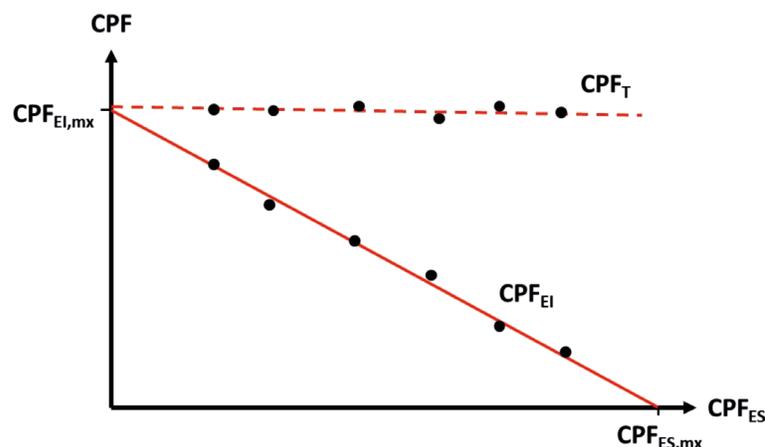


Figura 15. Relaciones de equilibrio entre los CPF de comunidades clímax de vegetación.

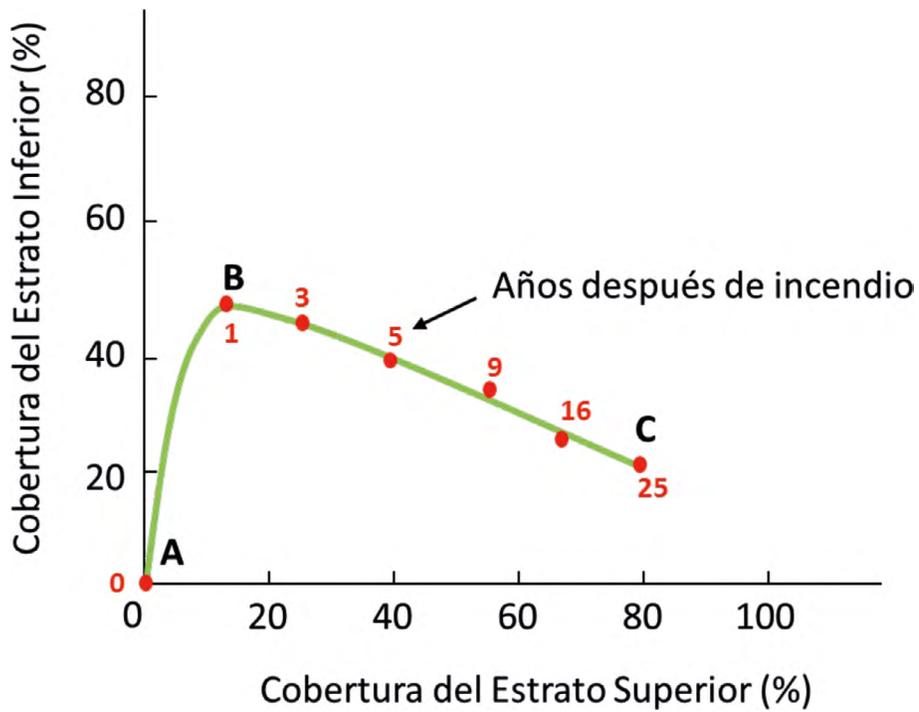


Figura 16. Esquematización de la evolución de las coberturas proyectivas foliares en una sucesión pírrica. Adaptado de Specht y Jones (1981).

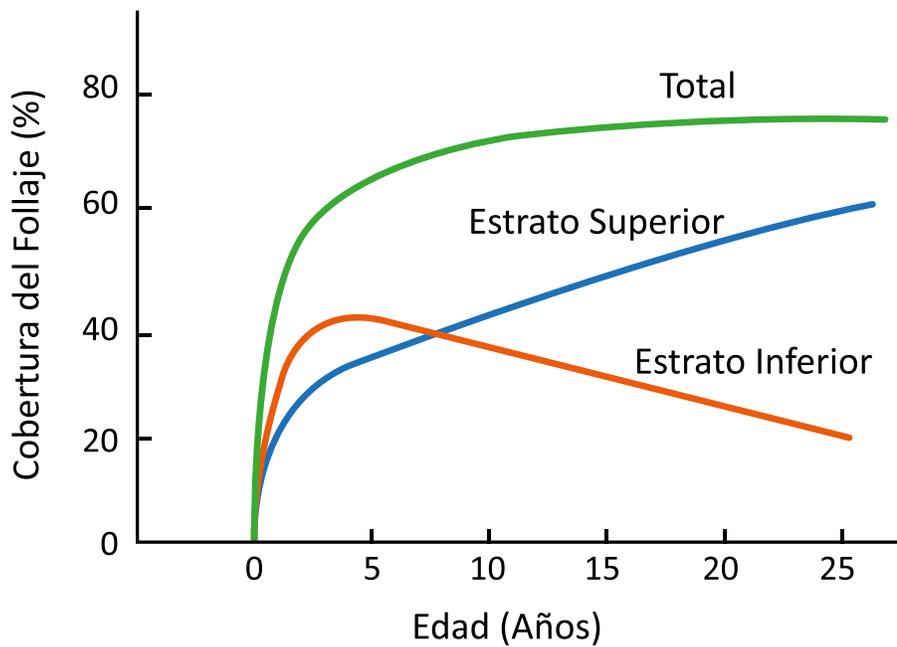


Figura 17. Modelo conceptual de las condiciones de equilibrio entre las coberturas proyectivas foliares durante el proceso de sucesión a una comunidad clímax de vegetación.

Las condiciones de equilibrio del FPC, en comunidades clímax, también se observaron en comunidades vegetales en humedales (Specht, 2009). En EUA se encontró, también, una relación entre la cobertura del follaje del estrato superior y la del inferior (Figura 15), para comunidades vegetales maduras (Tausch *et al.*, 1981; Tausch y Tueller, 1990).

El modelo de Specht se planteó para comunidades naturales clímax y su sucesión, por lo que, aparentemente, solo es aplicable a estos casos. Los modelos de estados y transiciones de MEJICO plantean estados bajo condiciones de estado estacionario (EE), por lo que los datos de carbono no cambian de valor y, no necesariamente de equilibrio (EQ). Aunque por manejo antropogénico un EE aproxima un EQ (el sistema se mantiene sin cambio, al introducir insumos o manejos para conservarlo en esta situación), no es claro si es posible utilizar el modelo de Specht en condiciones de manejo o modificación de los estados de MEJICO. En el caso de bosques incendiados, Macfarlane *et al.* (2010) recientemente plantearon una relación similar al caso mostrado en la Figura 15, pero en términos

de IAF. Neilson (1995) utilizó una relación similar a la de Macfarlane *et al.* (2010) (LAI plantas leñosas *versus* LAI pastos) para el desarrollo de un modelo de vegetación clímax potencial, en donde la relación Tp/Eo (transpiración de las plantas / evapotranspiración potencial) se parametrizó en función del IAF. Los resultados que se obtuvieron por este modelo fueron razonablemente buenos.

Hay evidencia experimental del esquema de compensación entre estratos de la Figura 15, para bosques naturales y bajo manejo (González-Hernández *et al.*, 1998; Groove, 1988; Long y Turner, 1975); aunque en el caso de plantaciones sujetas a tratamientos de poda, los resultados no son compatibles con dicha tendencia (Riegel *et al.*, 1992). No obstante, en el caso de las plantaciones forestales White *et al.* (2010) presentan evidencia indirecta de condiciones de equilibrio en el IAF (relación no lineal entre Ea/Eo – evapotranspiración actual / evapotranspiración potencial - con el IAF).

El modelo propuesto para CPF_{EI} , de acuerdo con el concepto de equilibrio de sucesiones vegetales, es el siguiente:

$$\left\{ \begin{array}{l} CPF_{EI} = CPF_T, t_i \leq t < t_h \\ CPF_{EI} = CPF_T(t = t_h) - \left[\frac{100 - CPF_T(t = t_h)}{100} \right] t, t_h \leq t \leq t_p \\ CPF_{EI} = CPF_{EI}(t = t_p), t > t_p \end{array} \right. \quad (10)$$

donde t_h es el tiempo cuando la cobertura del estrato inferior alcanza su valor máximo, que se estima a partir de $f_h = t_h/t_m$

La cobertura proyectiva foliar del estrato superior se obtiene de la relación:

$$CPF_{ES} = CPF_T - CPF_{EI} \quad (11)$$

La aplicación de las relaciones (10) y (11), $t_h = 7$, define la trayectoria temporal de la CPF_{EI} y CPF_{ES} , tal como se muestra en la Figura 18.

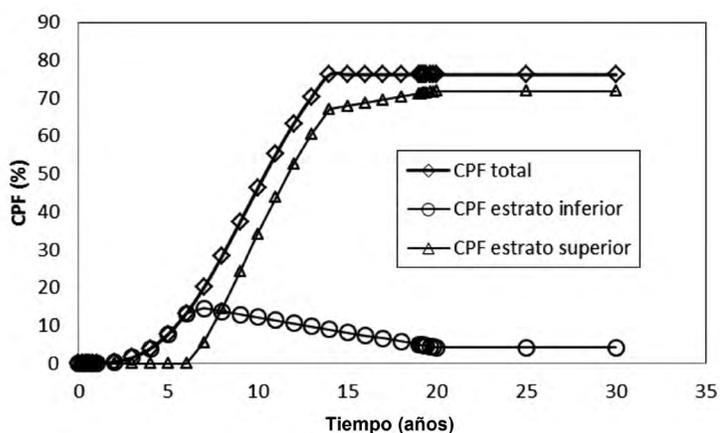


Figura 18. Evolución temporal de CPF_T , CPF_{EI} y CPF_{ES} de la sucesión de la Figura 8 y 9.

La hipótesis principal del modelo propuesto es, que la composición de la vegetación hasta el tiempo $t = t_h$ es de solo el estrato inferior y a partir de ese tiempo se inicia el estrato superior. Esta hipótesis es congruente con la evidencia experimental (p.ej. Wang *et al.*, 2010).

El modelo propuesto de la dinámica de las coberturas proyectivas del follaje puede aplicarse a “sucesiones” naturales (dinámicas del crecimiento), bajo las siguientes consideraciones:

1. Para plantaciones forestales o cultivos leñosos (p.ej. frutales), si no hay limpieza de hierbas y malezas, se puede usar un valor de t_h . En el caso de que se haga limpieza de hierbas y malezas, $t_h = 0$ y la cobertura total es igual a la del estrato superior (el estrato inferior no existe).
2. Para pastizales y cultivos no leñosos, $t_h = t_m$. Esta condición implica la no existencia del estrato superior (perspectiva de bosques).
3. Generalmente, si se define el valor de t_h se pueden considerar estratos inferiores específicos para un tipo de vegetación, o bien, suprimir un estrato cualquiera.

En lo general, para cualquier tipo de vegetación, la estimación del coeficiente evaporativo k define el máximo potencial del crecimiento sin asistencia humana. En caso de k , se incrementa artificialmente y la cobertura del follaje asociada al agua adicional solo puede sostenerse al mantener la fuente de agua. Para cultivos o plantaciones sin riego, la biomasa y follaje máximo, que son los que están en equilibrio con el clima, pueden ser menores a su potencial. Sin embargo, estas comunidades no pueden considerarse como clímax, a menos que se exploten completamente los recursos disponibles.

Riqueza de especies y grupos funcionales

Con el uso de una zonificación por regiones climáticas (Specht y Specht, 1989), Cuadro 4, Specht *et al.* (1991) y Specht y Specht (1993) desarrollaron relaciones entre el coeficiente evaporativo k (cm^{-1}) y la diversidad de especies (S , riqueza de plantas vasculares) en comunidades clímax:

Cuadro 4. Caracterización de las regiones climáticas. Fuente: Specht y Specht (1989).

Región Climática	Radiación solar global ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$)	Temperatura media anual ($^{\circ}$)	No. de meses de la estación de crecimiento del estrato superior por zona climática		
			Tropical	Subtropical	Templado
Tropical (monzón)	21.4	25.3	10	5	0
Subtropical	20	20.3	5	7	5
Templado cálido	17.1	15.5	0	4	6
Templado frío	14.5	11.8	0	1.0 - 2.0	6
Montano	14.2	6.9	0	0	0

Región tropical:

$$\begin{cases} \ln(S_T) = 2.19 + 34.79k, (n = 20, R^2 = 0.94) \\ \ln(S_{ES}) = 0.92 + 40.02k, (n = 29, R^2 = 0.98) \end{cases} \quad (12)$$

Región subtropical:

$$\begin{cases} \ln(S_T) = 2.54 + 28.10k, (n = 15, R^2 = 0.91) \\ \ln(S_{ES}) = 0.01 + 45.90k, (n = 9, R^2 = 0.93) \end{cases} \quad (13)$$

Región templada cálida:

$$\begin{cases} \ln(55 - S_T) = 4.55 - 64.23k, (n = 7, R^2 = 0.89) \\ \ln(S_{ES}) = 0.21 + 20.49k, (n = 16, R^2 = 0.71) \end{cases} \quad (14)$$

En el caso de la región templada cálida, el EI forma la mayor parte de la comunidad hasta la zona climática húmeda y después cae marcadamente al ser reemplazada por plantas no vasculares (criptógamas).

El número de especies del estrato inferior se calcula de la siguiente manera:

$$S_{EI} = S_T - S_{ES} \quad (15)$$

El estrato superior es el que determina, principalmente, la riqueza de plantas en la comunidad. Las especies del ES se relacionan cercanamente con las condiciones de humedad del suelo, con variaciones en la respuesta dependientes de la región climática en que se encuentren. La relación entre la productividad del dosel y la diversidad total de especies de la comunidad, requiere de la incorporación del estrato inferior. El EI recibe el remanente de la radiación solar incidente, después de la intercepción del ES, por lo que la fotosíntesis y la productividad de este estrato es limitada. La cantidad de energía solar recibida por el EI varía con la latitud y la CPF_{ES}. Generalmente, se recibe menos radiación por el EI en una comunidad cerrada, en comparación con una abierta.

La relación entre la riqueza de especies del estrato inferior (S_{EI}) es lineal, e inversamente proporcional a

CPF_{ES} (Specht *et al.*, 2006; Specht y Morgan, 1981). Este patrón se muestra en la sucesión pírca de una comunidad vegetal (Specht y Morgan, 1981), lo que muestra qué, a medida que el bosque tiende a la madurez, la diversidad de especies del EI disminuye y la del ES se incrementa.

Con el uso de las relaciones *k* – CPF, relaciones (8), tipo CPF = *c* + *dk*, se pueden despejar para *k* y sustituirlas en las relaciones (12) a (14), tipo S = exp(*e*+*fk*), con lo que se obtiene:

$$S = \exp(A + BxCPF) \quad (16)$$

donde A y B son constantes que se evalúan de las relaciones (8) y (12) a (14).

De la relación (16) es posible estimar la evolución de S (S_T, S_{ES}, S_{EI}) en función de la CPF (CPF_T, CPF_{ES}, CPF_{EI}).

Relaciones entre cobertura proyectiva foliar y riqueza especies

A partir de datos de muestreos en el Estado de México se obtuvo la información expuesta en la Figura 19, que muestra las relaciones entre CPF_{ES} y S para sucesiones en bosques (todos los tipos).

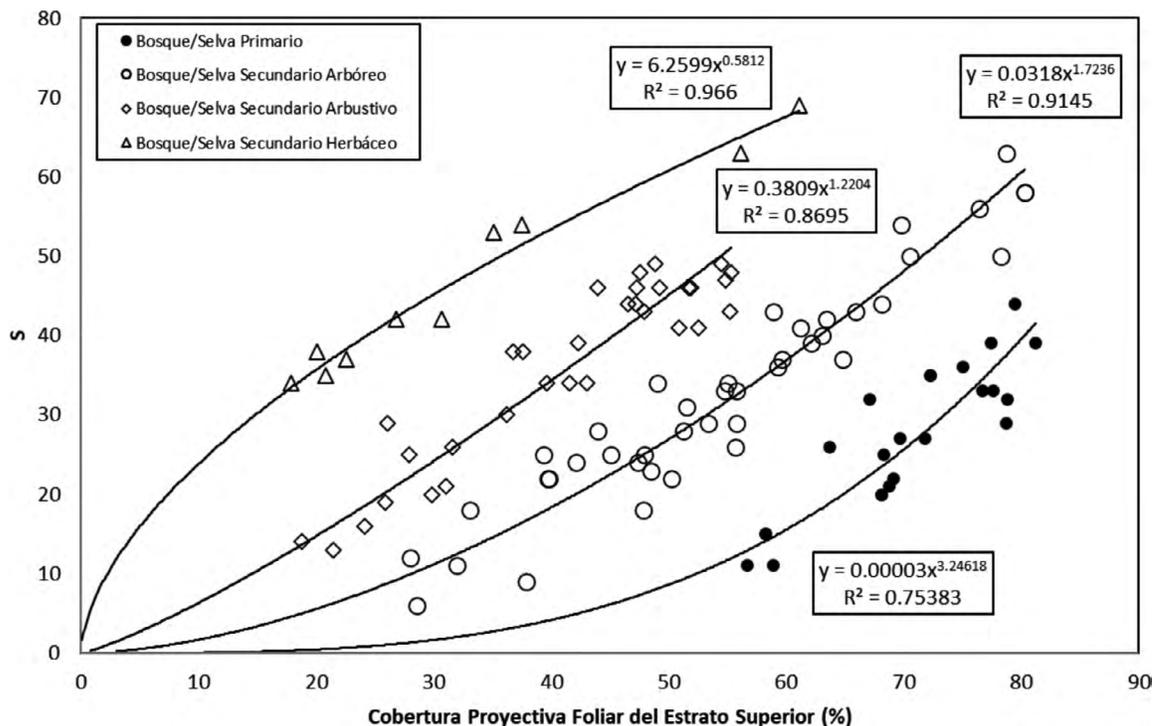


Figura 19. Relaciones entre CPF_{ES} versus S para las sucesiones de bosques en el Estado de México.

Las relaciones de la Figura 19 son del tipo:

$$S = A(CPF_{ES})^B \quad (17)$$

Los parámetros A y B de las relaciones de la Figura 17 están relacionados entre sí, tal como se muestra en la Figura 20.

que difiere de la ecuación (16) definida previamente.

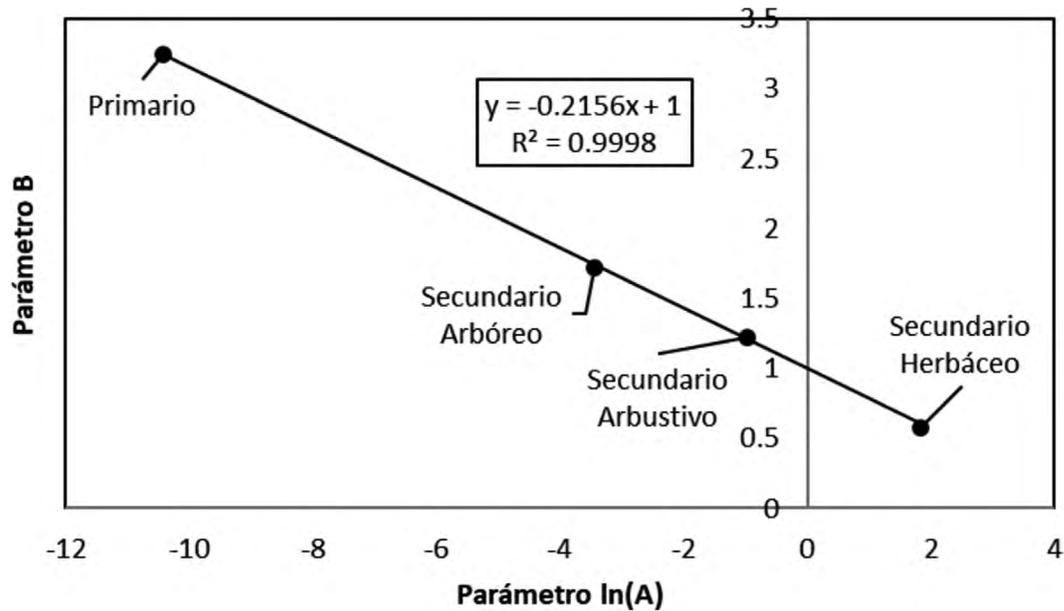


Figura 20. Relación entre los parámetros A y B de las fases de sucesión de bosques.

La Figura 21 muestra la relación entre los cultivos, pastizales y matorrales. parámetros A y B de las relaciones $CPF_{ES}-S$ para

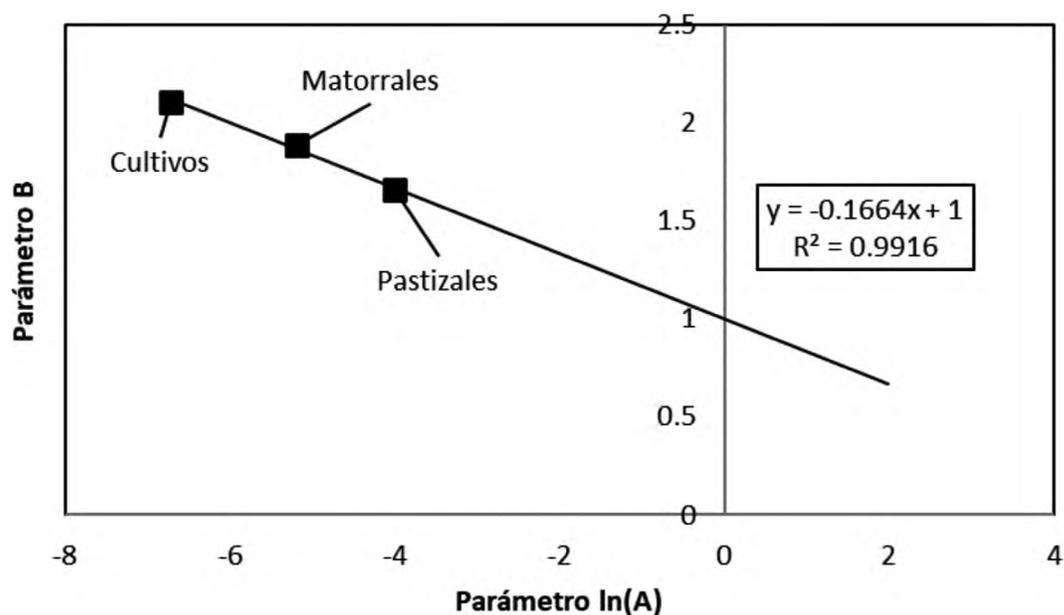


Figura 21. Relación entre los parámetros A y B de cultivos, pastizales y matorrales.

Relación entre riqueza de especies y de grupos funcionales

La riqueza de especies de plantas vasculares (S) puede obtenerse a partir del uso de la riqueza de grupos funcionales de plantas vasculares (Sg). Una clasificación que se utiliza para definir grupos funcionales es la de Gillison (2002, 2006) y, Gillison y Carpenter (1997), en donde se describe a cada especie como un modelo funcional de dos componentes: su estructura fotosintética y su sistema vascular de

soporte. La estructura fotosintética se caracteriza de acuerdo con la unidad foliar funcional más repetitiva, atendiendo a su tamaño, inclinación, clorotipo y forma. El sistema vascular de soporte se describe con base en las formas de vida de Raunkiær y una clasificación de sistemas radicales adventicios.

La relación entre S y Sg para una clase de USyV es de tipo lineal (Sánchez-Sánchez *et al.*, 2021): $S = g + hSg$, ver Figura 22 para ejemplos.

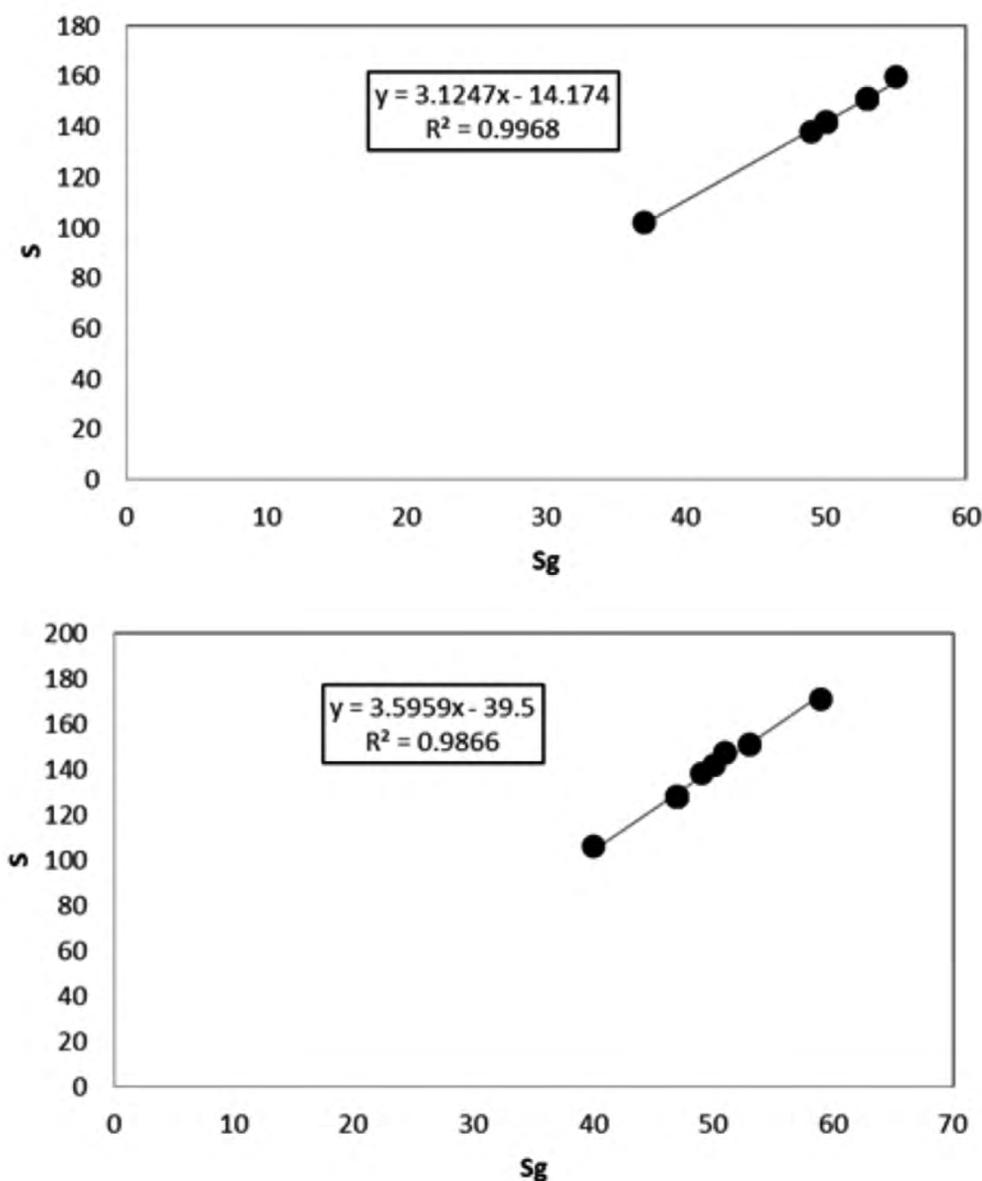


Figura 22. Relaciones entre Sg y S para diferentes clases de USyV.

Biomasa subterránea viva

La biomasa subterránea viva (B_{sv}) se estima a partir de la biomasa aérea viva (B_{av}) de acuerdo con la relación (Cheng y Niklas, 2007):

$$B_{sv} = 0.519B_{av}^{1.03} \quad (18)$$

La relación (18) es una actualización de la propuesta por Cairns *et al.* (1997), utilizada por de Jong *et al.* (2010) en los inventarios nacionales de emisiones de GEI en México. De ser necesario, puede utilizarse la relación de Cheng y Niklas, en función del tipo de vegetación.

Biomasa aérea muerta en pie, material leñoso caído y mantillo

La biomasa aérea muerta en pie (B_{am}), la biomasa leñosa caída (B_{lc}) y el mantillo sobre la superficie (B_{ms}), pueden caracterizarse, parcialmente, con el modelo de Smith y Heath (2002). En el caso del mantillo (B_{ms}), que suele dividirse en hojarasca (B_{hs}) y capa de fermentación (B_{fs}), el modelo se aplica a la suma de las capas individuales o a éstas.

Las estimaciones se realizan para dos condiciones (se usa B_{mm} para denotar todos los tipos de biomasa definidos): $B_{mm,i} < B_{mm,f}$ (crecimiento) y $B_{mm,i} > B_{mm,f}$ (decrecimiento).

Para el caso del crecimiento, el modelo está dado por:

$$B_{mm} = B_{mm,i} + (B_{mm,f} - B_{mm,i}) \left(\frac{a}{b + t} \right) \quad (19)$$

donde $a = (f_{cp})(B_{mm,f} - B_{mm,i})$ y f_{cp} es un factor de crecimiento potencial de B_{mm} ($f_{cp} > 1$). La constante b se estima de:

$$b = \frac{at_p}{(B_{mm,f} - B_{mm,i})} - t_p \quad (20)$$

Para el caso del decrecimiento, el modelo está dado por:

$$B_{mm} = c \exp\left(-\frac{t}{d}\right) \quad (21)$$

donde $c = B_{mm,i}$ y d se obtiene de:

$$d = \frac{t_p}{\ln\left(\frac{B_{mm,f}}{c}\right)} \quad (22)$$

La relación (21) no está definida para $B_{mm,f} = 0$, por lo que es necesario usar $B_{mm,f} = 0.01$.

Para el piso forestal (material leñoso caído más mantillo) Smith y Heath (2002) plantearon el modelo como la suma de la componente de crecimiento y decrecimiento, para simular los patrones observados (Covington, 1981; Yanai *et al.*, 2003). En el caso de MEJICO no hay información suficiente para realizar la tarea, por lo que se definieron patrones genéricos en función del crecimiento o decrecimiento.

La Figura 23 muestra un ejemplo del caso de crecimiento de B_{mm} y la Figura 24 de decrecimiento.

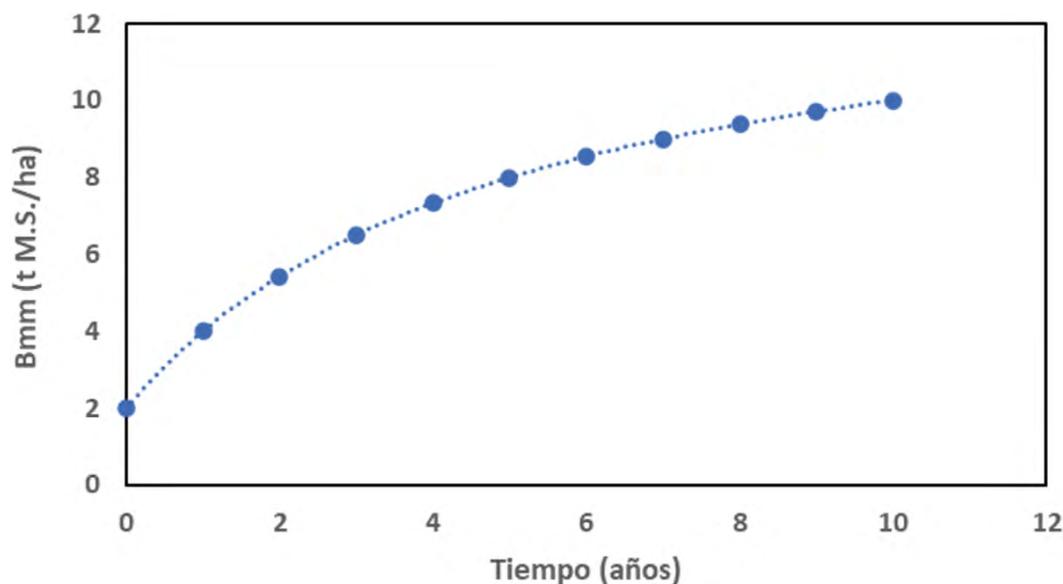


Figura 23. Ejemplo del caso de crecimiento de B_{mm} ($B_{mm,i} = 2$, $B_{mm,f} = 10$, $t_p = 10$, $f_{cp} = 1.5$).

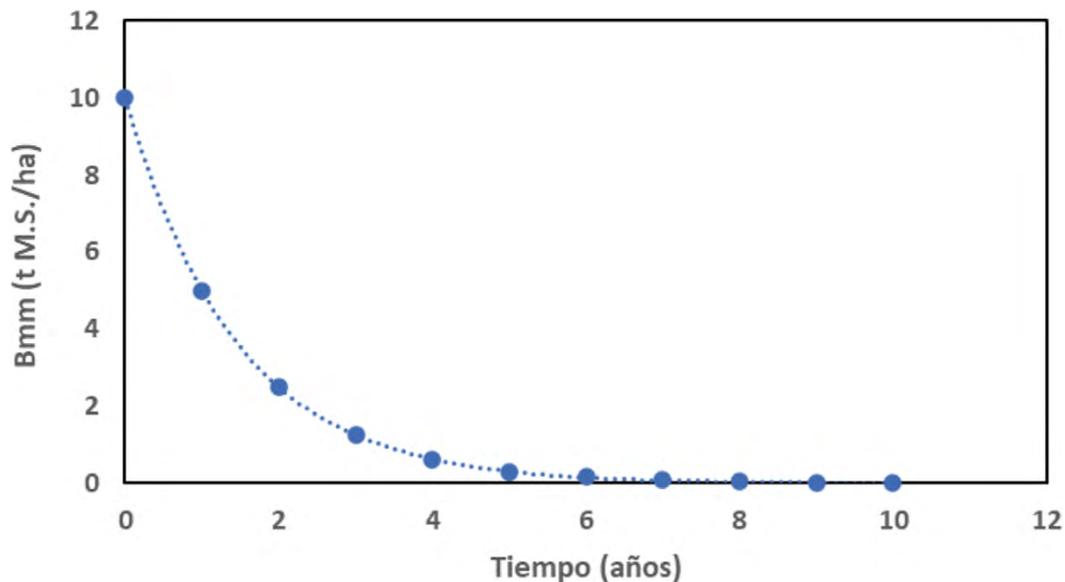


Figura 24. Ejemplo del caso de decrecimiento de Bmm ($B_{mm,i} = 10$, $B_{mm,f} = 0.01$, $t_p = 10$).

Biomasa subterránea muerta

La biomasa subterránea muerta (Bsm) se estima de la relación de Cheng y Niklas (2007), a través del uso de la biomasa aérea muerta (Bam), la cual puede ajustarse hacia arriba para definir el valor inicial de Bam, o bien, se puede usar el valor actual.

Carbono orgánico del suelo

La modelación de la dinámica del carbono orgánico de los suelos (COS) con modelos de procesos (*p.ej.* Coleman y Jenkinson, 1996), requiere de datos no disponibles en México, por lo que se ha propuesto el uso de parametrizaciones empíricas (Conant *et al.*, 2001; Poeplau *et al.*, 2011; West y Post, 2002), aunque con resultados mixtos (buenos y malos ajustes estadísticos). Como una primera aproximación, también se han propuesto otros enfoques de modelación, como los de tipo lineal y por factores (Ogle *et al.*, 2004, 2005).

Para tener patrones estandarizados de la dinámica del COS, se utilizan funciones de respuesta ante cambios típicos de USyV (West *et al.*, 2003), con Y como la tasa de cambio anual (%/año):

1. Conversión de bosque a agricultura.

$$Y = [8 \exp(-0.66t) + 2 \exp(-0.16t)] b \quad (23)$$

donde $b = 1.0 \pm 0.16$ para la media e intervalo de confianza al 95%. El tiempo de paso es de 15-50, años, con un valor típico de 20 años.

1. Labranza tradicional a labranza de conservación.

$$Y = -1.7a \exp \left[-0.5 \left(\frac{\ln \left(\frac{t}{x_0} \right)}{b} \right)^2 \right] \quad (24)$$

donde $a = 0.98 \pm 0.21$ para la media e intervalo de confianza al 95%, $x_0 = 4.0$ y $b = 0.6$. El tiempo de paso es 15-20 años, con valor típico de 20 años.

1. Conversión de agricultura a bosque

$$Y = -1.03a \exp \left[-0.5 \left(\frac{\ln \left(\frac{t}{x_0} \right)}{b} \right)^2 \right] \quad (25)$$

donde $a = 1.03 \pm 0.97$ para la media e intervalo de confianza al 95%, $x_0 = 14.0$ y $b = 0.55$. El tiempo de paso es 40-60 años, con un valor típico de 50 años.

La estimación del COS se realiza a partir de:

Caso $COS_i > COS_f$ (tipo conversión de bosque a agricultura).

$$COS = COS_i - COS_i \left(\frac{PA}{100} \right)^{\left[\frac{1 - \frac{COS_f}{COS_i}}{\frac{PA t_p}{100}} \right]} \quad (26)$$

donde PA está definida por:

$$PA = \sum_0^t Y \quad (27)$$

y PA_{t_p} está definida por:

$$PA_{t_p} = \sum_0^{t_p} Y \quad (28)$$

Caso $COS,i < COS,f$ (labranza convencional a labranza de conservación; agricultura a bosque).

$$COS = COS,i + COS,i \left(\frac{PA}{100} \right) \left[\frac{1 - \frac{COS,f}{COS,i}}{\frac{PA_{t_p}}{100}} \right] \quad (29)$$

donde PA está definida por:

$$PA = \sum_1^t Y \quad (30)$$

y PA_{t_p} está definida por:

$$PA_{t_p} = \sum_1^{t_p} Y \quad (31)$$

Para el caso de la relación (29), el caso $COS,i = 0$ no está definido, por lo que se utiliza $COS,i = 0.01$. Para la situación de $COS,i < COS,f$, la relación (24) se utiliza para $t_p \leq 30$ y la relación (25) para $t_p > 20$.

En la Figura 25 y 26 se muestran ejemplos de la evolución temporal del COS.

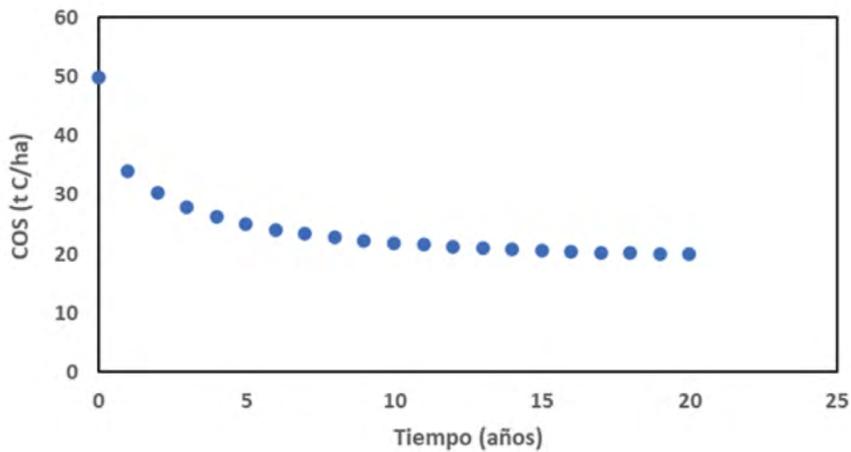


Figura 25. Ejemplo de $COS,i > COS,f$ ($COS,i = 50$, $COS,f = 20$, $t_p = 20$).

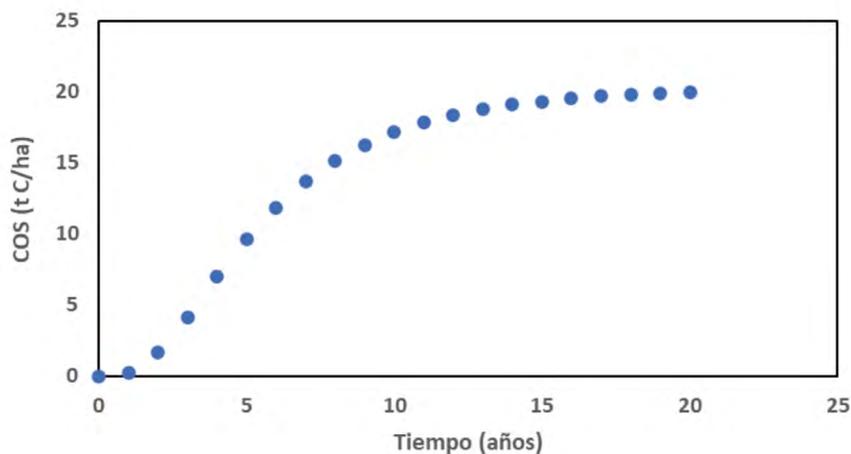


Figura 26. Ejemplo de $COS,i < COS,f$ ($COS,i = 0.01$, $COS,f = 20$, $t_p = 20$).

Heath *et al.* (2002) no encontraron evidencia concluyente de cambios en el COS debidos a la extracción maderable de bosques y su regeneración inmediata, por lo que se pueden modelar procesos complejos del COS en forma simple.

Coefficiente de escurrimiento

El coeficiente de escurrimiento (Q/P, Q = Escurrimiento, P = Precipitación) define la respuesta hidrológica ante un cambio de USyV. Asimismo, la erosión (E) del suelo puede ponerse en función de Q/P. En lo siguiente, se propone un modelo para estimar Q/P siguiendo los desarrollos de modelos de erosión (Renard *et al.*, 1991; USDA-ARS, 2008; Wischmeier y Smith, 1978) y otros conceptos.

El modelo de Q/P está definido por:

$$\frac{Q}{P} = (FCPF)(FP)(FG) \tag{32}$$

FCPF es un factor que se define en función de la CPF (CPF_T) de acuerdo con los modelos empíricos revisados por Duran y Rodríguez (2008, 2009). En la Figura 27 se muestran patrones hipotéticos de la relación CPF – Q/P (Rogers y Schumm, 1991). Los patrones iniciales de Q/P, hasta un valor aproximado de CPF = 20%, muestran patrones crecientes (Hartanto *et al.*, 2003; Nunes *et al.*, 2011; Roger y Schumm, 1991), decrecientes (Cerde, 1998; Garcia-Estringana *et al.*, 2010; McIvor *et al.*, 1995) o en meseta (Shit *et al.*, 2012; Vásquez-Méndez, *et al.*, 2010).

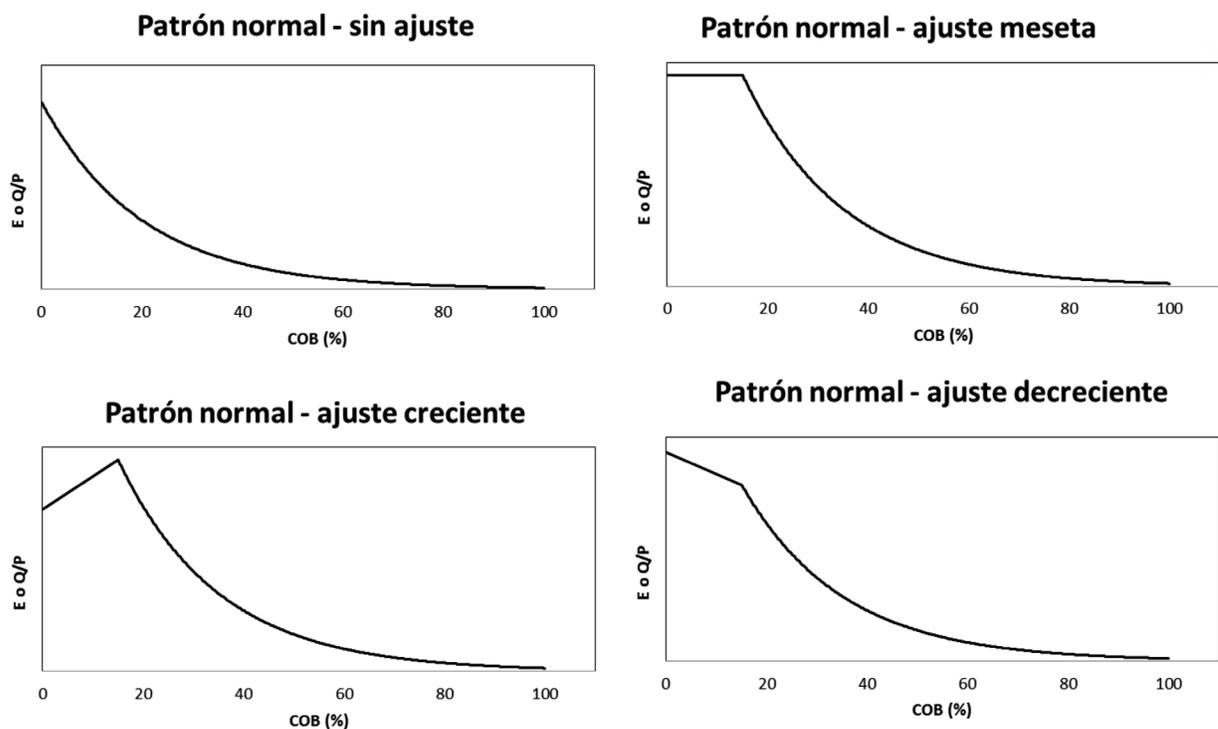


Figura 27. Patrones hipotéticos entre COB-E o COB-(Q/P). Adaptada de Rogers y Schumm (1991).

Para la región de CPF ≤ 20, el valor inicial de Q/P está en función de la textura del suelo (Cuadro 5), para el caso de CPF = 0 (suelo desnudo).

Cuadro 5. (Q/P)_{0t} para texturas del suelo.

Textura del suelo	(Q/P) _{0t}
Gruesa	0.20
Media	0.35
Fina	0.60

El valor de $(Q/P)_0$, para CPF = 0 (suelo desnudo), estará dado por:

$$\left(\frac{Q}{P}\right)_0 = \left(\frac{Q}{P}\right)_{0t} (1.4 - 0.2MO) \quad (33)$$

El modelo para FCPF, caso de CPF ≤ 20, está dado por:

$$FCPF = \left(\frac{Q}{P}\right)_0 + cCPF \quad (34)$$

donde c está dado por:

$$c = \frac{\left(\frac{Q}{P}\right)_{20} - \left(\frac{Q}{P}\right)_0}{20} \quad (35)$$

$$\left(\frac{Q}{P}\right)_{20} = \left(\frac{Q}{P}\right)_0 FA \quad (36)$$

donde FA es un factor de ajuste, FA = 0.95 por defecto. El modelo para FCPF, caso de CPF > 20, está dado por:

$$FCPF = \left[\frac{\left(\frac{Q}{P}\right)_{20}}{\exp(-20b)} \right] \exp(-bCPF) \quad (37)$$

donde b está dado por:

$$b = \frac{\ln\left[\left(\frac{Q}{P}\right)_{20}\right] - \ln\left[\left(\frac{Q}{P}\right)_{100}\right]}{80} \quad (38)$$

El valor de $(Q/P)_{100}$ corresponde al caso de CPF = 100%. El Cuadro 6 muestra valores estimados para diferentes clases de USyV, para usarse como guía en las estimaciones. Estos valores son aproximaciones iniciales para el modelado.

Cuadro 6. $(Q/P)_{100}$ para diferentes clases de USyV.

Uso del suelo y vegetación	$(Q/P)_{100}$	Observación
Bosque	0.05	Con estrato inferior desarrollado
Selva	0.02	Con estratos múltiples
Reforestaciones / forestaciones (monocultivos)	0.10	Uso de una sola especie o pocas
Plantaciones sin malezas o estrato herbáceo	0.20	Prácticas de deshierbe
Plantación con malezas o estrato herbáceo	0.10	Sin prácticas de deshierbe
Matorrales	0.25	Condición natural
Pastizales	0.08	Naturales, inducidos o cultivados
Cultivos anuales	0.30	Cultivos de un solo ciclo, con suelo en descanso
Cultivos perennes herbáceos	0.15	Cobertura del suelo todo el año
Cultivos arbustivos sin malezas o estrato herbáceo	0.30	Prácticas de deshierbe
Cultivos arbustivos con malezas o estrato herbáceo	0.20	Sin prácticas de deshierbe
Cultivos arbóreos sin malezas o estrato herbáceo	0.25	Prácticas de deshierbe
Cultivos arbóreos con malezas o estrato herbáceo	0.15	Sin prácticas de deshierbe

El factor de pendiente (FP) está dado por:

$$FP = \left(\frac{p\%}{9}\right)^{0.25} \quad (39)$$

donde $p\%$ es la pendiente del terreno (en %).

Finalmente, el factor de geoforma (FG) se define en el Cuadro 7, de acuerdo con las geoformas de la Figura 28.

Cuadro 7. Factor de ajuste de geoformas.

Patrón de la Geoforma	FG
Uniforme	1.00
Convexo	1.25
Cóncavo	0.20
Complejo Convexo – Cóncavo	0.35
Complejo Cóncavo - Convexo	0.30

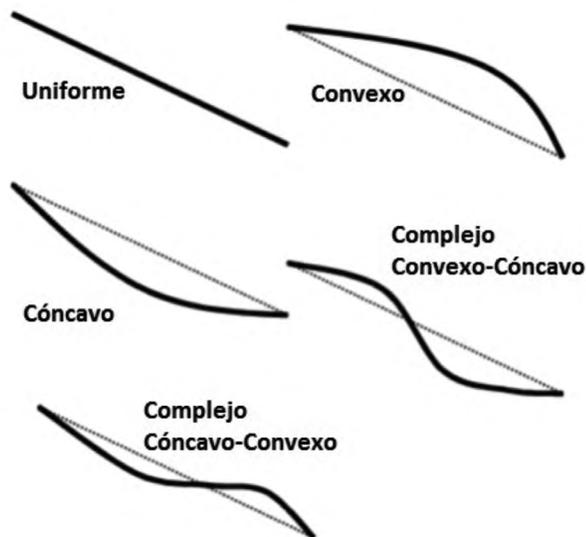


Figura 28. Geoformas usadas en el factor de ajuste.

El modelo de (Q/P) permite estimar los flujos (Q), dadas las estimaciones de la precipitación (P), y así realizar balances hidrológicos para estimar la recarga (y flujo subsuperficial) de los acuíferos. El modelo está en función de la evolución temporal de CPF, la cual puede modelarse de la biomasa aérea viva.

Para la relación del coeficiente de escurrimiento con la erosión ($t\ ha^{-1}$), se utiliza la relación de Maetens *et al.* (2012) adaptada:

$$E = 251.9 \left(\frac{Q}{P}\right)^{1.626} \quad (40)$$

El transporte de sedimentos producto de la erosión del suelo puede analizarse en función del tiempo de transporte (Fernandez *et al.*, 2003), que puede ponerse en función de la distancia recorrida (Parsons y Stromberg, 1998). De esta forma, la tasa de transporte de sedimentos (TTS) está dada por (Knight, 1998):

$$TTS = \exp(-0.05D) \quad (41)$$

donde D (m) es la distancia recorrida por los sedimentos y $0 \leq TTS \leq 1$.

COMENTARIOS FINALES

MEJICO se presentó en sus diferentes módulos de almacenes del carbono en clases de USyV. El modelo se planteó con la finalidad de parametrizarse con información disponible o estimada fácilmente en las aplicaciones. Adicionalmente, la modelación de la riqueza de especies (y grupos funcionales) se acopló a la evolución de la CPF. Algo similar se realizó para el coeficiente de escurrimiento y la erosión de los suelos. MEJICO modela la dinámica del carbono, el agua y la diversidad vegetal, permitiendo una visión integral de los servicios ecosistémicos.

Desde la perspectiva de la Iniciativa del Banco Mexicano del Carbono del Programa Mexicano del Carbono, MEJICO permite analizar el potencial de diferentes estrategias de intervención.

RECONOCIMIENTO

El autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo a través del FORDECYT-PRONACES para realizar este trabajo mediante el financiamiento al proyecto

319069 “Resiliencia y estabilidad socioecológica de la cafecultura mexicana bajo sombra: hacia nuevos paradigmas”

LITERATURA CITADA

- Asner, G. P., J. M. O. Scurlock and J. A. Hicke. 2003. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography* 12:191-205.
- Cairns, M. A., S. Brown, E. H. Helmer and G. A. Baumgardner. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111: 1–11.
- Casiano-Domínguez, M. y F. Paz-Pellat. 2017. Estructura anidada de actividades para la estimación de costos de oportunidad para REDD+ y RETUS. *Elementos para Políticas Públicas* 1:103-1124.
- Casiano-Domínguez, M. y F. Paz-Pellat. 2019. Datos multi-escala para inventarios de gases de efecto invernadero en los sistemas agrícolas de México. *Elementos para Políticas Públicas* 3:83-104.
- Cerda, A. 1998. The influence of geomorphological position and vegetation cover on the erosional and hydrological processes on a Mediterranean hillslope. *Hydrological Processes* 12:661-671.
- Chapman, D. G. 1961 Statistical problems in population dynamic. *Proceedings of the 4th Berkeley symposium on mathematical statistics and probability*. University of California Press. Berkeley, USA. pp. 153-186.
- Cheng, D. L. and K. J. Niklas. 2007. Above- and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities. *Annals of Botany* 99: 95-102.
- Coleman, K. and S. D. Jenkinson. 1996. RothC-26.3: a model of the turnover of carbon in soil. pp. 237-246. *In*: Powlson, D. S., P. Smith and J. U. Smith (eds.). *Evaluation of Soil Organic Matter Models using Existing Long-term Datasets*. Springer-Verlag. Berlin.
- Conant, R. T., K. Paustian and E. T. Elliot. 2001. Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications* 11:343-355.
- Covalada, S., F. Paz y B. de Jong. 2019a. Modelos de estados y transiciones para los almacenes de carbono de las principales regiones de Chiapas, México. *Elementos para Políticas Públicas* 3:183-226.
- Covalada, S., F. Paz y A. Ranero. 2016. Carbono edáfico en Chiapas: planteamiento de políticas públicas de mitigación de emisiones. *Terra Latinoamericana* 34:97-112.
- Covalada, S., F. Paz y A. Ranero. 2017. Propuesta de escenarios de intervención para REDD+ y RETUS a nivel regional en el estado de Chiapas, México. *Elementos para Políticas Públicas* 1:87-102.

- Covaleda, S., F. Paz-Pellat y A. Ranero. 2018. Escenarios de mitigación de emisiones para el sector rural del Estado de Chiapas utilizando modelos de estados y transiciones. *Madera y Bosques* 24: e2401897. DOI:21829/myb.2018.2401897
- Covaleda, S., F. Paz-Pellat, A. Ranero-Puig, M. I. Marín-Sosa, M. Casiano-Domínguez, B. de Jong, J. D. Etchevers-Barra y A. Velázquez-Rodríguez. 2019b. Capítulo 24: Escenarios asociados al ciclo del carbono y sus interacciones: estado de Chiapas. pp. 573-602. En: Paz-Pellat, F., J. M. Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos y A. S. Velázquez-Rodríguez. *Estado del Ciclo del Carbono en México: Agenda Azul y Verde*. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México.
- Covington, W. W. 1981. Changes in the forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology* 62:41-48.
- DCCEE. 2012. Australian National Greenhouse Accounts. National Inventory Report 2010. Department of Climate Change and Energy Efficiency. Australian Government. 244 p.
- de Jong, B., C. Anaya, O. Masera, M. Olguín, F. Paz, J. Etchevers, R. D. Martínez, G. Guerrero and C. Balbontín. 2010. Greenhouse gas emissions between 1993 and 2002 from land-use change and forestry in Mexico. *Forest Ecology and Management* 260:1689-1701.
- Duran, V. H. and C. R. Rodríguez. 2008. Soil-erosion and runoff prevention by plant covers: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 28:65-86.
- Duran, V. H. and C. R. Rodríguez. 2009. Soil-erosion and runoff prevention by plant covers. pp. 785-811. *In: Lichtfouse, E. et al.* (eds.). *A review: Sustainable Agriculture*. Springer-Verlag. Germany.
- Fernandez, C., J. Q. Wu, D. K. McCool and C. O. Stöckle. 2003. Estimating water erosion and sediment yield with GISS, RUSLE and SEDD. *Journal of Soil and Water Conservation* 58:128-136.
- García, O. 2005. Unifying sigmoid univariate growth equations. *FBMIS* 1:66-68.
- García-Estringana, P., N. Alonso-Blázquez, M. J. Marques, R. Bienes and J. Alegre. 2010. Direct and indirect effect of Mediterranean vegetation on runoff and soil loss. *European Journal of Soil Science* 61:174-185. DOI:10.1111/j.1365-2389.2009.01221.x.
- Ghilardi, A., G. Guerrero and O. Masera. 2009. A GIS-based methodology for highlighting fuelwood supply/demand imbalances at the local level: a case study for Central Mexico. *Biomass and Bioenergy* 33: 957-972.
- Gillison, A. N. 2002. A generic, computer assisted method for rapid vegetation classification and survey: tropical and temperate case studies. *Conservation Ecology* 6:3.
- Gillison, A. N. 2006. A field manual for rapid vegetation classification and survey for general purposes. CIFOR. Jakarta, Indonesia. 85 p.
- Gillison, A. N. and G. Carpenter. 1997. A generic plant functional attribute set and grammar for dynamic vegetation description and analysis. *Functional Biology* 11: 775-783.
- González-Hernández, M. P., F. J. Silva-Pando and M. Casal-Jiménez. 1998. Production patterns of understory layers in several Galician (NW Spain) woodlands. Seasonality, net productivity and renewal rates. *Forest Ecology and Management* 109: 251-259.
- Gower, S. T., H. L. Gholz, K. Nakane and V. C. Baldwin. 1994. Production and allocation patterns of pine forests. *Ecological Bulletins* 43:115-135.
- Groove, T.S. . 1988. Growth responses of trees and understory to applied nitrogen and phosphorus in Karri (*Eucalyptus diversicolor*) forest. *Forest Ecology and Management* 23:87-103.
- Hartanto, H., R. Prabhu, A. S. E. Widayat and C. Asdak. 2003. Factors affecting runoff and soil erosion: plot level soil loss monitoring for assessment sustainability of forest management. *Forest Ecology and Management* 180:361-374.
- Heath, L. S., R. A. Birdsey and D. W. Williams. 2002. Methodology for estimating soil carbon for the forest carbon budget model of the United States, 2001. *Environmental Pollution* 116:373-380.
- IPCC. 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry. Edited by Jim Penman, Michael Gytarsky, Taka Hiraishi, Thelma Krug, Dina Kruger, Riitta Pipatti, Leandro Buendia, Kyoko Miwa, Todd Ngara, Kiyoto Tanabe and Fabian Wagner. Institute for Global Environmental Strategies (IGES) for the IPCC. Japan. 590 p.
- IPCC. 2006. Agriculture, forestry and other land use IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. *In: Eggleston, H. S., L. Buendía., K. Miwa., T. Ngara and K. Tanabe* (eds.). Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme. Institute for Global Environmental Strategies. Hayama, Japan.
- Knight, S. 1998. ESFM Project: water quality and quantity for the upper and lower North East, Southern RFA regions. NSW Comprehensive Regional Assessments. Project Number NA 61/ESFM. Sidney, Australia. 152 p.
- Koya, P. R. and A. T. Goshu. 2013. Generalized mathematical model for biological growths. *Open Journal of Modelling and Simulation* 1:42-53.
- Kurz, W. A., and M. J. Apps. 1999. A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector. *Ecological Applications* 9: 526-547.
- Kurz, W. A., B. de Jong, M. Olguín, F. Paz, G. Ángeles-Pérez, C. E. Zermeño-Benítez, C. Smith, G. Stinson y R. Birdsey. 2012. Modelling forest carbon budgets in Mexico: progress and challenges. pp. 793-796. En: Paz, F. y R. Cuevas (eds.). *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2011*. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano. Texcoco, Estado de México, México.

- Kurz, W. A., M. J. Apps, T. M. Webb and P. J. McNamee. 1993. Carbon budget of the Canadian forest sector. Phase I. Simulation 61: 139-144.
- Long, J. N. and J. Turner. 1975. Aboveground biomass of understory and overstorey in an age sequence of four Douglas-fir stands. *Journal of Applied Ecology* 12: 179-188.
- Macfarlane, C., T. Lardner, K. Pattersb and A. H. Grigg. 2010. A new model for predicting understory leaf area biomass in eucalypt forest to test the ecohydrological equilibrium theory. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 371-379.
- Maetens, W., M. Vanmaercke, J. Poesen, B. Jankauskas, G. Jankauskiene and I. Ionita. 2012. Effects of land use on annual runoff and soil loss in Europe and the Mediterranean: a meta-analysis of plot data. *Progress in Physical Geography* 36:599-653.
- Masera, O., A. Ghilardi, R. Drigo and M. A. Trossero. 2006. WISDOM: a GIS-based supply demand mapping tool for wood fuel management. *Biomass and Bioenergy* 30: 618-637.
- Masera, O. R., J. F. Garza-Caligaris, M. Kanninen, T. Karjalainen, J. Liski, G. J. Nabuurs, A. Pussinen, B. H. J. de Jong and G. M. J. Mohren. 2003. Modeling carbon sequestration in afforestation, agroforestry and forest management projects: the CO₂FIX V.2 approach. *Ecological Modelling* 164: 177-199.
- Mason, E. G. 1996. Planning forest establishment operations with a computerized decision-support system: a case study analysis of decision-making over full rotation. *New Zealand Journal of Forestry Science* 26:222-234.
- McIvor, J. G., J. Williams and C. J. Gardener. 1995. Pasture management influences runoff and soil loss in the semi-arid tropic. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 35:55-65.
- Mohren, G. M. J. and C. G. M. K. Goldewijk. 1990. CO₂FIX: A dynamic model of the CO₂-fixation in forest stands. Model documentation and listing. Research Institute for Forestry and Urban Ecology. Wageningen, The Netherlands.
- Nabuurs, G. J., J. F. Garza-Caligaris, M. Kanninen, T. Karjalainen, T. Lapvetelainen, J. Liski, O. Masera, G. M. J. Mohren, M. Olgin, A. Pussinen and M. J. Schelhaas. 2002. CO₂FIX V2.0. Manual of a modeling framework for quantifying carbon sequestration in forest ecosystems and wood products. ALTE-RRA Report 445. Wageningen, The Netherlands. 48 p.
- Neilson, R. P. 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications* 5: 362-385.
- Nunes, A. N., A. C. de Almeida and C. O. A. Coelho. 2011. Impacts of land use and cover type on runoff and soil erosion in a marginal area of Portugal. *Applied Geography* 31:687-699.
- Ogle, S. M., F. J. Breidt and K. Paustian. 2005. Agricultural management impacts on soil organic carbon storage under moist and dry climatic conditions of temperate and tropical regions. *Biogeochemistry* 72:87-121.
- Ogle, S. M., R. T. Conant and K. Paustian. 2004. Deriving grassland management factors for a carbon accounting method developed by the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Environmental Management* 33:474-484.
- Parsons, A. J. and S. G. L. Stromberg. 1998. Experimental analysis of size and distance travel of unconstrained particles in interrill flow. *Water Resources Research* 34:2377-2388.
- Paz-Pellat, F. 2018. Estimación de la cobertura aérea de la vegetación herbácea usando sensores remotos. *Terra Latinoamericana* 36:239-259.
- Paz, F. y A. Beltrán. 2014. Evaluación de los servicios ambientales hidrológicos de predios apoyados por PROBOSQUE en el Estado de México y su asociación al carbono forestal. pp. 492-500. En: Paz, F. y J. Wong (eds.). *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2014*. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México.
- Paz, F., B. de Jong, M. I. Marín, F. Ibarra, M. Reyes, F. Pascual y E. Medrano. 2019. Implementación multi-escala del mecanismo REDD+: Una prueba de concepto en Chiapas, México. *Elementos para Políticas Públicas* 3:227-256.
- Paz, F., S. Covalada., A. Ranero., X. Ugarte., E. Esquivel., M.I. Marín., R. Cuevas., B. de Jong y J.D. Etchevers. 2012. Estudio de Factibilidad para el mecanismo REDD+ en Chiapas. http://www.pmc carbono.org/pmc/proyectos/CI_Factibilidad_REDD+.php (Consulta: febrero 03, 2021).
- Paz-Pellat, F., V. M. Romero-Benítez, J. A. Argumedo-Espinoza, M. Bolaños-González, B. de Jong, J. C. de la Cruz-Cabrera y A. Velázquez-Rodríguez. 2019. Capítulo 23: Dinámica del uso del suelo y vegetación. pp. 529-572. En: Paz-Pellat, F., J. M. Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos y A. S. Velázquez-Rodríguez. *Estado del Ciclo del Carbono en México: Agenda Azul y Verde*. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México.
- Poeplau, C., A. Don, L. Vesterdal, J. Leifeld, B. Van Wesemael, J. Schumacher and A. Gensior. 2011. Temporal dynamics of soil organic carbon after land-use change in the temperate zone – carbon response functions as a model approach. *Global Change Biology* 17:2415-2427.
- Renard, K. G., G. R. Foster, G. A. Weesies and J. R. Porter. 1991. RUSLE: revised universal soil loss equation. *Journal of Soil and Water Conservation* 46:30-33.
- Richards, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10:290-300.
- Richards, G. P. and C. Brack. 2004. A continental biomass stock and stock change estimation approach for Australia. *Australian Forestry* 67: 284-288.
- Ricker, W. E. 1979. Growth rates and models. *Fish Physiology* 8:677-743.

- Riegel, G. M., R. F. Miller and W. C. Krueger. 1992. Competition for resources between understory vegetation and overstorey *Pinus ponderosa* in Northeastern Oregon. *Ecological Applications* 2: 71-85.
- Rogers, R. D. and S. A. Schumm. 1991. The effect of sparse vegetation on erosion and sediment yield. *Journal of Hydrology* 123:19-24.
- Ryan, M. G., D. Binkley and J. H. Fownes. 1997. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in Ecological Research* 27:213-262.
- Sánchez-Sánchez, C., F. Paz-Pellat, P. Hernández de la Rosa, A. S. Velázquez-Rodríguez, H. Vibrans, J. Vargas-Hernández, J. I. Valdez-Hernández y J. R. Valdez Lazalde. 2021. Riqueza de especies y tipos funcionales: su relación en bosques de oyamel del Monte Tláloc, Estado de México. *Madera y Bosques*. DOI:10.21829/myb.2021.2742427.
- Schelhaas, M. J., P. W. van Esch, T. A. Groen, B. H. J. de Jong, M. Kanninen, J. Liski, O. Maser, G. M. J. Mohren, G. J. Nabuurs, T. Palosuo, L. Pedroni, A. Vallejo and T. Vilén. 2004. CO2FIX V 3.1 – A modeling framework for quantifying carbon sequestration in forest ecosystems. *ALTERRA Report* 1068. Wageningen, The Netherlands.
- Shit, P. K., G. S. Bhunia and R. Maiti. 2012. Effect of vegetation cover on sediment yield: an empirical study through plants experiment. *Journal of Environment and Earth Science* 2:32-40.
- Smith, J. E. and L. S. Heath. 2002. A model of forest floor carbon mass of United States forest types. *Research Paper NE-722*. Northeastern Research Station. Forest Service. United States Department of Agriculture. Delaware, OH. 37 p.
- Snowdon, P. 2002. Modeling type 1 and type 2 growth responses in plantations after application of fertilizer and other silvicultural treatments. *Forest Ecology and Management* 163: 229-244.
- Specht, A. and R. L. Specht. 1993. Species richness and canopy productivity of Australian plant communities. *Biodiversity and conservation* 2:152-167.
- Specht, R. L. 1972. Water use by perennial evergreen plant communities in Australia and Papua New Guinea. *Australian Journal of Botany* 20:273-299.
- Specht, R. L. 2000. Savannah woodland vegetation in the South-East District of South Australia: the influence of evaporative aerodynamics on the foliage structure of the understory invaded by introduced annuals. *Austral Ecology* 26:588-599.
- Specht, R. L. 2009. Structure and species richness in wetland continua on sandy soils in subtropical and tropical Australia. *Austral Ecology* 34:761-772.
- Specht, R. L. and D. G. Morgan. 1981. The balance between the foliage projective covers of overstorey and understory strata in Australian vegetation. *Australian Journal of Ecology* 6:193-202.
- Specht, R. L. and A. Specht. 1989. Canopy structure in *Eucalyptus* – dominated communities in Australia along climatic gradients. *Acta Oecologica* 10:191-213.
- Specht, R. L. and M. J. Tyler. 2010. The species richness of vascular plants and amphibia in major plant communities in temperate to tropical Australia: relationship with annual biomass production. *International Journal of Ecology* 1-17. DOI:10.1155/2010/635852.
- Specht, R. L. and R. Jones. 1971. A comparison of the water use by heath vegetation at Frankestod, Victoria, and Dark Island Soak, South Australia. *Australian Journal of Botany* 19:311-326.
- Specht, R. L., G. Batiannoff and R. D. Reeves. 2006. Vegetation structure and biodiversity along the Eucalypt Forest to rain forest continuum on the serpentinite soil catena in a subhumid area of Central Queensland, Australia. *Austral Ecology* 32:394-407.
- Specht, R. L., H. T. Clifford, M. Arianoutson, L. H. Bird, M. P. Bolton, P. I. Forster, R. I. Grundy, E. E. Hegarty and A. Specht. 1991. Structure, floristics and species richness of plant communities in Southeast Queensland. *Proceedings of the Royal Society of Queensland* 101:27-78.
- Stringham, T. K., W. C. Krueger and P. L. Shaver. 2001. States, transitions and thresholds: Further refinement for rangeland applications. *Special Report* 1024. Agricultural Experiment Station Oregon State University Corvallis. OR, USA.
- Tausch, R. J. and P. T. Tueller. 1990. Foliage biomass and cover relationships between tree- and shrub-dominated communities in pinyon-juniper woodlands. *Great Basin Naturalist* 5: 121-134.
- Tausch, R. J., N. E. West and A. A. Nabi. 1981. Tree age and dominance patterns in Great Basin pinyon-juniper woodlands. *J. Range Manage* 34: 259-64.
- Tinoco-Rueda, J. A., J. Etchevers-Barra, F. Paz-Pellat y M. Olguín-Álvarez. 2012. Uso del modelo CBM-CFS3 para la simulación de la dinámica del carbono en la Sierra Mazateca de Oaxaca. pp. 448-453. En: Paz, F. y R. Cuevas (eds.). *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2011*. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano. Texcoco, Estado de México, México.
- USDA-ARS. 2008. Revised Universal Soil Loss Equation Version 2. User's Reference Guide (Draft). USA – Agricultural Research Service. Washington, D.C.
- Vásquez-Méndez, R., E. Ventura-Ramos, K. Oleschko, L. Hernandez-Sandoval, J. F. Parrot and M. A. Nearing. 2010. Soil erosion and runoff in different vegetation patches from semiarid Central Mexico. *Catena* 80:162-169.
- Wang, K., R. Shao and Z. Shanguan. 2010. Change in species richness and community productivity during succession on the loess plateau (China). *Polish Journal of Ecology* 58:549-558.
- Waring, R. H., K. Newman and J. Bell. 1981. Efficiency of tree crowns and stemwood production at different canopy leaf densities. *Forestry* 54:129-137.

-
- Waterworth, R. M., G. P. Richards, C. L. Brack and D. M. W. Evans. 2007. A generalized hybrid process-empirical model for predicting plantation forest growth. *Forest Ecology and Management* 238: 231-243.
- West, T. O. and W. M. Post. 2002. Soil organic carbon sequestration rates by tillage and crop rotation: a global data analysis. *Soil Science Society of America Journal* 66:1930-1946.
- West, T. O., G. Marland, A. W. King, W. M. Post, A. K. Jain and K. Andrasko. 2003. Carbon management response curves: estimates of temporal soil carbon dynamics. *Environmental Management* 33:507-518.
- White, D. A., M. Battaglia, D. S. Meudham, D. S. Crombte, J. Kinai and J. F. McGrath. 2010. Observed and modeled leaf area index in *Eucalyptus globulus* plantations: tests of the optimality and equilibrium hypothesis. *Tree Physiology* 30:831-844. DOI:10.1093/treephys/tpq037.
- Wischmeier, M. H. and D. D. Smith. 1978. Predicting rainfall erosion losses. *A Guide to Conservation Planning*. USDA Handbook 537. U.S. Gov. Print. Off. Washington, D.C.
- Yanai, R. D., W. S. Currie and C. L. Goodale. 2003. Soil carbon dynamics after forest harvest: an ecosystem paradigm reconsidered. *Ecosystems* 6:197-212.
- Yin, X., J. Goudriaan, E. A. Latinga, J. Vos and H. J. Spiertz. 2003. A flexible sigmoid function of deterministic growth. *Annals of Botany* 91: 361-371.
- Zeide, B. 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* 39:594-616.