



Maderay Bosques

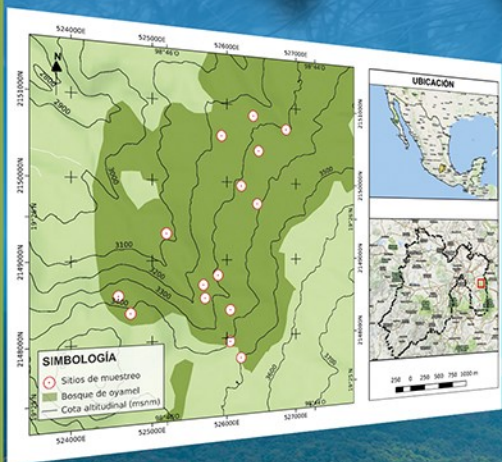
Vol. 27, Núm. 4 ■ Invierno 2021 ■ Xalapa, Ver.

NÚMERO ESPECIAL

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - \bar{S})^2}$$

$$D = a_{dh} H^{b_{dh}} = \left(\frac{a_d}{a_v} \right)^{\frac{1}{b_v}} H^{\frac{b_d}{b_v}}$$

$$B = a_v \left(\frac{1}{a_{hd}} \right)^{\frac{2b_v}{b_{hd}}} H^{(\frac{2}{b_{hd}} + 1)}$$



Dinámica del carbono

en la biomasa de los ecosistemas terrestres



Emisiones de CO₂ y estimación de la biomasa en los ecosistemas terrestres de México

El último informe del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC) mostró de manera contundente que la acción de las sociedades humanas está directamente relacionada con la emergencia climática planetaria y que la precede en el tiempo. Una de las principales causas que llevó al calentamiento de los continentes, océanos y atmósfera, es el incremento desde 1750 de los gases de efecto invernadero, GEI, constituidos principalmente por dióxido de carbono, metano y óxido nitroso, que atrapan el calor en la atmósfera. La acidificación e incremento del nivel del mar, el aumento en la frecuencia e intensidad de calor y los incendios forestales, así como precipitaciones intensas, sequías en las superficies cultivadas y fusión de los mantos de hielo de Groenlandia y la Antártida, son procesos que se han intensificado con el calentamiento global. Debido a su relación con el clima, para mitigar los efectos y que la sociedad pueda adaptarse al cambio climático planetario, es necesario incrementar el conocimiento local, regional y global de la ciencia del ciclo del carbono y de los procesos sociales que determinan las emisiones y sumideros de carbono.

La concentración media global de CO₂, en los años recientes, ha superado las 400 ppm como producto de la quema de combustibles fósiles, la producción de cemento y el cambio de uso de suelo. El aumento del CO₂ y otros GEI, como metano y óxido nitroso, están relacionados con el incremento de cerca de 1 °C en la temperatura media del planeta, si se toman como referencia las concentraciones y temperaturas preindustriales, entre 1850 y 1900. De no llevarse a cabo políticas de reducción de emisiones de GEI, la temperatura podría incrementarse hasta en 4 °C para finales de este siglo. Aun cuando la principal fuente de emisión de CO₂ a la atmósfera ha cambiado con el tiempo, tal como sucedió por el cambio en el uso del suelo en el periodo de 1880 a 1950, actualmente las emisiones fósiles de CO₂ dominan los cambios globales, sin que se descarten las emisiones por las actividades de la agricultura, el sector forestal y el cambio de uso de suelo, que continúan siendo muy importantes. Con base en lo anterior, es indispensable dar seguimiento y reducir la incertidumbre de las magnitudes de los almacenes y secuestro de carbono por los ecosistemas terrestres y las emisiones de CO₂ debidas a la deforestación e incendios.

Es preciso coordinar los esfuerzos de la comunidad científica en el campo de la dinámica de los almacenes de carbono y flujos de GEI, así como de las estrategias de mitigación relacionadas con el carbono, a través de la identificación de problemas prioritarios a escala continental y la promoción de investigación colaborativa en áreas de interés común y capacidades complementarias. En México, el **Programa Mexicano del Carbono, A.C. (PMC)** tiene como misión coordinar la actividad científica asociada al ciclo del carbono, orientada a generar elementos para políticas públicas y desarrollo de acciones de mitigación y adaptación al cambio climático. El conocimiento de la biomasa vegetal es fundamental para el entendimiento y manejo de los ecosistemas, ya que permite estimar productividad primaria, almacenes de nutrientes y respuestas al disturbio. Con los valores de biomasa pueden

evaluarse los parámetros necesarios para modelar la dinámica del carbono y otros elementos del ecosistema. Las medidas directas consisten en cosechar, secar y pesar las plantas, mientras que las medidas indirectas involucran la evaluación de la biomasa bajo la asociación tamaño-biomasa mediante dimensiones de las plantas como altura, volumen de la copa y diámetros de los tallos, para relacionarlos con la biomasa mediante ecuaciones alométricas. La estimación de la relación tamaño-biomasa tienen muchas ventajas sobre la estimación directa y destructiva, al poder realizar estimaciones rápidas de grandes extensiones, con precisión razonable, sin realizar disturbios en los sitios de estudio.

El segundo número sobre la dinámica del carbono en la biomasa de los ecosistemas terrestres editada por el PMC y la revista **Madera y Bosques**, continúa con la publicación del conocimiento relativo a la agenda verde (ecosistemas terrestres) del ciclo del carbono y sus interacciones, con una serie de artículos sobre la problemática asociada a la elaboración y validación de ecuaciones alométricas para la estimación del contenido de biomasa y carbono, tanto a nivel de especie y sitio, como multiespecie y multisitio, así como sobre los patrones de almacenamiento del carbono orgánico en la vegetación y suelo asociados al efecto del manejo en los ecosistemas terrestres. Por la afinidad de objetivos de los artículos, el segundo número está estructurado en las secciones: i) alometría y estimación de biomasa, ii) patrones del almacén de carbono en humedales y bosques secos y iii) efecto del manejo forestal en el secuestro de carbono por la vegetación.

En la sección de alometría y estimación de biomasa, se incluyen seis artículos en donde se revisan las implicaciones del uso de variables morfológicas de los árboles y arbustos, así como la relación entre los parámetros de las ecuaciones alométricas, concluyendo que la relación entre la altura y la biomasa aérea total —datos generalmente disponibles en los inventarios forestales— pueden simplificar y reducir la incertidumbre en la estimación de la biomasa aérea y carbono en las plantas leñosas. Se presenta un marco teórico generalizado aplicable a nivel de especie y multiespecies, aprovechando las relaciones entre las constantes y exponentes de las ecuaciones alométricas, para simplificar modelos y reducir los errores en la estimación de la biomasa y carbono. Con una base de datos para los bosques tropicales con más de 4000 mediciones del diámetro a la altura del pecho, altura total y densidad de madera en casi 60 sitios, la mayoría con vegetación no perturbada y distribuidos en el planeta, se demuestra que los modelos alométricos que generalmente se usan en la literatura son equivalentes entre sí, lo que permite el desarrollo de modelos alométricos pantropicales globales y locales. Con el diámetro a la altura del pecho, densidad específica de la madera y altura, se generaron ecuaciones alométricas para cinco especies de árboles dominantes del bosque seco tropical, encontrándose que la biomasa de todas las especies se predijo de manera correcta, utilizando solamente las medidas del área basal. Por otro lado, con los datos alométricos de un árbol desértico de amplia distribución, se expone que el ajuste de ecuaciones alométricas mediante un enfoque bayesiano podría reducir la variabilidad del error, en comparación con el ajuste por mínimos cuadrados, así como disminuir la influencia del tamaño de muestra.

En la sección sobre los patrones del almacén de carbono en la vegetación, se destaca que los almacenes de carbono aéreo y subterráneo de los manglares estuvieron dominados por procesos de producción y acumulación, así como que son capaces de almacenar más carbono que los humedales caracterizados por herbáceas con halófilas o por pastos marinos sumergidos, con predominio de la producción y el reciclamiento de carbono en los humedales costeros cársticos de la Península de Yucatán. En manglares de franja de una zona cárstica se observó una conexión importante de la hidrología, a través de la salinidad intersticial, con los flujos y almacenes de carbono en un estudio sobre la influencia de la salinidad en los almacenes y flujos de carbono. Con independencia de la edad, en tres bosques de encino la biomasa de raíces finas disminuyó exponencialmente, mientras que la de las raíces medias y gruesas tuvo un patrón irregular y los almacenes de carbono orgánico edáfico decrecieron con la profundidad del suelo, en tanto que aumentó la densidad aparente.

Respecto al efecto del manejo intensivo y no intensivo, sobre los almacenes de carbono en el suelo, así como mantillo, madera muerta, raíces y biomasa aérea, se encontró que después de más de dos décadas de reforestación en bosques de pino, encino y pino-encino, el método no intensivo favorece la acumulación de carbono en suelo y hojarasca, pero el mayor reservorio lo constituyó la biomasa arbórea del bosque de pino-encino, por lo que se concluye que el manejo no intensivo puede beneficiar los almacenes de carbono edáfico, mientras que las prácticas de manejo intensivas tendrían mayor potencial para incrementar el reservorio en la biomasa aérea.

En lo sucesivo, es necesario continuar con la generación de conocimiento científico sobre el ciclo biogeoquímico del carbono de los ecosistemas terrestres (agenda verde) y marinos (agenda azul), en los ecosistemas naturales y manejados, así como orientar el conocimiento de los almacenes y flujos asociados a gases de efecto invernadero, que puedan ser equivalentes a emisiones de dióxido de carbono, relacionados con las emisiones de metano de la fermentación entérica del ganado y las emisiones de óxido nitroso de los suelos, producto de la aplicación de fertilizantes y del carbono negro resultante los procesos de combustión (agenda gris).

Alma S. Velázquez Rodríguez

Fernando Paz Pellat

Oscar Briones Villarreal

Editores Programa Mexicano del Carbono
para número especial 27(4), Invierno 2021

Reyna Paula Zárate Morales

Editora Técnica



Almacenamiento de carbono en bosques con manejo forestal comunitario

Carbon storage in forests with community forest management

Tania Leyva-Pablo¹, Fernando de León-González², Jorge D. Etchevers-Barra³, Melquiades Cortés-Pérez¹, Wenceslao Santiago-García⁴, Alejandro Ponce Mendoza⁵ y Mariela H. Fuentes-Ponce^{2*}

¹ Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Xochimilco. Doctorado de Ciencias Agropecuarias. Ciudad de México, México.

² Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Xochimilco. Departamento de Producción Agrícola y Animal. Ciudad de México, México.

³ Colegio de Postgraduados. Texcoco, Estado de México, México.

⁴ Universidad de la Sierra Juárez. Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

⁵ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.

* Autor de correspondencia
mfponce@correo.xoc.uam.mx

RESUMEN

Los cambios por el manejo forestal, cuyo objetivo es el crecimiento rápido, tienen un efecto en los almacenes y en la tasa regional de secuestro de carbono al incorporar el bióxido de carbono en la biomasa de las plantas; por ello, es primordial conocer su condición y respuesta a diferentes estrategias de manejo para una adecuada gestión. El objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de dos manejos silvícolas, después de 21 años de reforestación, sobre los almacenes de carbono en el suelo a 10 cm, 20 cm y 30 cm de profundidad, así como en mantillo, madera muerta, raíces y biomasa aérea en la Sierra Norte de Oaxaca. Se realizó un muestreo en dos sitios manejados con: (1) método de desarrollo silvícola (MDS) (alta intensidad) y (2) método mexicano de ordenación de bosques irregulares (MMOBI) (baja intensidad) y en tres bosques no manejados de pino (BP), encino (BE) y pino-encino (BPE). La biomasa arbórea aérea, madera muerta y raíces fueron estimadas mediante ecuaciones alométricas, a partir de ello, se calculó el C. El carbono del mantillo y del suelo se determinaron en un analizador automático. El método MMOBI presentó un mayor contenido de carbono en el suelo y hojarasca (127.89 Mg C ha⁻¹), pero el mayor reservorio de C se encontró en la biomasa arbórea del bosque de pino-encino (383.9 Mg C ha⁻¹). El manejo MMOBI puede ser una alternativa de manejo que favorezca los almacenes de carbono en el suelo, mientras que el bosque de pino-encino demuestra un potencial como almacén de carbono arbóreo a una edad mayor de 40 años.

PALABRAS CLAVE: bosques de encino, bosques de pino, bosques de pino-encino, MDS, MMOBI.

ABSTRACT

Changes for fast-growing forest management have an immediate effect on carbon stocks and the regional carbon sequestration rate, by incorporating carbon dioxide into biomass plant, therefore it is essential to know their condition and response to management, for proper management. The aim of this research was to evaluate the effect of two silvicultural management methods after 21 years of reforestation, on the carbon stocks in the soil at 10 cm, 20 cm, and 30 cm deep: as well as mulch, dead wood, roots, and aerial biomass, in the Sierra Norte de Oaxaca. Sampling was carried out in two sites with management: (1) silvicultural development method (MDS) and (2) Mexican irregular forest method (MMOBI) (low intensity) and in three natural forests of pine, oak, and pine-oak. Aerial tree biomass, dead wood and roots were estimated by allometric equations and carbon was calculated. Mulch and soil were measured on an automatic analyzer. The MMOBI method presented a higher C content in soil and litter (127.89 Mg C ha⁻¹), but the largest carbon reservoir was found in the tree biomass of the pine-oak forest (383.9 Mg C ha⁻¹). The MMOBI can be a management alternative that favors carbon stocks in the soil, while the pine-oak forest demonstrates a potential as a tree carbon stocks at an age over 40 years old.

KEYWORDS: oak forests, pine forests, pine-oak forests, MDS, MMOBI.

INTRODUCCIÓN

El manejo de áreas forestales es crucial para las funciones del ecosistema como un regulador en el mantenimiento del clima, del agua, del suelo y de los recursos forestales. Lo anterior permite afrontar los retos de las necesidades humanas básicas e inmediatas (alimento, comida y sustento) hacia un desarrollo sustentable (De Fries, Foley y Asner 2004). En el mundo, los bosques templados constituyen un importante almacén de C dentro de los ecosistemas terrestres; ocupan 1×10^7 km², representando 25% del área forestal, y se ha estimado que almacenan en promedio 175 Pg en la biomasa aérea y 262 Pg en el suelo (Pan *et al.*, 2011). La mayor cantidad de C en los bosques no siempre se encuentra en la biomasa aérea, pues se estima que el suelo almacena 1500 Pg C en el primer metro de profundidad, lo cual supone más C que el contenido en la atmósfera (aproximadamente 800 Pg C) y la vegetación terrestre (500 Pg C) combinados (Food and Agriculture Organization [FAO] & Intergovernmental Technical Panel on Soils [ITPS], (2015). Los suelos constituyen un reservorio que depende del equilibrio entre las tasas de entrada y salida de C, aunado al metabolismo microbiano ligado a las emisiones de CO₂ (Docampo, 2010); es así como este recurso permite la conservación y producción de bienes y servicios (Torres-Rojo, Moreno-Sánchez y Mendoza-Briseño, 2016). La biomasa subterránea representa entre 30% y 40% de la productividad primaria neta al contener hasta un 22% de la biomasa total del bosque (Saugier, Roy y Mooney, 2001).

Los bosques templados se consideran ecosistemas con mayor acumulación de C por unidad de superficie, incluyendo la biomasa aérea y el suelo (Rodríguez-Laguna, Jiménez-Pérez, Aguirre-Calderón y Treviño-Garza, 2006). Este último también tiene un importante rol en el ciclo de los nutrientes que depende de la descomposición de los residuos vegetales (Vesterdal, Ritter y Gundersen, 2002). En un bosque con explotación forestal la acumulación de C y la disponibilidad de nutrientes dependerán del tipo de manejo que se realice, y la afectación de este sobre los flujos de C aunado al tipo de suelo que también determina la

estabilización del C orgánico del suelo (COS). Sin embargo, un manejo forestal adecuado puede no tener un impacto negativo en el C del ecosistema y puede mejorar su secuestro (García-Oliva *et al.*, 2014).

Los bosques de zonas templadas representan un baluarte social y económico para las comunidades que viven en ellos y que los aprovechan, y además, son un ecosistema con alta capacidad de almacenar C. En México, 70% de los bosques (45 361 400 ha) son propiedad de comunidades rurales, Oaxaca alberga el mayor número de comunidades rurales e indígenas a nivel nacional, con una vocación forestal de 82% en terrenos de propiedad comunal (Duran, Robson, Briones-Salas, Bray, y Berkes, 2012), y, además, presenta la mayor biodiversidad del país (García-Mendoza, Ordóñez-Díaz y Briones-Salas, 2004). La Sierra Norte de Oaxaca es reconocida por el manejo forestal comunitario donde coinciden en un mismo territorio la conservación de los bosques, el aprovechamiento y el cuidado de la biodiversidad (Bray, 2016). El manejo por parte de comunidades indígenas en la Sierra Norte de Oaxaca se retomó en la década de los años 80 después de enfrentar la explotación de los bosques por empresas paraestatales (Unión de Comunidades Productoras Forestales Zapotecas-Chinantecas [Uzachi], 2003). A partir de 1989 las comunidades adoptaron dos esquemas de manejo silvícola, uno de baja intensidad, el Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares (MMOBI), que se centra en la producción y conservación, y otro de alta intensidad, el Método de Desarrollo Silvícola (MDS) que se ajusta a un modelo comercial y a las políticas gubernamentales.

El manejo silvícola conlleva modificaciones en la cubierta vegetal, lo que supone cambios en el sistema edáfico donde el suelo puede funcionar como sumidero o fuente de C, dependiendo de los factores que afecten los diferentes procesos, uno de ellos puede ser el tipo de manejo forestal (Martínez, Fuentes y Acevedo, 2008). En este sentido, existen pocos estudios en México y Oaxaca sobre reservorios de C en suelos con manejo forestal (Etchevers, Acosta, Monreal, Qednow y Jiménez, 2001; Acosta-Mireles, Vargas-Hernández, Velázquez Martínez y Etchevers-Barra, 2002). Por lo anterior, es importante



evaluar el impacto de los diferentes esquemas de manejo silvícola sobre la dinámica del C y sobre el suelo, en relación con el tipo de estrato arbóreo y en comparación con bosques no manejados.

OBJETIVOS

Evaluar el efecto del manejo forestal de alta intensidad (MDS) y baja intensidad (MMOBI), de una reforestación de 21 años sobre los almacenes de C del suelo, hojarasca, capa de fermentación, raíces, madera muerta y biomasa aérea en bosques manejados en la Sierra Norte de Oaxaca, en comparación con bosques no manejados de pino, encino y pino-encino.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en los núcleos agrarios de Santiago Xiacuí y la Trinidad, Ixtlán, en la Sierra Norte de Oaxaca (Fig. 1) que cuenta con una superficie total de 2660.32 ha (Registro Agrario Nacional [RAN] 2005) de las cuales, 2376 ha están destinadas al manejo forestal, divididas a su vez en producción (1847.94 ha) y protección (423 ha). La vegetación predominante en el área de estudio es pino-encino y encino-pino (*P. patula*, *P. pseudostrobus*, *Q. laurina*, *Q. crassifolia*) (Uzachi, 2014). El suelo dominante en la zona es Cambisol (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi] 2013) y el clima es subhúmedo con lluvias en verano C (w1)(w)b(i²). La precipitación media anual varía entre 900 mm y 1700 mm, la temperatura media anual es de 18 °C (Clark-Tapia, Suárez-Mota, Matías-Nolasco y Velasco-Hipólito, 2016).

En la década de los años 50 del siglo pasado los bosques de Santiago Xiacuí y la Trinidad fueron concesionados durante 25 años a la empresa Fábricas de Papel Tuxtepec (Fapatux) para el aprovechamiento de madera del género *Pinus*. El bosque fue manejado mediante el Método Mexicano de Ordenación de Montes (MMOM) (Hernández-Díaz, Corral-Rivas, Quiñones-Chávez, Bacon-Sobbe y Vargas-Larreta, 2008). En 1982 la fábrica perdió la concesión y los bosques quedaron en manos de las

comunidades de la Sierra Juárez y a partir de ese año no hubo manejo forestal.

En 1994 se realizaron mediciones (utilizadas como referencia para este estudio) para establecer nuevos programas de manejo forestal (Uzachi, 1994), y en 1998 se implantaron dos tipos de manejo forestal: MMOBI y MDS, los cuales fueron adoptados por las comunidades como parte del plan nacional forestal y como parte de los planes internos comunitarios.

Manejos forestales considerados para el estudio

Las áreas de manejo forestal elegidas para este estudio fueron dos: una de alta intensidad, según las directrices de la Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (Semarnap) en 1998, y otra basada en la decisión de las comunidades. El primer modelo consiste en una silvicultura de manejo de bosques de pino mayormente comercial que promueve la venta de madera en rollo sin dejar atrás técnicas silvícolas de conservación. El segundo tipo de manejo, el de baja intensidad, se basa en la decisión de las comunidades y está inspirado en una silvicultura de manejo de bosques de pino mayormente orientada a la conservación de estos. Los dos tipos de manejo forestal fueron comparados con tres bosques sin manejo ubicados en la misma zona.

Método de desarrollo silvícola (MDS)

Consiste en una reforestación con alta intensidad de manejo, esto es, aplicación de cortas de regeneración de árboles padre, con tratamientos intermedios de limpieza, podas y un aclareo. Durante estos procesos, las especies de encino y latifoliadas fueron retiradas. Se utilizó un marco de plantación en tresbolillo que consiste en formar un triángulo equilátero con los árboles con una separación de 2.5 m entre plantas. La superficie experimental fue de 1 ha, que antes de convertirse en área forestal fue zona agrícola por aproximadamente 10 años con policultivos de maíz, calabaza, papa y frijol (milpa). Esta área se localiza a 17°16'23.60"N y 96°22'48.25"O, a 2623 m s.n.m. de elevación, con una pendiente de 35°. Se reforestó en 1998 para restaurar la vegetación con predominancia de *P. patula*.

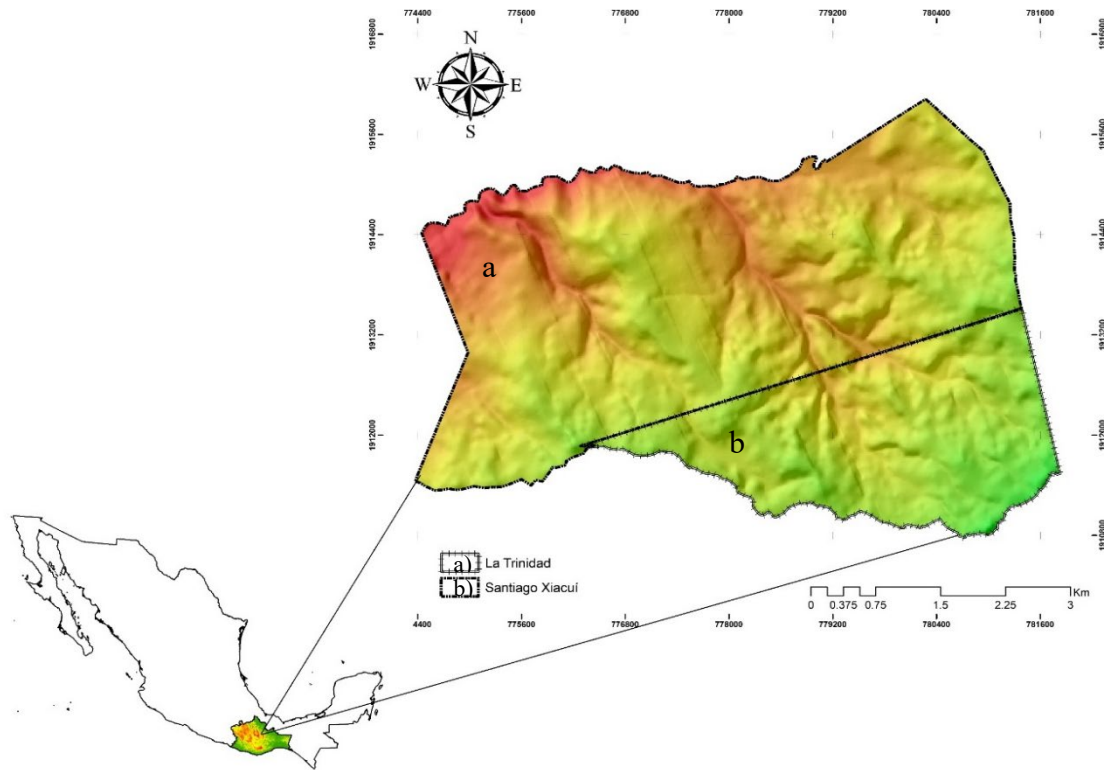


FIGURA 1. Localización del área de estudio.

Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares (MMOBI)

Consiste en una reforestación con un manejo de baja intensidad; esto es, con corta de regeneración de selección en grupos, con reforestación y regeneración natural por árboles aldaños y con uso de técnicas para la conservación de suelos (barreras de material residual de la corta, sobre curvas de nivel) y sin tratamientos silvícolas intermedios (limpieza, podas y aclareos). Se utilizó un sistema de plantación a tresbolillo con una separación de 2.5 m entre planta, en una superficie de 0.5 ha. Esta área se localiza a $17^{\circ}16'23.60''\text{N}$ y $96^{\circ}22'48.25''\text{O}$, con una altitud de 2365 m y pendiente de 30° . Se reforestó de igual forma en 1998 para promover una vegetación con predominancia de *P. patula*.

Bosque de Pino Encino (BPE)

Bosque natural de pino y encino con especies predominantes de *P. pseudostrobus*, *Q. laurina* y otras

latifoliadas localizado a $17^{\circ}17'09.56''\text{N}$ y $96^{\circ}21'20.42''\text{O}$, a una altitud de 2645 m y pendiente de 30° .

Bosque de Pino (BP)

Bosque natural de pino con especies predominantes de *P. pseudostrobus*. Esta área se localiza a $17^{\circ}17'18.16''\text{N}$ y $96^{\circ}21'17.26''\text{O}$, a una altitud de 2499 m y pendiente de 5° , con un registro de incendio hace 50 años.

Bosque de Encino (BE)

Bosque natural de encino con especies predominantes de *Q. laurina* y otras latifoliadas. Esta área se localiza a $17^{\circ}17'13.27''\text{N}$ y $96^{\circ}21'17.83''\text{O}$, en una altitud de 2568 m y pendiente de 30° .

Muestreo

Para la toma de datos se realizó una modificación a la metodología propuesta por el Inventario Forestal y de Suelos (Comisión Nacional Forestal [Conafor] 2011),



debido a que las parcelas de estudio fueron más pequeñas que las sugeridas en dicha metodología. En cada sistema de manejo forestal se escogió un sitio de 1000 m² con forma circular y radio de 17.84 m, los sitios fueron únicos, debido a que no se encontraron más condiciones similares, el área de muestreo abarcó la totalidad del sitio de estudio. Existen estudios sobre almacenes de C y flujos de CO₂ en los que también se establecieron sitios únicos de 400 m² y 0.6 ha respectivamente (García-Oliva *et al.*, 2014; O'Dell *et al.*, 2015).

En cada sitio de muestreo se cuantificó el arbolado vivo y muerto con diámetro normal igual o mayor a 7.5 cm. Las especies identificadas fueron: *P. patula*, *P. pseudostrobus*, *P. ayacahuite*, *Q. laurina*, *Q. crassifolia* y un grupo denominado “otras latifoliadas” (entre las que destacaron: *Ternstroemia lineata*, *Saurauia pringlei*, *Cleyera integrifolia*, *Clethra conzattiana*, *Persea liebmannii*, *Alnus acunimata*), para este grupo no se encontraron fórmulas alométricas para la determinación del volumen descritas en el Sistema Biométrico Forestal (SiBiFor) (Vargas-Larreta *et al.*, 2017). Se determinó el material leñoso sobre el suelo en cuatro transectos de 15 m,

según Conafor (2011). Sobre el sitio de 17.84 m se establecieron dos sitios de muestreo para recolectar muestras compuestas (ocho submuestras) de suelo (0 cm - 10 cm, 10 cm - 20 cm y 20 cm - 30 cm) y mantillo (Fig. 2). La densidad aparente se determinó cercana a los sitios de colecta mediante los anillos de Kopecky o anillos de muestreo de suelos.

Estimación del contenido de carbono

Suelo

A las muestras de suelo recolectadas les fueron eliminadas las raíces gruesas y finas visibles, así como elementos gruesos (> 2mm), se tamizaron a través de una malla #100 y se tomaron entre 100 mg y 300 mg para la determinación de C en un analizador automático Shimadzu TOC 5000®, sometiéndolo a un proceso de combustión seca a 900 °C de 3 min a 4 min, en donde el CO₂ se detecta por medio de infrarrojo y se cuantifica como C total empleando como referencia sacarosa de alta pureza.

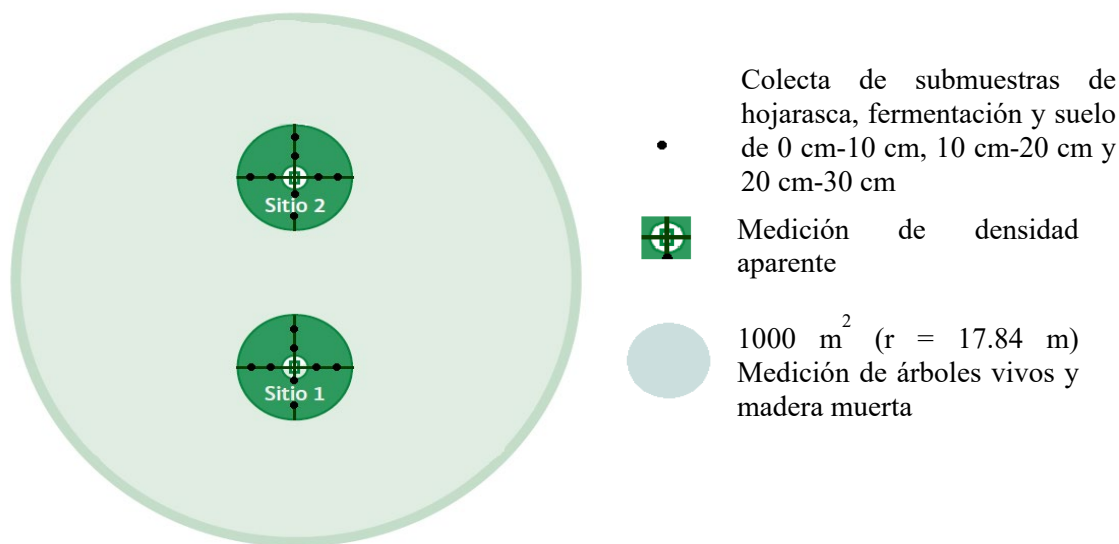


FIGURA 2. Mediciones y muestreo en los diferentes almacenes de carbono.

El C orgánico del suelo (COS) se determinó utilizando la ecuación 1 (Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC] 2003; Poeplau y Don, 2017).

$$COS = (DA)(P)(COSp)\left(1 - \frac{FG}{100}\right) \quad (1)$$

donde:

COS = carbono orgánico del suelo, Mg C ha⁻¹

DA = densidad aparente del suelo, Mg m⁻³

P = incremento de profundidad del suelo, cm

FG = porcentaje de la masa de fragmentos gruesos (> 2 mm)

COSp = concentración de carbono (%) de la fracción ≤ 2 mm del suelo

Mantillo

El mantillo se consideró como la capa de hojarasca más la capa de fermentación. Este material se secó al aire y previamente se le retiraron los restos de troncos y piedras. El material fue homogeneizado, molido y tamizado empleando una malla #100; de allí se tomaron 400 mg para determinar C en un analizador automático Shimadzu TOC 5000® mediante combustión seca. El contenido de C en mantillo se determinó mediante la ecuación de la Red Mexicana de Sitios de Monitoreo Intensivo del C (Red Mex-SMIC, 2016).

$$COH = \%CO \times PM \quad (2)$$

donde:

COH = carbono de la hojarasca, Mg C ha⁻¹

% CO = concentración de carbono

P = peso seco de la muestra (g)

M = densidad aparente (Mg m⁻³)

Madera muerta

Se consideró como madera muerta a los tocones y a los árboles muertos en pie, para los tocones se midió el diámetro (se consideran tocones a la porción del árbol muerto que midieron 1.3 m o menos) y la altura de cada individuo (IPCC, 2003). El volumen de árboles muertos se

determinó mediante ecuaciones del SiBiFor (Vargas-Larreta *et al.*, 2017) para fuste limpio de cada especie. El volumen de los tocones se determinó mediante la fórmula de Ugalde (1981) (ecuación 3).

$$V = L \times A \quad (3)$$

donde:

V = volumen del tocón, m³

L = longitud de la pieza, m

A = área de la parte media del tocón, m²

El volumen fue convertido a biomasa con la densidad de madera muerta según Martiarena-Orce (2007).

Los datos de volumen fueron convertidos a biomasa mediante la densidad para cada estadio de descomposición (I: 0.541 g cm⁻³, II: 0.348 g cm⁻³, III: 0.251 g cm⁻³, IV: 0.176 g cm⁻³, V: 0.147 g cm⁻³) (Martiarena-Orce, 2007).

Se determinó el material leñoso sobre el suelo en cuatro transectos de 15 m, donde se midieron ramillas y troncos que intersectaban los transectos. Se utilizaron las fórmulas de Sánchez y Zerecero (1983) para la determinación de la biomasa en las que el factor utilizado fue 0.47 (IPCC, 2006).

$$p = \frac{fa * f * c}{NI} \quad (4)$$

Donde

fa = factor de estimación de volumen por tamaño de material leñoso

f = frecuencia de intercepciones

NI = longitud total de la línea

c = factor de corrección por pendiente

Estimación de biomasa y carbono aéreo

Para el cálculo de la biomasa y C almacenado en la parte aérea de los árboles se consideraron datos de 1994 en primer orden, lo que hace suponer que no había manejo comunitario previo, luego de que en 1982 se retiró la concesión de explotación. Los datos provinieron de 10



parcelas de bosque de monitoreo permanente, de 1000 m² cada uno, realizados por la Unión de Comunidades Productoras Forestales Zapotecas-Chinantecas [Uzachi], 1994.

Después de 21 años de manejo comunitario (desde 1998), se determinó la biomasa y el C aéreo en cinco parcelas de 1000 m², para comparar los sistemas de manejo MMOBI y MDS, y estos con los bosques sin manejo descritos (BP, BPE y BE) que se emplearon como referencia. La biomasa se calculó mediante la ecuación (5) que consiste en multiplicar el volumen maderable de cada árbol por la densidad específica de la madera de cada especie (Nájera-Luna y García-Ramírez, 2009; Conafor, 2013; Ordóñez *et al.*, 2015), aplicando un factor de expansión de biomasa de 1.3 sugerido por Brown y Lugo (1984). Para determinar el volumen individual de ambos años, se utilizaron las ecuaciones del SiBiFor (Vargas-Larreta *et al.*, 2017) y las ecuaciones del inventario forestal de Oaxaca (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos [SARH], 1985), utilizando los datos de diámetro normal y altura para cada especie.

$$BAA = VM \times \hat{\rho} \times FEB \quad (5)$$

donde:

BAA = biomasa en Mg ha⁻¹

VM = volumen maderable en m³

$\hat{\rho}$ = densidad de la madera por especie en Mg m⁻³

FEB = factor de expansión de biomasa de 1.30

El contenido de C se estimó utilizando la ecuación sugerida por Goslee, Brown y Casarim (2014) (ecuación 6).

$$CA = BAA * Fc \quad (6)$$

donde:

CA = C almacenado en madera, Mg ha⁻¹

BAA = biomasa total arbórea aérea

Fc = fracción de C contenida en la biomasa 0.47 (IPCC, 2006).

Biomasa subterránea

La biomasa de raíces (Mg ha⁻¹) se estimó a partir de la biomasa arbórea mediante los modelos desarrollados por MacDicken (1997) para madera suave y madera dura (ecuaciones 7 y 8, respectivamente), ya que su modelo se ajusta a las relaciones alométricas y a las proporciones de crecimiento de raíces en diferentes ambientes que varía de 10% - 30% (Andrade e Ibrahim, 2003).

$$BR1 = 0.230 (BA) \quad (7)$$

$$BR2 = e^{0.359} BA^{0.639} \quad (8)$$

donde:

BR1 = madera suave

BR2 = madera dura, Mg ha⁻¹

BA = biomasa arbórea aérea, Mg ha⁻¹

Análisis estadístico

Se utilizó un análisis de varianza para comparar los contenidos de C de los almacenes de mantillo (hojarasca y capa de fermentación) y suelo en los incrementos de profundidad de 0 cm - 10 cm, 10 cm - 20 cm y 20 cm - 30 cm. Cuando existieron diferencias significativas se realizó la comparación de medias, utilizando la prueba de Tukey ($p > 0.05$). Así mismo, se realizó un análisis de agrupación jerárquica clúster para determinar la similitud o divergencia entre los diferentes sistemas forestales en cuanto a almacenes de C. Los análisis se realizaron utilizando el paquete R Core Team, (2019).

RESULTADOS

Carbono en el suelo

Después de 21 años de manejo silvícola con alta (MDS) y baja intensidad (MMOBI), se encontró que el contenido de C en el suelo en la capa 0 cm - 30 cm, fue similar ($p > 0.05$) en comparación con bosques no manejados de BPE, BP y BE, aun cuando los primeros tienen manejo forestal (Tabla 1). Tampoco hubo diferencias estadísticas significativas (p

< 0.05) entre los diferentes incrementos de profundidad (0 cm-10 cm, 10 cm-20 cm y 20 cm-30 cm) (Fig. 3). Sin embargo, el resultado del análisis clúster mostró que había tanto similitudes como divergencias entre los manejos (Fig. 4). En el estrato 0 cm - 10 cm de profundidad del suelo, se identificaron dos grupos divergentes acordes con la línea de corte. En uno se agrupan los tratamientos MMOBI y MDS con los contenidos más altos de C con respecto al otro grupo, donde se encuentran los tratamientos BPE, BE y BP. Sin embargo, dentro de este último se observaron divergencias, pues el BP mostró menor contenido de C respecto a BPE y BE (Fig. 4). Es así como el bosque manejado con MMOBI con mayor contenido de C en el suelo presentó 3.8 veces más que el suelo del BP con el menor contenido de C. Según los resultados del análisis clúster, en los incrementos de profundidad del suelo 10 cm-20 cm y 20 cm-30 cm los manejos forestales, acorde con los contenidos de C en el suelo, se agruparon de manera similar, conformándose dos grupos disímiles, uno representado por el tratamiento MMOBI, el cual tuvo los mayores contenidos de C (4 veces más respecto al mínimo valor del BP), y otro con el resto de los tratamientos (Fig. 4). Al igual que de 0 cm-10 cm, el bosque de pino se disoció dentro del grupo y fue el que presentó el menor contenido de C en el suelo (Fig. 4). Considerando la tendencia de

MMOBI en las tres profundidades de muestreo, se podría suponer un mayor potencial de almacenamiento de C en el suelo con respecto al manejo MDS y a los bosques no manejados.

Carbono en mantillo

Los contenidos de C en el mantillo de los bosque manejados y no manejados, que incluye la capa de fermentación y hojarasca, fueron estadísticamente diferentes ($p < 0.05$). Los bosques sin manejo (BPE, BE y BP) presentaron mayores contenidos respecto a los manejados (Tabla 1). El BPE presentó los contenidos más altos (38.6 Mg C ha⁻¹) y de los bosques manejados, el MMOBI (16.5 Mg C ha⁻¹). Esto se debe a que el material residual de la corta de regeneración se deja íntegro en la superficie del suelo en función de la estrategia que las comunidades aplican para protegerlo. La diferencia del contenido de C en el mantillo radica principalmente en la capa de fermentación, ya que en hojarasca no hubo diferencias significativas entre sistemas (Fig. 5), sin embargo, la tendencia que se observó por medio del análisis clúster es que el BP fue divergente del resto con mayor contenido de C en hojarasca (Fig. 4).

TABLA 1. Contenido de carbono en los almacenes de los diferentes sistemas forestales.

<i>Almacenes</i>	<i>MDS</i>	<i>MMOBI</i>	<i>BE</i>	<i>BPE</i>	<i>BP</i>
	<i>(Mg C ha⁻¹)</i>				
Árborea	122.5	155.3	199.1	383.9	238.2
Madera muerta	3.2	4.7	2.9	3.5	7.8
Raíces	21.7	27.6	35.3	68.2	42.3
Mantillo	10.6 (±0.14) ^c	16.5 (±1.57) ^{bc}	22.6 (±0.72) ^{bc}	38.6 (±4.38) ^a	25.1 (±4.78) ^b
Suelo 0 cm - 30 cm	72.9 (±31.0) ^a	111.0 (±69.8) ^a	48.7 (±21.2) ^a	47.3 (±5.66) ^a	30.4 (±12.7) ^a
Total	230.96	315.49	308.6	541.4	343.72

*Las letras diferentes representan diferencia estadística entre columnas.

MDS: Método de desarrollo Silvícola, MMOBI: Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares, BE: Bosque de Encino, BP: Bosque de Pino, BPE: Bosque de Pino-Encino.

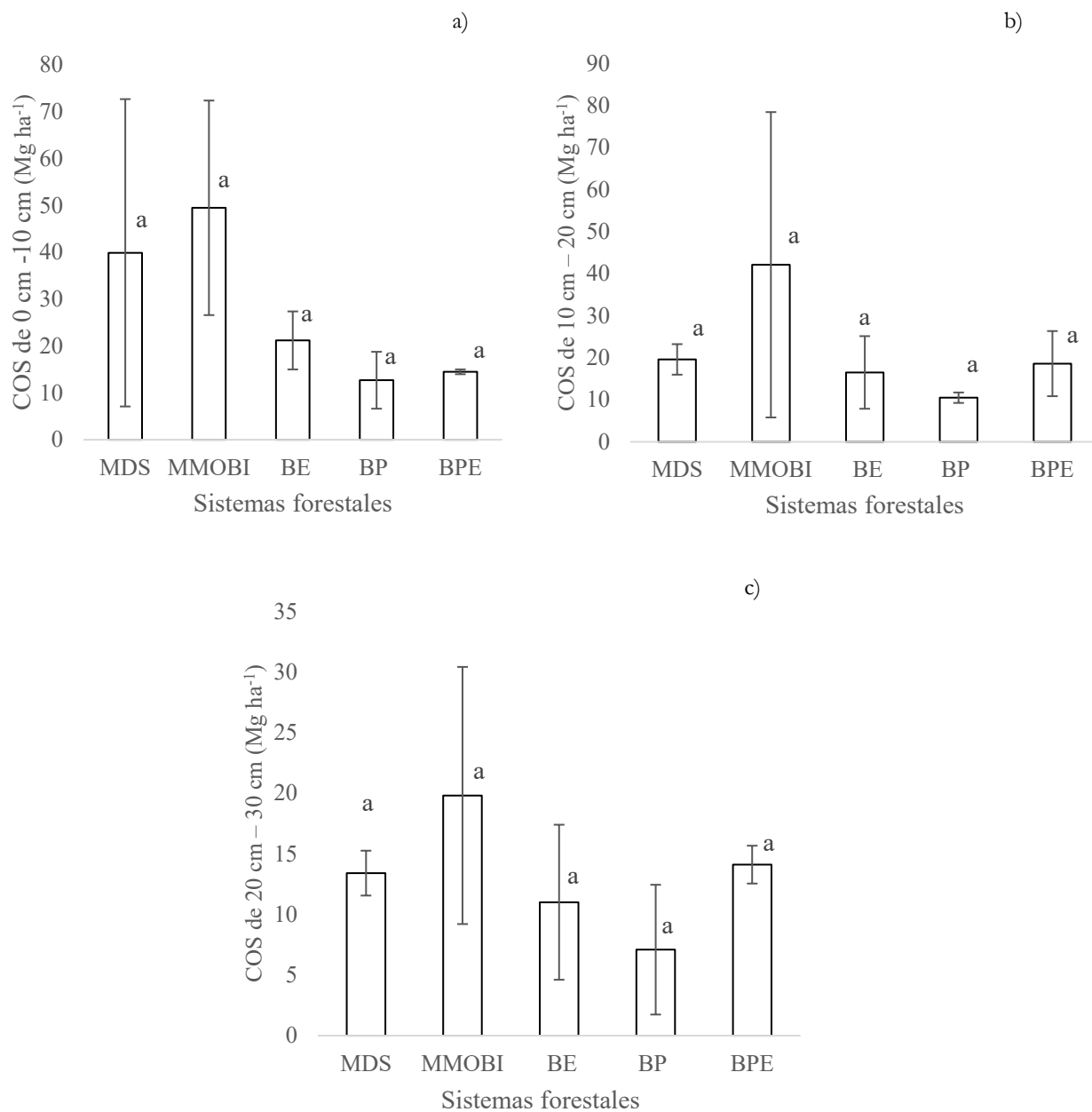


FIGURA 3. Contenido de carbono en suelo (COS): a) 0 cm-10 cm, b) 10 cm-20 cm y c) 20 cm a 30 cm, en diferentes sistemas forestales.

MDS= Método de desarrollo Silvícola, MMOBI= Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares, BE= Bosque de Encino, BP= Bosque de Pino, BPE=Bosque de Pino-Encino. Barras de desviación estándar con letras iguales no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

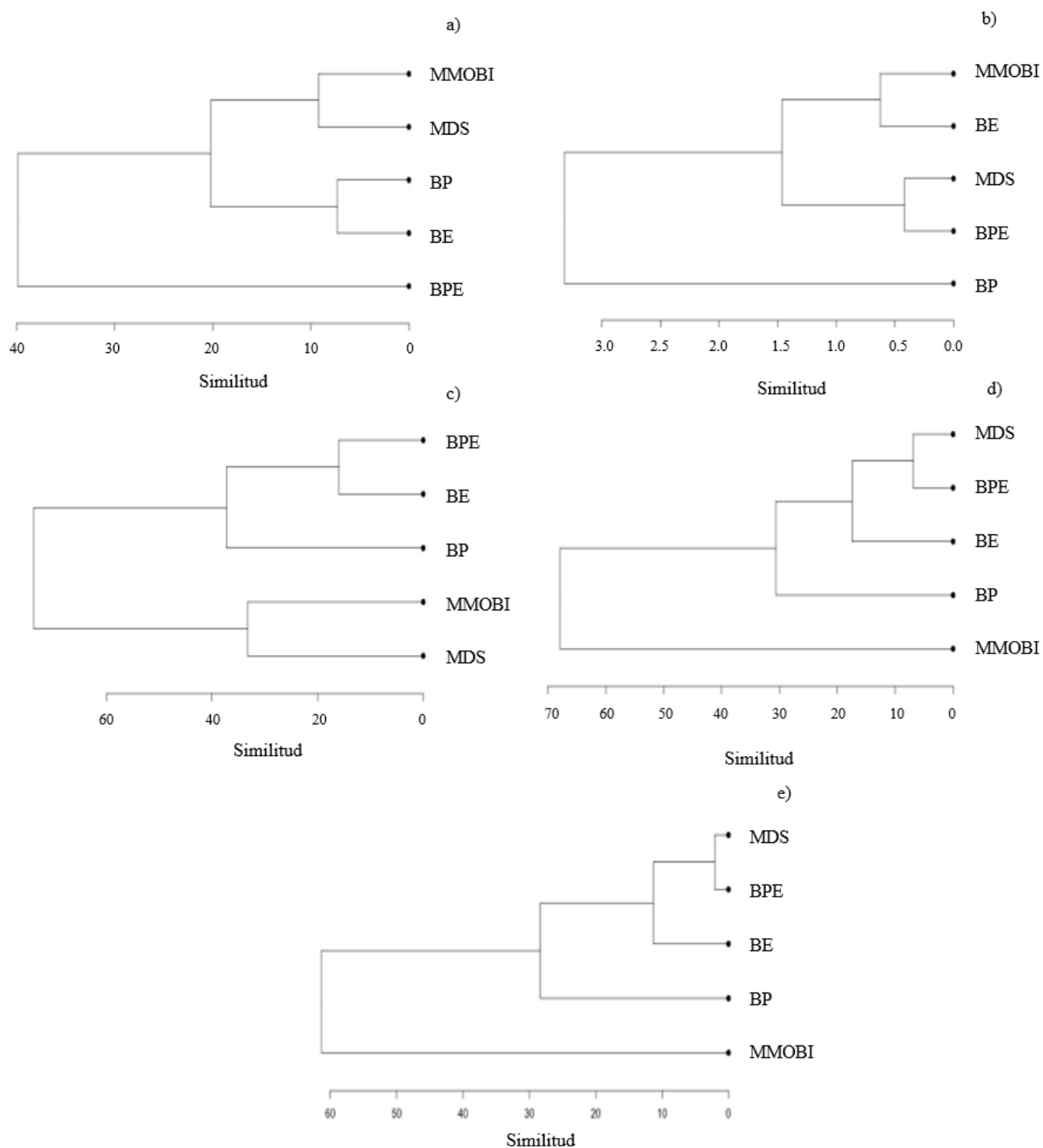


FIGURA 4. Dendrograma del contenido de C en a) hojarasca, b) fermentación y suelo a profundidades de c) 0 cm - 10 cm, d) 10 cm - 20 cm y e) 20 cm - 30 cm en diferentes sistemas forestales.

MDS= Método de desarrollo Silvícola, MMOBI= Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares, BE= Bosque de Encino, BP= Bosque de Pino, BPE=Bosque de Pino-Encino.

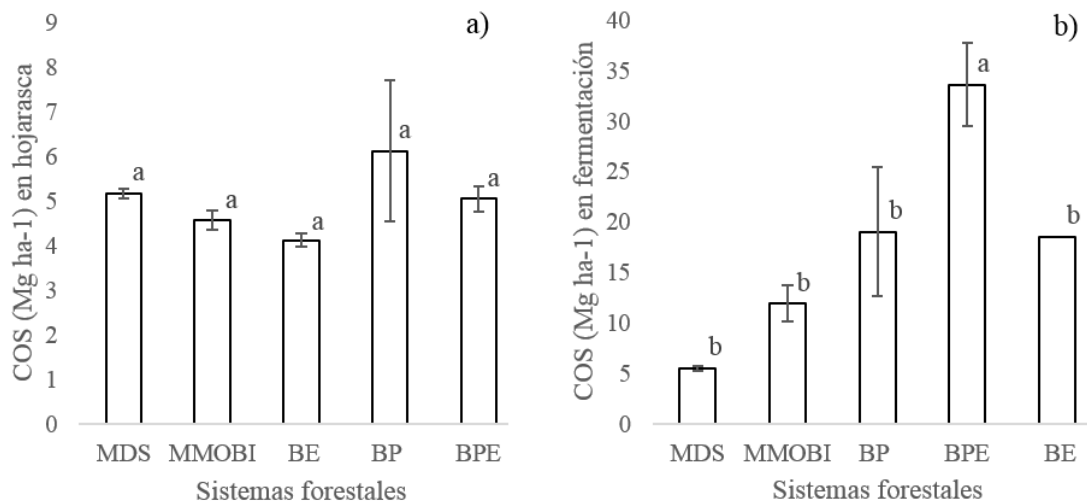


FIGURA 5. Contenido de carbono en a) hojarasca, b) fermentación en diferentes sistemas forestales.

MDS= Método de desarrollo silvícola, MMOBI= Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares, BE= Bosque de Encino, BP= Bosque de Pino, BPE=Bosque de Pino-Encino. Barras de desviación estándar con letras iguales no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Carbono en madera muerta

El bosque que presentó mayor contenido de C en madera muerta fue el BP (7.8 Mg C ha⁻¹), seguido del manejo con MMOBI (4.7 Mg C ha⁻¹) (Tabla 1), mientras que el BE exhibió los mínimos contenidos (2.9 Mg C ha⁻¹). El sistema MMOBI acumuló 1.76 Mg C ha⁻¹ de material leñoso sobre el suelo y el MDS 1.43 Mg C ha⁻¹. En los sistemas no manejados la mayor cantidad de material leñoso sobre el suelo se encontró en el BP con 1.78 Mg C ha⁻¹ siendo similar al sistema MMOBI; los bosques de BPE y BE fueron menores (1.59 Mg C ha⁻¹).

Carbono en biomasa arbórea

Los bosques no manejados presentaron los mayores contenidos de C en biomasa área, BPE > BP > BE que los bosques manejados, siendo el bosque manejado con MMOBI el que mostró el mayor contenido de C (Tabla 1). Este resultado no parece estar relacionado con la densidad arbórea, ya que la mayor densidad entre todos los sistemas forestales de estudio se presentó en el bosque manejado con MMOBI; tampoco parece estar relacionado con la altura

y el diámetro de los árboles cuyos mayores valores se registraron en el bosque de pino (Tabla 2).

El almacén de C arbóreo promedio de las 10 parcelas medidas en 1994 fue de 139 Mg C ha⁻¹, lo que representa la condición inicial del manejo de las comunidades. Comparativamente, respecto al año 2019, los bosques BPE, BP y BE aumentaron los contenidos de C: 2.7, 1.7 y 1.4 veces, respectivamente, mientras que, con manejo MMOBI, solo aumentó 1.1 veces, sin embargo, con MDS perdió C (0.8 veces) respecto a 1994.

DISCUSIÓN

Carbono en el suelo

Los contenidos similares de C en el suelo a diferentes incrementos de profundidad (0 cm-10 cm, 10 cm-20 cm y 20 cm-30 cm), hace suponer que los manejos silvícolas y tipos de bosque no han generado cambios significativos en los almacenes de C en el suelo. La ausencia de una diferencia estadística significativa podría estar asociada a los bajos contenidos de C en los suelos analizados (menor de

TABLA 2. Caracterización de la biomasa aérea en los diferentes sistemas forestales

<i>Sistemas</i>	<i>Densidad</i> (árboles por hectárea)	<i>Diámetro</i> (m)	<i>Altura</i>
MMOBI	1510	0.18	18.9
MDS	760	0.25	21.6
BPE	950	0.25	23
BE	950	0.21	20.25
BP	730	0.25	26.375

100 Mg C ha⁻¹ excepto el bosque manejado con MMOBI (Fig. 3) en comparación con ambientes similares como bosques de *P. patula* (102 Mg C ha⁻¹), *P. pseudostrubus* (110 Mg C ha⁻¹), *Pinus* spp. con manejo (71 Mg C ha⁻¹) (Cruz-Flores y Etchevers-Barra, 2011), bosque templado (110 Mg C ha⁻¹ y 150 Mg C ha⁻¹) (Peña-Ramírez, Vázquez-Selem y Siebe, 2009) y menores a suelos cercanos a la zona de estudio (116 Mg C ha⁻¹) (Saynes, Etchevers, Galicia, Hidalgo y Campo, 2012). Así mismo, el bajo contenido de C en el suelo podría estar asociado con la poca profundidad (30 cm–75 cm) que limita el almacenamiento de C. Otra peculiaridad de los bosques que consideramos en este estudio como no manejados, es que en los años 50 sí tuvieron un manejo forestal denominado Método Mexicano de Ordenación de Montes (MMOM) que disminuyó el almacén de C; datos similares fueron señalados por Saynes *et al.*, (2012) en comunidades cercanas. A partir de la implementación del manejo forestal comunitario, que considera el uso de técnicas de conservación del suelo, se favoreció la acumulación del material residual de cosecha en la superficie, por ello se observó un incremento en el manejo MMOBI. Es importante mencionar que metodológicamente no hubo suficientes repeticiones de los tratamientos, el muestreo se realizó en parcelas únicas, por las reducidas dimensiones del área de los sistemas de estudio, lo cual estadísticamente solo provee un grado de libertad. Esto generó una base de datos poco robusta, y consecuentemente una alta desviación

estándar, lo que dio como resultado la ausencia de diferencia estadística a pesar de la homogeneidad de los datos. Un caso similar presentó el estudio de García-Oliva *et al.*, (2014) quienes estudiaron fragmentos forestales que representaban pequeñas áreas, por lo cual solo establecieron un sitio y a partir de los resultados se hizo una interpretación de la tendencia.

En el presente estudio presentamos un análisis clúster que mostró disimilitud entre sistemas forestales (Fig. 4), lo que hace suponer, si se considera el estrato 0 cm–30 cm de profundidad del perfil, que el manejo MMOBI presenta tendencia a acumular mayor contenido de C en el suelo que los otros sistemas evaluados. En el caso de los sistemas manejados, cuando existe tala de árboles y se deja el material residual en el terreno, se provoca una aceleración de la tasa de retorno del C al suelo (Saynes *et al.*, 2012). En el sistema MMOBI se generaron 1.76 Mg C ha⁻¹ de material leñoso esparcido de forma homogénea sobre el suelo, en este sistema las prácticas silvícolas como chapeo, podas y aclareo utilizadas son con intensidad mínima o incluso algunas no se utilizan, lo cual favorece la acumulación de material residual sobre el suelo, y, por ende, el aumento del almacén de C en el mantillo (Fig. 3 y Fig. 5). En contraste con el sistema MMOBI, el sistema MDS contiene 1.43 Mg C ha⁻¹ de material leñoso sobre el suelo acomodado en forma de montículos y curvas de nivel con prácticas de quema para el material excedente, lo cual genera mayor apertura del dosel, que favorecería el desarrollo de



organismos descomponedores que fomentan la mineralización en el suelo (Vesterdal *et al.*, 2002). Se ha demostrado que, cuando se aplican manejos en los que se mantiene la cubierta forestal simulando un comportamiento natural, existe mayor almacenamiento de COS (Thornley y Cannell, 2000; Hoover, 2011).

Carbono en mantillo

El horizonte de fermentación del BPE presentó el mayor contenido de C de los sistemas analizados (Fig. 5), superior al observado en bosques vecinos de PE sin manejo (10.6 Mg C ha⁻¹ y 17 Mg C ha⁻¹) (Galicia, Saynes y Campo, 2015) o con manejo forestal (23.4 Mg C ha⁻¹ y 29.6 Mg C ha⁻¹) (Acosta-Míreles, Carrillo-Anzures y Díaz-Lavariaga, 2009). Esto último se asocia al ser un bosque sucesionalmente más desarrollado, con edades de 40 años-100 años, lo que favorece la producción de biomasa viva y la caída de hojas (Berg y McLaugherty, 2008), al incrementarse la acumulación de mantillo (hojarasca y horizonte de fermentación). El BPE se estructura con especies de *Pinus*, *Quercus* y otras latifoliadas, la mayoría de las especies son caducifolias, lo que favorece el almacenamiento del mantillo, con un espesor de 5 cm-7.5 cm. Aunado a esto está también la prevalencia de especies de *Quercus* y *Pinus* que aportan compuestos recalcitrantes, como la lignina (Hector, Beale, Minns, Otway y Lawton, 2000), que inhiben la actividad microbiana por compuestos secundarios como taninos o fenoles (Hättenschwiler y Vitousek, 2000), por lo cual la relación C:N (29.4) se asocia a una degradación lenta (Duchaufour, 1984). El MDS, fue el sistema con el menor contenido de C en la capa de fermentación, asociado al menor espesor de la capa (3.5-6.5) atribuido a lo joven del bosque (21 años) en comparación al BPE.

La capa de hojarasca del BP poseyó la mayor acumulación de C (ver Fig. 5), lo cual se asocia con el material estructural de las acículas del BP, altamente recalcitrantes por su elevada concentración de lignina y compuestos aromáticos (Howard, Howard y Lowe, 1998), con respecto a las especies del BPE como *Quercus* y otras latifoliadas con componentes más lábiles (Brown, 2002).

La acumulación de C en el mantillo (hojarasca más fermentación) en los bosques manejados con el sistema MMOBI fue similar a la de los bosques no manejados BP y BE (entre 10 Mg C ha⁻¹ y 20 Mg C ha⁻¹) (Fig. 5), pero mayor a lo hallado para BP con manejo forestal (6.5 Mg C ha⁻¹, 5.3 Mg C ha⁻¹ y 5.1 Mg C ha⁻¹) (Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial, 2009). En el caso de MDS, dado que se retira el mantillo por razones de manejo, los contenidos de C son menores (10.6 Mg C ha⁻¹). En el caso del MMOBI, todo el material residual de la corta de regeneración quedó en la superficie del suelo, las prácticas de chapeo, podas y aclareos fueron mínimos o casi nulos. El material residual, en conjunto con la madera muerta sobre la superficie del suelo, crea condiciones de humedad y descomposición de hojarasca y aumento de la diversidad arbórea, lo que después de 21 años lo hace parecido a la situación de un bosque con las especies dominantes de este tipo de bosque, pero sin manejo alguno (Thornley y Cannell, 2000).

Carbono en madera muerta

El bosque BP sin manejo presentó los mayores contenidos de C en madera muerta (Tabla 1), lo que se asocia a una competencia por luz y espacio entre los individuos de la misma especie, situación que provoca la muerte de individuos e incremento de la madera muerta. Las condiciones de madera muerta en este sistema fueron grado de putrefacción 1 y 2, lo cual se refiere a corteza intacta, acículas ausentes, ramas presentes y reducidas con integridad estructural dura, pero con comienzo de pudrición; con una densidad de madera muerta para los grados 1 y 2 de 0.541 g cm⁻³ y 0.348 g cm⁻³, respectivamente (Martíarena-Orce, 2007). A pesar de tener escasos manejos silvícolas, el sistema subsecuente en cuanto a contenido de C en la madera muerta fue MMOBI, pues presentó grados de descomposición de la madera 3 y 4, lo cual se refiere a la presencia de ramas separadas que se remueven fácilmente, acículas y corteza ausentes; el material se presentó mayormente podrido, que corresponde a una densidad de madera muerta para los grados 3 y 4 de 0.251 g cm⁻³ y 0.176 g cm⁻³ respectivamente (Martíarena-Orce, 2007). Este

almacén resulta importante por la retención y absorción de humedad que a su vez retarda la evaporación y favorece las condiciones para el crecimiento de microorganismos que propician la mineralización de la materia orgánica (Dajoz, 2000). Este efecto se reflejó en el mayor contenido de C en el incremento de profundidad 0 cm - 30 cm del suelo, en comparación con el resto de los sistemas evaluados (Tabla 1). A pesar del número de estudios de madera muerta, aun existe un conocimiento limitado de la dinámica de las transformaciones de C liberado.

Carbono en biomasa arbórea

El contenido de C en la biomasa arbórea fue el mayor almacén respecto a los demás estudiados. El bosque BPE sin manejo presenta una edad sucesional de 40 años a 100 años y gran diversidad de especies (dominancia del grupo denominado como otras latifoliadas), lo que se asocia a un mayor contenido de C aéreo a pesar de no presentar la mayor densidad arbórea (Tabla 2). Los contenidos de C del BPE fueron mayores a los de bosques similares templados de BPE estudiados en la Sierra Norte de Oaxaca (200 Mg C ha⁻¹ y 327 Mg C ha⁻¹) (Monreal *et al.*, 2005). Una de las razones es que las especies de *Quercus* y otras latifoliadas tienen mayores densidades de madera, lo cual aumenta la biomasa aérea y el contenido de C, pese a no tener la mayor densidad arbórea (950 árboles ha⁻¹) (Tabla 1). El sistema MMOBI presentó un contenido medio de C, en comparación con el resto de los sistemas, aun cuando la densidad arbórea fue la mayor, sin embargo, las tallas de los árboles fueron menores que el BPE (Tabla 2). Esto se explicaría por la edad de la plantación (21 años) y por el hecho de no haber tenido aclareos, lo cual ha generado una mayor competencia entre los individuos de la plantación. En el otro sistema manejado (MDS) se encontraron los menores contenidos de C en biomasa aérea que se explican por la baja densidad arbórea, debido al manejo silvícola que tiende a reducir la diversidad (López-Arzola, 2007; Merino-Pérez, 2004), lo cual cambia la estructura arbórea como resultado del manejo forestal con la consecuente reducción de los almacenes de C (Monárrez-González, Pérez-Verdín,

López-González, Márquez-Linares y González-Elizondo, 2018).

Carbono total de los sistemas forestales en estudio

El bosque de PE sin manejo (bosque de referencia) fue el que presentó el mayor contenido de C al considerar la sumatoria de todos los almacenes (Tabla 1); su estrato arbóreo (incluyendo raíces) fue el que tuvo mayor contenido de C, seguido del mantillo. En el BPE, las especies principales fueron *P. patula*, *P. pseudostrobus*, *Q. laurina* y otras latifoliadas con diámetros promedio de 24.7 cm, y altura total promedio de 23 m, lo cual resultó en un mayor contenido de C respecto a los demás sistemas, esto, pese a no tener la mayor densidad arbórea (950 árboles por hectárea) debido a que las especies de *Quercus* y otras latifoliadas tienen mayores densidades de madera, lo cual aumenta la biomasa aérea y por ende el contenido de C. Si comparamos los bosques no manejados del presente estudio con otros bosques del país pareciera que no tienen un gran potencial de almacenamiento de C. Por ejemplo, bosques de liquidámbar en la región mazateca de Oaxaca (255 Mg C ha⁻¹) (Acosta-Mireles *et al.*, 2002), y bosques montanos de Oaxaca (348 Mg C ha⁻¹) (Álvarez-Arteaga, García-Calderón, Krasilnikov y García-Oliva) presentan mayores contenidos.

Destaca que el sistema MMOBI, a pesar de que sea manejado, presentó contenidos de C mayores al BE y similares al del BP, resaltando su mayor capacidad de almacenamiento. En contraste, el bosque manejado con MDS presentó los menores contenidos de C total debido probablemente a la menor densidad de árboles (Tabla 2) que redujo en menor biomasa aérea y raíces. En dicho sistema sobresalen las especies comerciales *P. patula* y *P. pseudostrobus*, con densidades de madera menores a *Quercus* y otras latifoliadas. El incremento de estas especies, como parte del manejo forestal de alta intensidad ha generado cambios en la estructura de la vegetación y, en consecuencia, en los almacenes de C (Ríos-Altamirano *et al.*, 2016).



CONCLUSIONES

Se estudiaron dos sistemas forestales manejados MMOBI y MDS y se compararon con sistemas forestales no manejados BP, BE, BPE. El mayor depósito de C se encontró en la biomasa arbórea del bosque de PE sin manejo alguno, lo cual se atribuyó a una mayor densidad arbórea y a las dimensiones de los individuos, asociado a la edad del bosque. En contraste, el manejo de alta intensidad (MDS) presentó el menor contenido de C acumulado, toda vez que este sistema está diseñado para favorecer el aprovechamiento, esto es, la extracción de especies comerciales de pino.

No hubo diferencia estadística en los depósitos de C del suelo entre los sistemas, lo cual se relaciona a un bajo impacto de los manejos sobre los almacenes del suelo, sin embargo, el sistema MMOBI fue diferente al resto de los sistemas, ya que mostró una tendencia a incrementar el C acumulado, lo que se relacionó al manejo comunitario que favorece la permanencia de los residuos del manejo silvícola en el terreno y fomenta la conservación de los suelos. Ello implica que el manejo MMOBI es una alternativa ecológicamente viable para la Sierra de Oaxaca y para ecosistemas similares, desde el punto de vista de su capacidad para almacenar C. Para una planeación forestal racional la alternativa es favorecer el crecimiento de especies de *Quercus* y otras latifoliadas en las plantaciones, porque tienen un mayor potencial de almacenamiento de C en la parte aérea del sistema.

REFERENCIAS

- Acosta-Mireles, M., Carrillo-Anzures, F., & Díaz-Lavariaga, M. (2009). Determinación del C total en bosques mixtos de *Pinus patula* Schl. Et Cham. *Terra Latinoamericana*, 27(2), 105-114.
- Acosta-Mireles, M., Vargas-Hernández, J., Velázquez Martínez, A., & Etchevers-Barra, J. D. (2002). Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca. México. *Agrociencia*, 36(6), 725-736.
- Álvarez-Arteaga, G., García-Calderón, N. E., Krasilnikov, P., & García-Oliva, F. (2013). Almacenes de carbono en bosques montanos de niebla de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Agrociencia*, 47(2), 171-180.
- Andrade, H., y M. Ibrahim. 2003. ¿Cómo monitorear el secuestro de C en los sistemas silvopastoriles? *Agroforestería en las Américas*, 10(39-40), 109-116.
- Berg, B., & McLaugherty, C. (2008). *Plant litter: Decomposition, humus formation, Carbon Sequestration* (2nd ed.). Berlin: Springer.
- Bray, D. B. (2016). Muir and Pinchot in the Sierra Norte of Oaxaca: Governance of forest management and forest recovery in Pueblos Mancomunados. *World Development Perspectives*, 4, 8-10. doi:10.1016/j.wdp.2016.11.014
- Brown, S. (2002). Measuring carbon in forest: Current status and future challenges. *Environmental Pollution*, 116(3), 363-372. doi:10.1016/S0269-7491(01)00212-3
- Brown, S., & Lugo, A. (1984). Biomass of tropical forests: A new estimate based on forest volumes. *Science*, 223, 1290-1293. doi: 10.1126/science.223.4642.1290
- Clark-Tapia, R., Suárez-Mota, M.E., Matías-Nolasco, M., & Velasco-Hipólito, F. (2016). Clima: pasado, presente y futuro. En R. Clark-Tapia, M. F. Ramos-Morales, C. Alfonso-Corrado, M. M., Mendoza-Díaz, & M. F. Ramos-Morales (Eds.), *Recursos hídricos de la Sierra Norte de Oaxaca: caracterización, diagnóstico y gestión* (pp. 48-57). México: Universidad de la Sierra Juárez.
- Comisión Nacional Forestal [Conafor]. (2011). *Inventario nacional forestal y de suelos. Manual y procedimientos para el muestreo de campo*. Zapopan, Jalisco, México: Conafor.
- Comisión Nacional Forestal [Conafor]. (2013). *Fichas técnicas sobre características tecnológicas y usos de maderas comercializadas en México*. Zapopan, Jalisco: Conafor/ Coordinación General de Educación y Desarrollo Tecnológico.
- Cruz-Flores, G., & Etchevers-Barra, J. D. (2011). Contenidos de carbono orgánico de suelos someros en pinares y abetales de áreas protegidas de México. *Agrociencia*, 45(8), 849-862.
- Dajoz, R. (2000). *Insects and Forests. The role and diversity of insects in the forest environment*. Londres: Lavoisier.
- De Fries, R. S., Foley, J. A., & G. P. Asner. (2004). Land-use choices: Balancing human
- Docampo, R. (2010). *La importancia de la materia orgánica del suelo y su manejo en producción frutícola*. Serie Actividades de Difusión N° 687. Las Brujas: INIA -Estación Experimental "Wilson Ferreira Aldunate". Recuperado de: <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/1199/1/128221131113111309.pdf>
- Duchaufour, P. H. 1984. *Edafología. Edafogénesis y Clasificación*. Paris, Francia: Masson, S. A.

- Duran, E., Robson, J., Briones-Salas, M., Bray, D. B., & Berkes, F. (2012). Wildlife conservation on community conserved lands: experiences from Oaxaca, Southern Mexico. In N. Dudley, & S. Solton (Eds.), *Protected Landscapes and Seascapes*. (pp. 243-266). Switzerland: IUCN.
- Etchevers, J. D., Acosta, M., Monreal, C., Quednow, K., & Jiménez, L. (2001). Los stocks de C en diferentes compartimientos de la parte aérea y subterránea en sistemas forestales y agrícolas de ladera en México. En *Memorias del Simposio Internacional "Medición y Monitoreo de la Captura de C en Ecosistemas Forestales"*. Nov 2001. Valdivia, Chile: Universidad Austral de Chile.
- Food and Agriculture Organization [FAO] & Intergovernmental Technical Panel on Soils [ITPS]. (2015). *Status of the World's Soil Resources*. Rome, Italy: FAO.
- Galicia, L., Saynes, V., & Campo, J. (2015). Biomasa aérea, biomasa subterránea y necromasa en una cronosecuencia de bosques templados con aprovechamiento forestal. *Botanical Sciences*, 93(3), 473-484. doi:10.17129/botsci.66
- García-Mendoza, A. J., Ordóñez-Díaz, M. J., & Briones-Salas, M. (2004). *Biodiversidad de Oaxaca* (1ª ed.). México: Instituto de Biología-UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/World Wildlife Fund.
- García-Oliva, F., Covalada, S., Gallardo, J. F., Velázquez-Durán, R., Prat, C., & Etchevers, J. D. (2014). Firewood extraction affects carbon pools and nutrients in remnant fragments of temperate forests at the Mexican Transvolcanic Belt. *Bosque*, 35(3), 311-324. doi:10.4067/S071792002014000300006
- Goslee, K., Brown, S., & Casarim, F. (2014). *Forest Carbon Monitoring System: Emission Factors, Version 2*. Guyana: Winrock International to the Guyana Forestry Commission.
- Hättenschwiler, S., & Vitousek, P. M. (2000). The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(6), 238-243. doi:10.1016/s0169-5347(00)01861-9
- Hector, A., Beale, A. J., Minns, A., Otway, S. J. & Lawton, J. H. (2000). Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, 90(2), 357-371.
- Hernández-Díaz, J. C., Corral-Rivas, J. J., Quiñones-Chávez, A., Bacon-Sobbe, J. R., & Vargas-Larreta, B. (2008). Evaluación del manejo forestal regular e irregular en bosques de la Sierra Madre Occidental. *Madera y Bosques*, 14(3), 25-41. doi:10.21829/myb.
- Hoover, C. M. (2011). Management impacts on forest floor and soil organic carbon in Northern temperate forests of the US. *Carbon Balance and Management*, 6(1), 1-8. doi:10.1186/1750-0680-6-17
- Howard, P. J. A., Howard, D. M., & Lowe, L. E. (1998). Effects of tree species and soil physico-chemical conditions on the nature of soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(3), 285-297. doi:10.1016/s0038-0717(97)00138-7
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática [Inegi]. (2013). *Base de datos geográficos. Diccionario de datos de uso del suelo y vegetación (vectorial). Escala 1:250,000*. Aguascalientes, Ags., México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC]. (2003). *Supplementary Methods and Good Practice Guidance Arising from the Kyoto Protocol, Chapter 4*. In J. Penman, M. Gytarsky, T. Hiraishi, T. Krug, D. Kruger, R. Pipatti, L. Buendía, K. Miwa, T. Ngara, K. Tanabe, & F. Wagner (Eds.) *Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry*. (pp 113–116). Japan: IPCC Panel on Climate Change.
- Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC]. (2006). *Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. Volume 4 Agriculture, forestry and other land use*. S. Eggleston, L. Buendía, K. Miwa, T. Ngara & K. Tanabe (Eds.). Japan: IGES.
- López-Arzola, R. (2007). El empoderamiento del manejo forestal comunitario en Oaxaca. La Unión de Comunidades Forestales y Ejidos de Oaxaca, 1985-1996. En D. Bray, L. Merino, & D. Barry. *Manejo sustentable de paisajes forestales* (pp. 147-162). México: SEMARNAT/INE/Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México/Consejo Mexicano de Silvicultura Sustentable/Florida International University.
- MacDicken, K. G. (1997). *A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects*. Arlington, VA: Winrock International Inst. for Agricultural Development.
- Martiarena-Orce, A. (2007). *Caracterización de la madera muerta tumbada en bayedos del Pirineo Navarro*. Pamplona, España: Proyecto Fin de Carrera de Ingeniería Técnica Agrícola, Universidad Pública de Navarra.
- Martínez, H. E., Fuentes, J. P., & Acevedo, H. E. (2008). C orgánico y propiedades del suelo. *Suelo y Nutrición Vegetal*, 8(1), 0718-2791. doi:10.4067/S0718-27912008000100006
- Merino-Pérez, L. (2004). *Conservación o deterioro. El impacto de las políticas públicas en las instituciones comunitarias y en los usos de los bosques en México* (1ª ed.) México: SEMARNAT/INE/Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sustentable, A. C.
- Monárrez-González, J. C., Pérez-Verdín, G., López-González, C., Márquez-Linares, M. A., & González-Elizondo, M. del S. (2018). Efecto del manejo forestal sobre algunos servicios ecosistémicos en los bosques templados de México. *Madera y Bosques*, 24(2), 1-16. doi:10.21829/myb.2018.2421569



- Monreal, C. M., Etchevers, J. D., Acosta, M., Hidalgo, C., Padilla, J., López, R. M., Jiménez, L., & Velásquez, A. (2005). A method for measuring above-and below-ground C stocks in hillside landscapes. *Canadian Journal of Soil Science*, 85, 523-530. doi:10.4141/S04-086
- Nájera-Luna, J. A., & García-Ramírez, P. (2009). Propiedades Físicas de la madera de *Juniperus deppeana* y *Arbustus xalapensis* de la región del Salto Durango. *Agrociencias* 6(1), 37-41. ISSN:1665-983X.
- needs and ecosystem function. *Front Ecological Environment*, 2(5), 249-257. doi.org/10.2307/3868265
- O'Dell, D., Sauer, T. J., Hicks, B. B., Thierfelder, C., Lambert, D. M., Logan, J., & Eash, N. S. (2015). A short-term assessment of carbon dioxide fluxes under contrasting agricultural and soil management practices in Zimbabwe. *Journal of Agricultural Science*, 7(3), 32-48. doi:10.5539/jas.v7n3p32
- Ordóñez-Díaz, J. A. B., Galicia-Naranjo, A., Venegas-Mancera, N. J., Hernández-Tejeda, T., Ordóñez-Díaz M. de J., & Dávalos-Sotelo, R. (2015). Densidad de las maderas mexicanas por tipo de vegetación con base en la clasificación de J. Rzedowski. *Madera y Bosques*, 21, 77-126. doi:10.21829/myb.2015.210428
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. P., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333, 988-993. doi: 10.1126/science.1201609
- Peña-Ramírez, V. M., Vázquez-Selem, L., & Siebe, C. (2009). Soil organic carbon stocks and forest productivity in volcanic ash soils of different age (1835–30,500 years B.P.) in Mexico. *Geoderma*, 149(3-4), 224-234.
- Poeplau, C. & Don, A. (2015). Carbon sequestration in agricultural soil via cultivation of cover crops-A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200:33-41.
- R Core Team (2019). *R A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R. Foundation for statistical Computing. Recuperado de <https://www.R-project.org/>.
- Red Mexicana de Sitios de Monitoreo Intensivo del Carbono [Red Mex-SMIC]. (2016). *Protocolo para la estimación de la dinámica del C forestal en sitios de medición intensiva: un enfoque multi-escala*. México: Proyecto Fortalecimiento REDD+/Cooperación Sur-Sur/Conafor/Red Mex-SMIC.
- Ríos-Altamirano, A., Alfonso-Corrado, C., Aguirre-Hidalgo, V., Ángeles-Pérez, G., Mendoza-Díaz, M. M., Rodríguez-Rivera, V., Roldán-Félix, E., & Clark-Tapia, R. (2016). Abundancia y distribución del género *Pinus* en Capulálpam de Méndez, Sierra Juárez, Oaxaca. *Madera y Bosques*, 22(3), 61-74. doi:10.21829/myb.2016.2231457
- Rocha-Loredo, A., & Ramírez-Marcial, N. (2009). Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de Pino-Encino en Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 84, 1-12.
- Rodríguez-Laguna, R., Jiménez-Pérez, J., Aguirre-Calderón, Ó. A., & Treviño-Garza, E. J. (2006). Estimación del C almacenado en un bosque de niebla en Tamaulipas, México. *Ciencia UANL*, 9(2), 179-187.
- Sánchez, C. J., & Zerecero, L. G. (1983). *Método práctico para calcular la cantidad de combustibles leñosos y hojarasca*. Nota divulgativa No 9. México: CIFONOR-INIF/SFF/SARH.
- Saugier, B., Roy, J., & Mooney, H. A. (2001). Estimations of Global Terrestrial Productivity: Converging toward a single Number? In J. Roy, B. Saugier & H. A. Mooney (Eds.). *Terrestrial Global Productivity* (pp. 543-557). France: Academic Press.
- Saynes, V., Etchevers, J. D., Galicia, L., Hidalgo, C., & Campo, J. (2012). Soil carbon dynamics in high-altitude temperate forests of Oaxaca (Mexico): Thinning and rainfall effects. *Bosque*, 33(1), 3-11. doi:10.4067/S0717-92002012000100001
- Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos [SARH]. (1985). *Inventario forestal del estado de Oaxaca. Publ. Esp. No 53*. México, D.F.: SARH.
- Thornley, J. H. M., & Cannell, M. G. R. (2000). Managing forests for wood yield and carbon storage: A theoretical study. *Tree physiology*, 20, 477-484. doi:10.1093/treephys/20.7.477
- Torres-Rojo, J. M., Moreno-Sánchez, R., & Mendoza-Briseño, M. A. (2016). Sustainable forest management in Mexico. *Current Forestry Reports*, 2(2), 93-105. doi: 10.1007/s40725-016-0033-0
- Ugalde, L. A. (1981). *Conceptos básicos de dasometría*. Turriaba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Programa de Recursos Naturales Renovables.
- Unión de Comunidades Productoras Forestales Zapotecas-Chinantecas [Uzachi]. (1994). *Programa de manejo forestal persistente para el aprovechamiento maderable de la Comunidad de Capulálpam de Méndez, Ixtlán, Oaxaca*. México: Uzachi.
- Unión de Comunidades Productoras Forestales Zapotecas-Chinantecas [Uzachi]. (2003). *Programa de manejo forestal persistente para el aprovechamiento maderable de la Comunidad de Capulálpam de Méndez, Ixtlán, Oaxaca*. México: Uzachi.
- Unión de Comunidades Productoras Forestales Zapotecas-Chinantecas [Uzachi]. (2014). *Programa de manejo forestal persistente para el*

aprovechamiento maderable de la Comunidad de Santiago Xiacú, Ixtlán, Oaxaca. México: Uzachi.

Vargas-Larreta, B., Corral-Rivas, J. J., Aguirre-Calderón, O. A., López-Martínez J. O., De los Santos-Posadas, H. M., Zamudio-Sánchez, F. J., Treviño-Garza, E. J., Martínez-Salvados, M., & Aguirre-Calderón C. G. (2017). SiBiFor: Forest Biometric System for forest management in Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales*, 23(3), 437-445. doi:10.5154/r.rchscfa.2017.06.040

Vesterdal, L., Ritter, E., & Gundersen, P. (2002). Change in soil organic carbon following afforestation of former arable land. *Forest Ecology and Management*, 169, 137-147. doi:10.1016/S0378-1127(02)00304-3

Manuscrito recibido el 11 de noviembre de 2019

Aceptado el 04 de-marzo de 2021

Publicado el 26 de octubre de 2021

Este documento se debe citar como:

Leyva-Pablo, T., de León-González, F., Etchevers-Barra, J. D., Cortés-Pérez, M., Santiago-García, W., Ponce Mendoza, A., & Fuentes-Ponce, M. H. (2021). Almacenamiento de carbono en bosques con manejo forestal comunitario. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742421. doi: 10.21829/myb.2021.2742421



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.



Aplicación de un enfoque bayesiano para ajustar ecuaciones de biomasa de *Prosopis laevis* en el norte de México

Application of a Bayesian approach to adjust biomass equations of *Prosopis laevis* in Northern Mexico

Víctor Salas-Aguilar¹, Fernando Paz-Pellat^{2,3}, Jorge Méndez-González⁴ y Juan Abel Nájera-Luna⁵

¹ Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Geoinformática. Cuauhtémoc, Chihuahua, México

² GRENASER S.A. de C.V. México.

³ Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

⁴ Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Departamento Forestal. Saltillo, Coahuila, México.

⁵ Instituto Tecnológico de El Salto. División de Estudios de Posgrado e Investigación. Durango, Durango, México.

* Autor para correspondencia: victor.salas@uacj.mx

RESUMEN

Uno de los mayores problemas en la estimación de biomasa aérea es la elección de un correcto modelo alométrico. En México existe una necesidad de cuantificar la biomasa de especies en zonas áridas. Los objetivos de este trabajo fueron ajustar ecuaciones alométricas para estimar la biomasa de *Prosopis laevis* mediante un enfoque bayesiano (EB) y cuantificar el error en el ajuste de los modelos: EB, mínimos cuadrados ordinarios (MCO) y el obtenido de una investigación publicada en 2012. El modelo bayesiano se desarrolló con base en distribuciones de probabilidad de parámetros (a y b) *a priori*, recopiladas de siete sitios de experimentación en los cuales se estimó la biomasa (B) a través del diámetro basal (Db) mediante ecuaciones potenciales. Se compararon los enfoques en cinco tamaños de muestra (TM) (10, 30, 60, 90 y 120); en cada una de ellas se realizaron 1000 repeticiones sin remplazo. Los 144 árboles medidos en los sitios de muestreo fueron usados para validar el ajuste para cada submuestra. Los resultados mostraron que el EB presentó la menor variabilidad del error en las distintos TM. El MCO ajustó similar a EB, sin embargo, su variabilidad y la presencia de valores atípicos crecieron al disminuir TM. El ajuste con los parámetros de la investigación publicada en 2012 presentó la mayor variabilidad y demostró alta incertidumbre al estimar la biomasa con parámetros fijos. Se recomienda la aplicación de EB para la estimación de biomasa en otras especies de interés y su aplicación en inventarios nacionales.

PALABRAS CLAVE: calibración bayesiana, inventarios forestales, modelos alométricos, zonas áridas.

ABSTRACT

One of the biggest problems in the estimation of aboveground biomass at the global level is the choice of a correct allometric model. In Mexico, there is a need to quantify the biomass of species in arid zones. For this reason, the objectives of this work were to adjust allometric equations for estimating biomass of *Prosopis* using a bayesian approach (EB) and to quantify the error in the adjustment of the models: EB, Ordinary Least Squares (OLS) and one get from a research published in 2012. The Bayesian model was developed on the basis of probability distributions of parameters (a and b) *a priori*, collected from seven experimentation sites in which we estimated the biomass (B) through basal diameter (Db) using power equations. We compared the approaches in five sizes of samples (TM) (10, 30, 60, 90 and 120); in each of them, 1000 repetitions without replacement were carried out. The 144 trees measured in the sampling sites were used to validate the setting for each sub-sample. The results showed that the EB presented the lowest error variability in the different TM. The MCO adjusted similar to EB, however its variability and the presence of outliers grew to decrease TM. The adjustment with the parameters of that research made in 2012 presented the greatest variability and demonstrated the high degree of uncertainty when estimating the biomass with fixed parameters. It is recommended the application of EB for the estimation of biomass in other species of interest and their application in national inventories.

KEYWORDS: bayesian calibration, forest inventories, allometric models, arid zones.

INTRODUCCIÓN

Las estimaciones de biomasa aérea resultan importantes para conocer la contribución de la vegetación en el almacenamiento de carbono en distintos ecosistemas. Las estimaciones se realizan mediante la aplicación de ecuaciones alométricas específicas de cada especie, las cuales implican proporcionalidad entre las tasas relativas de crecimiento de dos variables en un organismo (Zianis, Spyroglou, Tiakas y Radoglou, 2016).

Las relaciones de escala entre el tamaño, peso y circunferencia de un individuo son comúnmente descritas en estudios ecológicos mediante ecuaciones potenciales (Marquet *et al.*, 2005). En la teoría de escala metabólica, West, Brown y Enquist *et al.* (1997) afirmaron que, a partir de una ecuación potencial, se puede derivar una regla general de escala para un gran número de especies y ecosistemas. Esta teoría confronta los resultados de Zianis *et al.* (2016) y Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey (2003), los cuales afirman que existen diferencias entre los parámetros debido a la variabilidad geográfica donde fueron realizadas, por lo tanto, la regla de escala provoca resultados sesgados cuando se aplica en zonas distintas.

El método de mínimos cuadrados ordinarios (MCO) se usa para ajustar ecuaciones alométricas en diferentes especies de importancia forestal (Picard, Saint-André y Henry, 2012). Sin embargo, el enfoque bayesiano ha tomado auge en este ramo en los últimos años debido a que incorpora conocimiento *a priori* acerca de los datos, lo que el MCO ignora por completo (Zhang, Duan y Zhang, 2013). Por ejemplo, Zapata-Cuartas, Sierra y Alleman (2012) utilizaron valores de los parámetros *a* y *b* de diversas investigaciones para introducir el enfoque bayesiano (EB), sus resultados indicaron que el EB puede predecir con alta certidumbre la biomasa en muestras de seis individuos en comparación con MCO que necesita mínimo 40 a 60 árboles. Estos resultados fueron corroborados en las investigaciones de Zhang *et al.* (2013), Kuyah, Sileshi y Rosenstock (2016) y Zianis *et al.* (2016).

Los ajustes de ecuaciones alométricas específicas para cada especie son importantes para aplicarlas en datos de inventarios regionales (Intergovernmental Panel on Cli-

mate Change [IPCC] (2003). No obstante, la colecta de datos puede ser costosa en tiempo y en dinero (Sileshi, 2014). La investigación de Roxburgh, Paul, Clifford, England y Raison (2015) indica que es necesario cosechar entre 19 y 95 árboles para obtener desviaciones estándar por debajo de 5%; por su parte, Méndez-González, Turlan-Medina, Ríos-Saucedo and Nájera-Luna (2012) indicaron que necesitan mínimo 40 árboles de *Prosopis laevigata* para ajustar el modelo y que la varianza de lo estimado sea mínima.

La parte operativa en la aplicación de ecuaciones alométricas necesita evaluar la confiabilidad de las estimaciones por el hecho de que la fuente de error más importante es la elección del modelo alométrico (Chave *et al.*, 2004). Por ejemplo, es común que, al no encontrar ecuaciones alométricas de una especie de interés, se usen ecuaciones alternas ajustadas a otras zonas (IPCC, 2003), donde los parámetros de estas capturan las condiciones medioambientales y de competencia del sitio donde fueron hechas, mas no de donde se aplican (Zhang *et al.*, 2013).

El almacén de carbono más importante de México se ubica en el ecosistema semiárido (Maser, Ordóñez y Dirzo, 1997); sin embargo, existen pocos estudios en los cuales se desarrollen ecuaciones alométricas específicas para este tipo de ecosistema (Méndez-González, Santos Méndez, Nájera-Luna y González-Ontiveros, 2006). El género *Prosopis spp.* es típico de estas regiones y está representado por 11 especies (Palacios, 2006).

La investigación de Méndez-González *et al.* (2012) ajustó ecuaciones alométricas de *Prosopis laevigata* en siete sitios del norte de México. En cada sitio se ajustaron los parámetros correspondientes de una ecuación potencial mediante el método clásico de MCO, además, se determinó un tamaño óptimo de cosecha de árboles para realizar el ajuste. Sin embargo, en esta investigación no se menciona la cantidad de repeticiones de las submuestras para determinar un tamaño ideal de muestreo, con la cual se puede dar idea de la variabilidad del error en cada una de ellas. La hipótesis de este trabajo fue que el enfoque bayesiano reducirá la incertidumbre asociada a la estimación de biomasa en menores tamaños de muestra con res-



pecto al MCO y a los ajustes de Méndez-González *et al.* (2012).

OBJETIVOS

Los objetivos de esta investigación fueron generar ecuaciones alométricas para estimar la biomasa de *Prosopis laevigata* mediante un enfoque bayesiano y cuantificar el error en distintos tamaños de muestra para comparar el marco bayesiano con el método de mínimos cuadrados ordinarios y el ajuste obtenido de la investigación de Méndez-González *et al.* (2012).

MATERIALES Y MÉTODOS

Fuente de datos

Los registros del diámetro basal (cm) y biomasa (kg) se obtuvieron de Turlan-Medina (2011), los cuales ajustaron ecuaciones potenciales de *Prosopis laevigata* para siete sitios en el Norte de México (Méndez-González *et al.*, 2012) (Fig. 1). La tabla 1 presenta un resumen de las principales características de los sitios de muestreo. El número total de árboles observados en los sitios fue de 144, donde cada dato representa el diámetro basal (Db) y la biomasa (B). Los parámetros a y b se ajustaron con el método de mínimos cuadrados mediante una ecuación ($B = aDb^b$) transformada a logaritmo para hacerla lineal.

$$\ln B = \ln a + b(\ln Db) + e \quad (1)$$

Al hacer comparaciones en unidades reales es necesario transformar la ecuación (1) a su escala aritmética; sin embargo, existe un sesgo producido por la transformación logarítmica. Para evitar esto se aplicó un factor de corrección como lo indica Zianis *et al.* (2016).

Teoría bayesiana

La regla de Bayes se expresa como un vector de datos $y = (y_1, y_2, y_3, \dots, y_n)$, datos de biomasa, y un vector de parámetros $\theta = (\theta_1, \theta_2, \theta_3, \dots, \theta_n)$, obtenidos de ecuaciones ajustadas entre el diámetro y la biomasa, de la siguiente manera:

$$p(y, \theta) = p(y|\theta)p(\theta) = p(\theta|y)p(y) \quad (2)$$

donde p representa una función de densidad de probabilidad, los valores de θ se pueden obtener por medio de mínimos cuadrados u otro medio de ajuste de parámetros. De acuerdo con Zapata-Cuartas *et al.* (2012), θ tiene una distribución de probabilidad que puede actualizarse dado algunos datos observados (y):

$$\pi(\theta|y) = \frac{\pi(\theta)f(y|\theta)}{\int \pi(\theta)f(y|\theta) d\theta} \quad (2)$$

La distribución de probabilidad *a priori* de los parámetros para alguna ecuación alométrica están dados por $\pi(\theta)$, los cuales se obtienen en este trabajo del ajuste de parámetros observados en la tabla 1.

Implementación bayesiana en la estimación de biomasa de *Prosopis*

La elección de las distribuciones *a priori* de los parámetros es crítica para el desarrollo del método bayesiano, por lo que en este trabajo se partió del supuesto que los parámetros de la ecuación (1) están normalmente distribuidos, por lo que se calculó la media y la varianza.

Los valores de la media y desviación estándar para el parámetro a (escala logarítmica) introducidos al modelo bayesiano fueron -2.2472 y 1.2383, respectivamente, mientras que para el parámetro b los valores fueron $\mu = 2.2103$ y $\sigma = 0.4438$.

La ventaja de tener conocimiento informativo de los parámetros es que se define el dominio que deben tener estos y , de esta manera, la distribución de los parámetros puede generar miles de soluciones antes de converger en su distribución posterior. Para lograr lo último, es necesario recurrir a métodos numéricos por la gran cantidad de simulaciones requeridas para lograr tener datos confiables. Este procedimiento fue programado en el lenguaje

Python 2.7, el cual se apoya del módulo PYMC3, que posee librerías especializadas en la implementación de modelos bayesianos (Patil, Huard y Fonnesebeck, 2010). Dicho módulo incorpora el método NUTS (muestreador sin giro en U, por sus siglas en inglés) para actualizar los parámetros. El método NUTS es una extensión del algoritmo de cadenas de Markov Montecarlo que elimina las imprácticas ejecuciones de ajuste e intervenciones del usuario (Hoffman y Gelman, 2014). El concepto es simple, a medida que se iteren más muestras (con el método NUTS) los valores de los parámetros *a posteriori* convergerán a valores más precisos. Dentro del programa se ajustó a que se realizaran 25 000 iteraciones del muestreador NUTS para asegurar una máxima convergencia de los

parámetros estimados (el código de programación puede solicitarse a los autores de esta investigación).

La figura 2 presenta el esquema de ajuste de parámetros con el esquema bayesiano; en la primera parte se tiene que definir la media (μ) y desviación estándar (σ) de los parámetros a y b de la ecuación (1). El modelo lineal generalizado (MLG) empleado para ajustar parámetros asume una distribución normal bivariada en los dos parámetros. Se supuso que los errores están normalmente distribuidos $e \sim N(0, \sigma^2)$ como lo recomienda Hadfield (2010). El MLG, además de la distribución de los parámetros *a priori*, usa los datos del diámetro basal para obtener una actualización óptima *a posteriori* de los parámetros y al mismo tiempo de la predicción de biomasa.



FIGURA 1. Distribución espacial de los sitios de muestreo.



TABLA 1. Descripción de los valores usados para aplicar el enfoque bayesiano, los datos y ajuste se pueden ver en Turlan-Medina (2011) y Méndez-González *et al.* (2012).

Sitio	Estado/Municipio	Árboles (n)	DB (cm)		B (kg)		Parámetros		
			mín	máx	mín	máx	a	Ln(a)	b
1	Durango/Nazas	10	11.0	20.7	3.0	16.2	0.346	-1.06	1.679
2	Durango/Dgo.	30	5.2	31.5	3.1	229.1	0.056	-2.88	2.383
3	Zacatecas//Río Grande	14	6.8	26.0	10.3	265.5	0.108	-2.23	2.200
4	Zacatecas/Nieves	15	7.3	27.0	11.3	367.5	0.127	-2.06	2.161
5	Chihuahua/Satevo	27	5.9	41.8	8.1	558.7	0.041	-3.19	2.513
6	Chihuahua/Aldama	22	6.0	39.0	7.7	490.6	0.018	-4.01	1.458
7	Coahuila/Viesca	26	5.2	32.1	4.7	117.7	0.751	-0.28	2.166

DB= Diámetro basal, B= Biomasa.

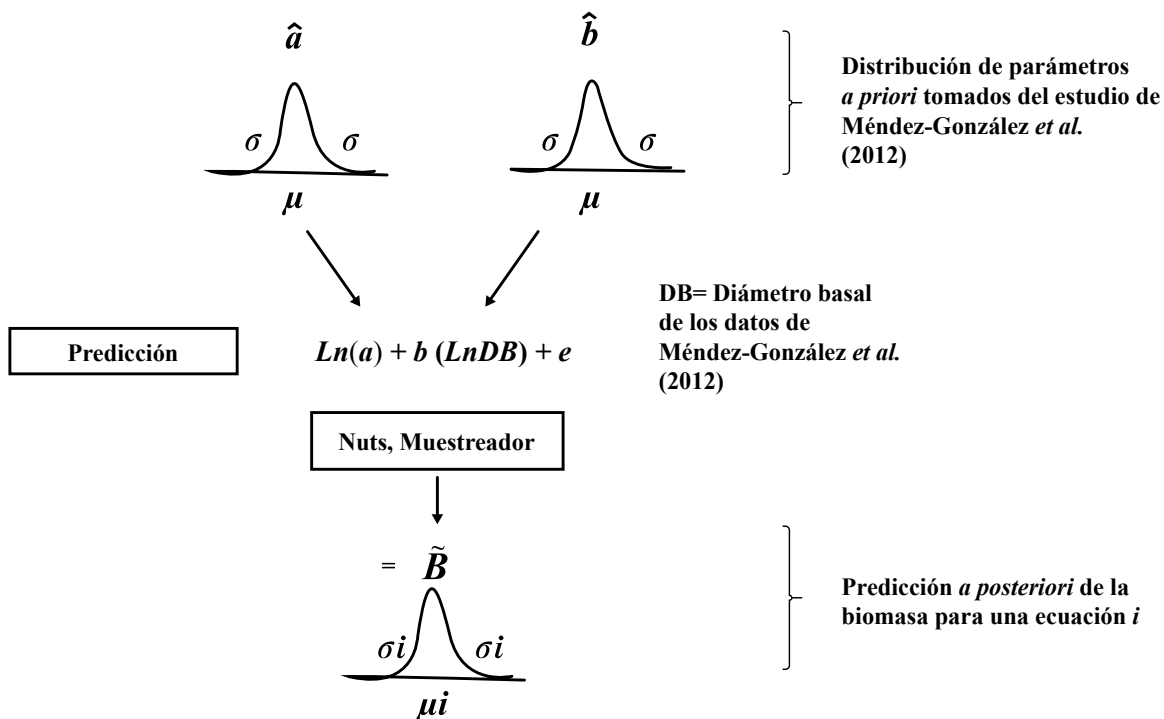


FIGURA 2. Esquema de la aplicación del enfoque bayesiano para predecir la biomasa en *Prosopis* en la *i* ecuación.

Evaluación de los modelos

La evaluación del enfoque bayesiano, MCO y las ecuaciones generadas por Méndez-González *et al.* (2012) se llevaron a cabo con los 144 datos de diámetro basal y biomasa descritos anteriormente (población objetivo). Se utilizó el programa SQLite 3.0 para definir los tamaños de muestra (TM) de 10, 30, 60, 90, 120 individuos. Cada TM se muestreó aleatoriamente, sin remplazo, 1000 veces y se ajustaron con los tres enfoques propuestos. El conjunto de parámetros ajustados en las diferentes TM se usó para calcular la biomasa de la población objetivo (144 datos de biomasa) y con ello poder determinar la eficiencia para los diferentes tamaños de muestra. La eficiencia en términos del error se calculó con el error absoluto medio (EMA) y la raíz cuadrada media del error (RCME):

$$EMA = \frac{\sum_{i=1}^N |B - \hat{B}|}{N} \quad (3)$$

$$RCME = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (B - \hat{B})^2}{N}} \quad (4)$$

donde B es la biomasa observada (kg), \hat{B} es la biomasa estimada (kg) y N es el número de observaciones.

RESULTADOS

Ajuste bayesiano y mínimos cuadrados ordinarios

Los valores de los parámetros muestran una tendencia descendente al incrementarse el tamaño de muestra en los dos enfoques propuestos (Fig. 3). Las 1000 repeticiones mostraron que, para un tamaño de muestra de 120 individuos, el coeficiente de variación (CV) del parámetro a en EB y MCO fue 3.74% y 3.90%, respectivamente. En lo que respecta al parámetro b el CV para EB y MCO fue de 1.25% y 1.29%. La mediana de los valores de a y b para EB y MCO resultó similar en este tamaño de muestra, EB:

$a = -1.85$, $b = 2.08$; MCO: $a = -1.83$, $b = 2.04$. Lo anterior indica que en muestras grandes los resultados de los ajustes de EB y MCO tienden a ser iguales.

Las diferencias entre los enfoques se logran apreciar en tamaños de muestras menores donde los valores de MCO presentan un rango superior a EB. Los coeficientes de variación del parámetro a en la muestra de 10 árboles fueron de 21.19% y 36.21% en EB y MCO, respectivamente. Las diferencias entre el CV del parámetro b fueron bajas en comparación con a (7.32% y 11.78% para EB y MCO), lo que mostró que los valores de la pendiente del modelo fueron más estables que el intercepto en las repeticiones procesadas.

Validación de los métodos propuestos

La tabla 2 presenta los resultados promedios en la validación del EB, MCO y los valores ajustados por Méndez-González *et al.* (2012) en las diferentes muestras y 1000 repeticiones analizadas. La validación se realizó transformando las predicciones de la ecuación (1) a su escala original. La incertidumbre promedio de EMA y RCME del error fue similar para los tres enfoques propuestos y los diferentes tamaños de muestra. Sin embargo, se observó que a medida que el tamaño de muestra disminuyó, el coeficiente de variación de EMA y RCME aumentó proporcionalmente en los tres métodos. La figura 4 muestra la incertidumbre de cada método, donde se observó que el enfoque bayesiano es el más estable, aunque el MCO mostró una tendencia similar, pero con mayores valores atípicos. Al usar el ajuste de Méndez-González *et al.* (2012) se observó que en TM de 10 árboles, su porcentaje de error en comparación con el EB fue de 497.6%. En el caso de MCO el porcentaje de error fue de 55% con respecto a EB. Se necesitan entre 90 y 120 árboles del ajuste de Méndez-González *et al.* (2012) para obtener CV similares al EB, que lo obtiene con tan solo 10 individuos. Al mantener la incertidumbre del error más baja en los diferentes tamaños de muestra, se determinó que el EB es mejor para aplicarse en TM grandes o pequeños.

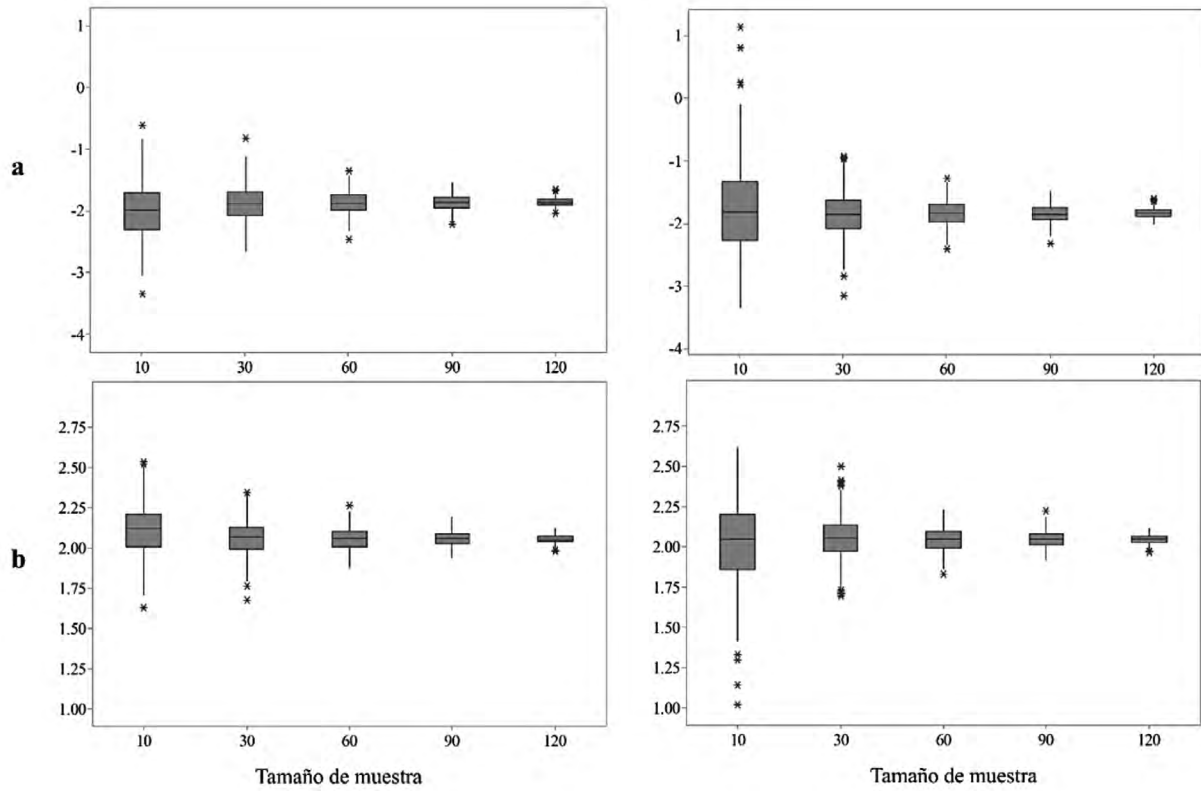


FIGURA 3. Resultados del ajuste de los parámetros para las 1000 repeticiones en diferente tamaño de muestra.

Las figuras de la izquierda son los valores para EB y las de la derecha son de MCO, los asteriscos muestran los valores atípicos.

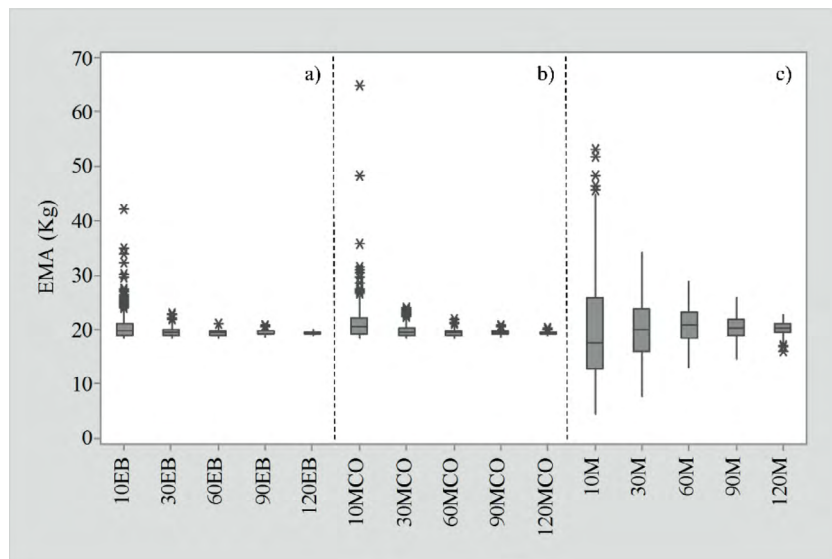


FIGURA 4. Comparación del error absoluto medio (EMA) para los enfoques bayesiano (a), mínimos cuadrados ordinarios (b) y el ajuste de Méndez-González *et al.* (2012) (c) para cada tamaño de muestra.

Las letras después de los números indican el método propuesto: bayesiano (EB), mínimos cuadrado (MCO) y Méndez-González *et al.* (2012) (M).

TABLA 2. Resumen de la validación de 1000 repeticiones para los tres enfoques propuestos en diferente tamaño de muestra.

<i>Estadísticos</i>	<i>10</i>	<i>30</i>	<i>60</i>	<i>90</i>	<i>120</i>
E. bayesiano					
EMA	19.79	19.87	19.36	19.28	19.30
CV(EMA)	11.34	4.11	2.56	1.96	1.19
RCME	36.81	36.79	36.98	36.79	36.91
CV(RCME)	13.34	7.85	4.98	3.74	2.16
MCO					
EMA	20.39	19.50	19.40	19.37	19.35
CV(EMA)	16.19	5.04	2.89	1.99	1.23
RCME	38.62	37.11	37.11	37.08	37.05
CV(RCME)	20.71	9.49	5.70	3.82	2.26
Méndez-González <i>et al.</i> (2012)					
EMA	17.55	19.87	20.83	20.26	20.38
CV(EMA)	55.03	26.08	14.73	9.91	5.77
RCME	27.80	34.24	38.23	36.97	38.09
CV(RCME)	66.39	31.64	17.49	12.19	7.10

(CV) representa el coeficiente de variación, EMA es el error medio absoluto promedio, RCME es la raíz cuadrada media del error promedio.

DISCUSIÓN

La publicación de parámetros de ecuaciones alométricas en conjunto con los datos de biomasa medida proveen la oportunidad de contrastar hipótesis referentes al mejor ajuste de los datos ante el escaso recurso destinado para la investigación. Con base en las inconsistencias metodológicas y los supuestos que producen diferentes resultados en el ajuste alométrico esta investigación propuso el uso de un enfoque bayesiano para evaluar nuevas ecuaciones a través de datos de diámetro basal y biomasa medidos por Turlan-Medina (2011) y Méndez-González *et al.* (2012).

Los resultados son consistentes con los encontrados por Zapata-Cuartas *et al.* (2012) y Zhang *et al.* (2013), donde se observó que el enfoque bayesiano, con información *a priori* presentó mayor certidumbre en comparación con métodos clásicos. Las simulaciones hechas en este trabajo permitieron analizar el ajuste de los parámetros con respecto a la población de *Prosopis* en diferente tamaño de muestra, donde los resultados mostraron que, al dismi-

nuir el tamaño de muestra, la variación del error aumentó en los enfoques propuestos. Sin embargo, dicha variación fue menor en el enfoque bayesiano, similar a lo presentado por Zapata-Cuartas *et al.* (2012) y Zell, Bösch y Kändler (2014), los cuales afirmaron que un tamaño de muestra de seis árboles es suficiente para ajustar un modelo alométrico. El ajuste con el método de mínimos cuadrados presentó ajustes similares a los del bayesiano, aunque en el tamaño de muestra de 10 individuos mostró valores atípicos, lo que incrementó su incertidumbre.

El enfoque bayesiano (EB) demostró que tiene un mecanismo de optimización para reducir la incertidumbre de un modelo potencial aplicado a la especie de *Prosopis laevigata*. Como lo mencionan Dietze, Wolosin y Clark (2008), el EB reduce la incertidumbre total porque aprovecha la información de especies bien representadas.

En zonas áridas de México son pocas las mediciones para calcular biomasa (Turlan-Medina, 2011), por lo que resulta crítico en la elección de un modelo para hacer pre-



dicciones de biomasa dentro de un inventario nacional (Sileshi, 2014). El trabajo realizado por Méndez-González *et al.* (2012) fue un esfuerzo para proveer información inexistente de la especie *Prosopis laevigata* en el norte de México, de acuerdo con las buenas prácticas del IPCC (IPCC, 2003), por lo que esta información puede usarse cuando no existan modelos de esta especie en una región en particular. No obstante, los resultados del enfoque bayesiano difieren en la variabilidad del error a lo propuesto por Méndez-González *et al.* (2012). Por ejemplo, ellos recomiendan 40 especies como mínimo para ajustar ecuaciones de biomasa en *Prosopis*; sin embargo, con las simulaciones hechas en esta investigación, se mostró que el ajuste de Méndez-González *et al.* (2012) necesita entre 90 y 120 muestras para obtener una variabilidad del error similar a las del ajuste bayesiano, que solo necesita 10 individuos.

Una ventaja de usar el EB y simulaciones para cada tamaño de muestras, es que permite observar la variabilidad del error con respecto a la población que se analiza con gran veracidad. Esto elimina cualquier suspicacia acerca de cómo fueron elegidos los datos para ajustar un modelo (Kruschke y Vanpaemel, 2015).

Los resultados de este trabajo concuerdan con Zhang, Zhang y Duan, 2015, en que el enfoque bayesiano (EB) permite integrar distintas fuentes de información para mejorar las predicciones de biomasa; también coincide con Zapata-Cuartas *et al.* (2012) en que el EB es adecuado para estimar la biomasa con pocas muestras y alta certidumbre al compararla con enfoques clásicos. Asimismo, es congruente con lo planteado por Henry *et al.* (2014), donde el EB se plantea como una alternativa para usarse en inventarios forestales nacionales.

Los resultados de la presente investigación resaltan la importancia de usar información existente como variables de entrada para inferir sobre el enfoque bayesiano. En el caso de no haber información *a priori* de las especies a trabajar, los estudios de Zapata-Cuartas *et al.* (2012) y Zianis *et al.* (2016) usaron información *a priori* sobre género obteniendo resultados aceptables.

CONCLUSIONES

Se ajustaron nuevas ecuaciones de biomasa a la especie *Prosopis laevigata* a través de la implementación de un enfoque bayesiano. Los datos para alimentar el modelo se colectaron de un trabajo de investigación donde levantaron siete sitios y estimaron la biomasa para la especie mediante MCO. Los parámetros ajustados en estos sitios (*a* y *b*) permitieron que se construyeran distribuciones de probabilidad *a priori* para ajustar el enfoque bayesiano (EB).

El uso de 1000 simulaciones permitió hacer comparaciones entre los diferentes enfoques de ajuste a diferente tamaño de muestra. La comparación realizada entre el EB y mínimos cuadrados ordinarios presentó resultados similares; solo en tamaños de muestra bajos, la variabilidad del error fue mayor en MCO, además de que presentó mayores datos atípicos. En el caso de las ecuaciones propuestas por Méndez-González *et al.* (2012), se observó que la variabilidad del error fue grande para diferentes tamaños de muestra, en comparación al EB. Las simulaciones mostraron que el ajuste de una ecuación con parámetros fijos tendieron a sobrestimar los valores medidos hasta cuatro veces más que el EB.

De acuerdo con los resultados obtenidos para *Prosopis laevigata*, es factible la aplicación del EB para otras especies de interés forestal. También explorar otras perspectivas del enfoque bayesiano, como los modelos jerárquicos bayesianos, los cuales son una tendencia reciente en investigaciones sobre el tema.

REFERENCIAS

- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 409-420. doi:10.1098/rstb.2003.1425
- Dietze, M. C., Wolosin, M. S., & Clark, J. S. (2008). Capturing diversity and interspecific variability in allometries: a hierarchical approach. *Forest Ecology and Management*, 256(11), 1939-1948.

- Hadfield, J. D. (2010). MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software*, 33(2), 1-22.
- Henry, M., Cifuentes-Jara, M., Réjou-Méchain, M., Piotto, D., Michel-Fuentes, J. M., Wayson, C., Alice-Guier, F., Castañeda-Lombis, H., Castellanos-López, E., Cuenca-Lara, R., Cueva-Rojas, K., Del Águila-Pasquel, J., Duque-Montoya, Á., Fernández-Vega, J., Jiménez-Galo, A., López, O. R., Gunnar-Marklund, L., Milla, F., Nívar-Cháidez, J. de J., Ortiz-Malavassi, E., Pérez, J., Ramírez-Zea, C., Rangel-García, L., Rubilar-Pons, R., Sanquetta, C., Scott, C., Westfall, J., Zapata-Cuartas, M., & Saint-André, L.. 2015. Recommendations for the use of tree models to estimate national forest biomass and assess their uncertainty. *Annals of Forest Science*, 72(6), 769-777. doi:10.1007/s13595-015-0465-x
- Hoffman, M. D., & Gelman, A. (2014). The No-U-turn sampler: adaptively setting path lengths in Hamiltonian Monte Carlo. *Journal of Machine Learning Research*, 15(1), 1593-1623.
- Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC]. (2003). *Good practice guidance for land use, land-use change and forestry*. J. Penman, M. Gytarsky, T. Hiraishi, T. Krug, D. Kruger, R. Pipatti, L. Buendia, K. Miwa, T. Ngara, K. Tanabe, & F. Wagner (Eds.). Japan: IGES.
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., and Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science*, 49(1), 12-35.
- Kruschke, J. K., & Vanpaemel, W. (2015). Bayesian Estimation in Hierarchical Models. In J. R. Busemeyer, Z. Wang, J. T. Townsend, & A. Eidels (Eds.), *The Oxford Handbook of Computational and Mathematical Psychology*, (pp. 279-299). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Kuyah, S., Sileshi, G., & Rosenstock, T. (2016). Allometric Models Based on Bayesian Frameworks Give Better Estimates of Aboveground Biomass in the Miombo Woodlands. *Forests*, 7(2), 13. doi:10.3390/f7020013
- Marquet, P. A., Quinones, R. A., Abades, S., Labra, F., Tognelli, M., Arim, M., & Rivadeneira, M. (2005). Scaling and power-laws in ecological systems. *Journal of Experimental Biology*, 208, 1749-1769. doi:10.1242/jeb.01588
- Masera, O. R., Ordóñez, M. J., & Dirzo, R. (1997). Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change*, 35(3), 265-295.
- Méndez-González, J., Santos Méndez, A., Nájera-Luna, J. A., & González-Ontiveros, V. (2006). Modelos para estimar volumen y biomasa de árboles individuales de *Prosopis glandulosa*, var. torreyana en el Ejido Jesús González Ortega N° 1, Mpio. de Mexicali, B.C. *Agrofaz*, 6(2), 226-235.
- Méndez-González, J., Turlan-Medina O. A., Ríos-Saucedo J. C., & Nájera Luna J. A. (2012). Ecuaciones alométricas para estimar biomasa aérea de *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) MC Johnst. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(13), 57-72.
- Palacios, R. A. (2006). Los mezquites mexicanos: biodiversidad y distribución geográfica. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 41(1-2), 99-121.
- Patil, A., Huard, D., & Fonnesbeck, C. J. (2010). PyMC: Bayesian stochastic modelling in Python. *Journal of Statistical Software*, 35(4), 1-81.
- Picard, N., Saint-André, L., & Henry, M. (2012). *Manual for building tree volume and biomass allometric equations: from field measurement to prediction*. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations/Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.
- Roxburgh, S. H., Paul, K. I., Clifford, D., England, J. R., & Raison, R. J. (2015). Guidelines for constructing allometric models for the prediction of woody biomass: How many individuals to harvest?. *Ecosphere*, 6(3), 1-27. doi:10.1890/es14-00251.1
- Sileshi, G. W. (2014). A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes and corrective measures. *Forest Ecology and Management*, 329, 237-254. doi:10.1016/j.foreco.2014.06.026
- Turlan-Medina, O. A. 2011. *Ecuaciones alométricas para cuantificar biomasa aérea en siete poblaciones de Prosopis spp. en el norte-centro de México*. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Buenavista, Saltillo, Coahuila.



- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309), 122-126. doi:10.1126/science.276.5309.122
- Zapata-Cuartas, M., Sierra, C. A., & Alleman, L. (2012). Probability distribution of allometric coefficients and Bayesian estimation of aboveground tree biomass. *Forest Ecology and Management*, 277, 173-179. doi:10.1016/j.foreco.2012.04.030
- Zell, J., Bösch, B., & Kändler, G. (2014). Estimating aboveground biomass of trees: comparing Bayesian calibration with regression technique. *European Journal of Forest Research*, 133(4), 649-660. doi:10.1007/s10342-014-0793-7
- Zhang, X., Duan, A., & Zhang, J. (2013). Tree Biomass Estimation of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) Based on Bayesian Method. *PLoS ONE*, 8(11), 1-7. doi:10.1371/journal.pone.0079868
- Zhang, X., Zhang, J., & Duan, A. (2015). A hierarchical Bayesian model to predict self-thinning line for Chinese fir in southern China. *PLoS ONE*, 10(10), 1-11. doi.org/10.1371/journal.pone.0139788
- Zianis, D., Spyroglou, G., Tiakas, E., & Radoglou, K. M. (2016). Bayesian and Classical Models to Predict Aboveground Tree Biomass Allometry. *Forest Science*, 62(3), 247-259. doi:10.5849/forsci.15-045
- Manuscrito recibido el 14 de septiembre de 2018
Aceptado el 03 de septiembre de 2019
Publicado el 18 de noviembre de 2021
Este documento se debe citar como:
Salas-Aguilar, V., Paz-Pellat, F., Méndez-González, J., & Nájera-Luna, J. A. (2021). Aplicación de un enfoque bayesiano para ajustar ecuaciones de biomasa de *Prosopis laevigata* en el norte de México. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742424. doi: 10.21829/myb.2021.2742424



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.



Almacenes de carbono en un paisaje de humedal cárstico a lo largo de un corredor transversal costero de la Península de Yucatán

Carbon stocks in a karst wetlandscape along a transverse coastal corridor in the Yucatan Peninsula

Sara María Morales-Ojeda¹*, Jorge A. Herrera-Silveira¹ y Roger Orellana²

¹ Centro de Investigación y Estudios Avanzados. Instituto Politécnico Nacional. Mérida, Yucatán, México.

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

* Autor de correspondencia. sara.morales@cinvestav.mx

RESUMEN

Los humedales costeros son dinámicos y su variación depende de la intensidad e interacción entre los procesos continentales y marinos que los influyen. Estos humedales son altamente productivos y sustentan servicios ambientales relevantes para la mitigación de los efectos del cambio climático antropogénico. Considerando un enfoque paisajístico de conectividad entre los procesos costeros, se llevó a cabo la evaluación de los almacenes de C aéreo y subterráneo en ocho humedales. Estos conforman un paisaje continuo en la costa norte de Yucatán denominado corredor transversal costero. El almacén de C para el corredor correspondió a 3 837 160 Mg de C. El humedal de manglar chaparro presentó el mayor almacén de carbono total por unidad de área (371 Mg C ha⁻¹), siendo también el dominante en extensión. El gradiente en el almacén de C aéreo entre humedales obedeció a patrones de inundación, elevación topográfica, salinidad intersticial y la tolerancia específica de las especies. Los manglares almacenaron más carbono por hectárea que los humedales dominados por herbáceas emergentes y por la vegetación sumergida. Los primeros estarían dominados por procesos de producción y acumulación de C, mientras que en los segundos la producción y el reciclamiento serían los más importantes, repercutiendo en una menor acumulación de C. Los resultados contribuyen al entendimiento de los patrones de almacenamiento de C en un gradiente salino y topográfico en paisajes integrados por humedales costeros cársticos. Los resultados podrán utilizarse para evaluar las afectaciones regionales potenciales en el mediano y largo plazo ocasionados por impactos naturales y antropogénicos.

PALABRAS CLAVE: biomasa aérea, carbono azul, manglares, marismas, pastos marinos, sedimento.

ABSTRACT

Coastal wetlands are dynamic, and exhibit spatial variation associated to the intensity of the land-ocean interactions. These wetlands are highly productive, and support relevant environmental services related to anthropogenic climate change mitigation. From a landscape point of view, and assuming that connectivity among coastal processes does exist among coastal processes, the evaluations of the aboveground and belowground C stocks were carried out in eight landscape units, along a wetland continuum located at the northern coast of Yucatan, called "coastal transverse corridor". The ecosystem C stock for the corridor was 3 837 160 Mg C. The dwarf mangrove presented the largest total carbon stock per unit area (371 Mg C ha⁻¹), being also the dominant in extension. The gradient of the aboveground C stocks followed flood patterns, the elevation of the wetland, interstitial salinity, and the specific tolerance of the species. The mangroves stored more carbon per hectare than wetlands dominated by emergent herbaceous and submerged vegetation. The first ones were dominated by production and accumulation rates of C, while the other two, were dominated by the production, and the recycling which caused a low C storage. The results of this study contribute to the understanding of the C stocks patterns in the salinity and topographic gradients along karst coastal wetlands. The results could be used to evaluate the potential of local and regional effects in the medium and long term caused by natural and anthropogenic impacts.

KEYWORDS: aboveground biomass, blue carbon, mangroves, marshlands, seagrasses, sediment.

INTRODUCCIÓN

La costa es una zona dinámica de transición entre ambientes terrestres y oceánicos que ha resultado de la acción de forzantes físicos (v. g. ríos, mareas y olas), evolución geomorfológica (v. g. balance entre tasas de erosión y sedimentación) e hidrológica (agua dulce superficial y subterránea, agua marina, evaporación, precipitación) (Rovai *et al.*, 2018).

La variedad de combinaciones de estos forzantes físicos favorece la presencia de diferentes configuraciones costeras; en el caso de los humedales costeros, se presentan arreglos espaciales heterogéneos compuestos por un mosaico de comunidades biológicas variadas tales como ciénegas, marismas de agua dulce y marinas, bosques de agua dulce y manglares, pastos marinos y arrecifes de coral, entre los más relevantes. La distribución espacial de los humedales costeros obedece a gradientes espaciales de salinidad, niveles topográficos, hidroperiodo y fuente de agua dulce (superficial o subterránea) o marina (Herrera-Silveira y Comín, 2000; Flores-Verdugo *et al.*, 2007; Hernández-Arana *et al.*, 2015). Debido a la heterogeneidad espacial de las comunidades biológicas, la mejor aproximación a su estudio en las escalas local y regional es a través de un enfoque paisajístico estructurado en corredores transversales costeros.

Cada configuración, o unidad dentro del paisaje de humedal costero, tiene una huella ambiental específica de controladores y procesos responsables de las características de estructura y función que dan soporte a la diversidad de servicios ambientales que ofrecen. Las unidades funcionales del paisaje de humedal costero no están aisladas debido a la conexión transversal relacionada con la matriz hidrológica pudiéndose formar complejas conexiones con otras unidades dentro del paisaje (Bornette, Amoros y Lamouroux, 1998; Cohen *et al.*, 2016; Thorslund *et al.*, 2017).

La conservación y permanencia del paisaje costero está vinculado con el bienestar humano a través de diversos servicios ambientales (Calhoun *et al.*, 2017; Creed *et al.*, 2017; Yao *et al.*, 2017) y constituyen una importante fuente de biodiversidad (Costanza, *et al.*, 1997; Gibbs, 2000). Uno

de estos servicios ambientales con relevancia local, regional y global es la regulación de gases de efecto invernadero a través de los almacenes y flujos de carbono orgánico aéreo y subterráneo (Bridgham, Megonigal, Keller, Bliss y Trettin, 2006; Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC], 2011; Mitsch *et al.*, 2013; Herrera-Silveira *et al.*, 2016).

El carbono contenido en la vegetación costera principalmente en manglares, praderas de pastos marinos y marismas de marea es denominado como "carbono azul" (McLeod *et al.*, 2011) y sus almacenes ya han sido evaluados como muy importantes. Sin embargo, están desapareciendo o empeorando su condición como resultado de las continuas presiones de desarrollo antrópico, lo que se traduce en emisiones de gases de efecto invernadero a la atmósfera (Pendleton *et al.*, 2012).

La iniciativa de carbono azul es atractiva tanto en investigación como para los interesados en políticas de conservación. El carbono azul ofrece un marco de referencia como estrategia potencialmente rentable tanto para lograr reducciones genuinas en las emisiones de gases de efecto invernadero como para fortalecer los beneficios colaterales de los almacenes y flujos de carbono. Por otra parte, los ecosistemas de carbono azul proporcionan el hábitat para especies alimentarias valiosas, depuran la contaminación industrial y urbana y proporcionan una defensa eficaz contra las tormentas y los fenómenos meteorológicos extremos (Nellemann *et al.*, 2009; Grimsditch, Alder, Nakamura, Kenchington y Tamelander, 2013). A pesar de los beneficios de mitigación y adaptación que resultan de la protección o restauración de los ecosistemas de carbono azul, la evaluación de los almacenes de carbono se ha centrado a un ecosistema de forma individual, o bien, en el componente aéreo o subterráneo en un solo ecosistema tal como el manglar (Walcker *et al.*, 2018), los pastos marinos (Duarte *et al.*, 2010; Fourqurean *et al.*, 2012; Lavery, Mateo, Serrano y Rozaimi, 2013; Campbell, Lacey, Decker, Crooks y Fourqurean, 2015; Gullström *et al.*, 2017), o las marismas (Bai *et al.*, 2016; Macreadie *et al.*, 2017; Sousa *et al.*, 2017), sin considerar que forman parte de un paisaje a lo largo de un corredor transversal costero. En la literatura son escasos los trabajos



que incluyen más de una comunidad en las evaluaciones de almacenes de carbono orgánico en paisajes de humedales costeros (Choi, Hsieh y Wang, 2001; Chmura, Anisfeld, Cahoon y Lynch, 2003; Adame *et al.*, 2013; Huxham, Whitlock, Githaigay Dencer-Brown, 2018). Entre otros aspectos, estos estudios son escasos debido a que cada tipo de humedal requiere diferentes aproximaciones metodológicas (Howard, Hoyt, Isensee, Pidgeon y Telszewski, 2014).

Por otra parte, de los escenarios ambientales costeros los de tipo cárstico, como el de la Península de Yucatán, resultan de interés para la evaluación de los almacenes de carbono de los ecosistemas costeros. Esto es debido a que la fuente de agua dulce es casi exclusivamente subterránea, libre de materia particulada, con influencia marina por la cuña salina que se origina gracias a las cavidades formadas por la disolución de la roca calcárea (Bautista, Palacio-Aponte, Quintana y Zinck, 2011). Adicionalmente, la plataforma de Yucatán tiene escasa pendiente, por lo que en la zona costera existe marcada interacción entre elementos y características oceánicas (marea y oleaje) y terrestres (descargas de agua subterránea, acuífero somero), favoreciendo un paisaje de humedal costero cuya extensión puede abarcar más de 20 km tierra adentro (Rejmankova, Pope, Post y Maltby, 1996). En este contexto, la estructura del paisaje de humedal costero, en el escenario cárstico del norte de Yucatán, es ideal para la cuantificación y el registro de la variación que presentan los almacenes de carbono en las distintas unidades de paisaje a lo largo de un corredor transversal costero.

OBJETIVOS

Evaluar las reservas de carbono en ocho humedales; pastos marinos en mar costero, asociaciones de herbáceas halófilas, manglar chaparro, manglar de ciénega, pastos marinos en laguna costera, manglar de cuenca, vegetación emergente alta y sabana que forman un corredor transversal costero continuo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio comprendió un transecto paralelo a la carretera federal 103 Sierra Papacal-Chuburná, en la costa norte de la península de Yucatán, México (Fig. 1) en la cual fueron ubicados ocho unidades del paisaje de humedal, de estos, seis fueron muestreados vía terrestre: la sabana inundable, la vegetación acuática emergente, el manglar de cuenca, el manglar de ciénega, manglar chaparro y la asociación de vegetación halófila; y dos por vía acuática: la vegetación acuática sumergida de la laguna y la del mar costero.

Durante el periodo 2013-2014 se establecieron en cada sitio (unidad de paisaje) cinco parcelas de acuerdo con el diseño de muestreo (Fig. 2). En cada sitio fueron tomados datos a escala de parcela: la profundidad del suelo con ayuda de una varilla metálica graduada (m), registros de pH mediante un medidor portátil (MP-6p, HACH, USA), la salinidad intersticial medida con refractómetro óptico (ATAGO, Japón), registrada en ups y, finalmente, el nivel de inundación medido con una regla para el caso de los humedales terrestres (cm); para el caso de vegetación sumergida se midió el nivel de profundidad, mediante un profundímetro (Hondex ps-7) (m).

El perfil topográfico se realizó mediante un sistema diferencial con el método *stop and go* (GPS LEICA, modelo GS09, GS14 y GS15) registrado en alturas ortométricas, lo cual para la región es equiparable a la altitud sobre el nivel del mar (m s.n.m.).

La cuantificación de los almacenes de carbono aéreo y subterráneo de pastos marinos y manglares fue realizada según los métodos propuestos en Fourqurean *et al.*, (2014). En el caso de los humedales no contemplados en el manual y dominados por herbáceas, se procedió a la identificación de las especies presentes y a la determinación de su cobertura, posteriormente se realizó la colecta de biomasa por el método de cosecha en pie (Milner y Hughes, 1968).

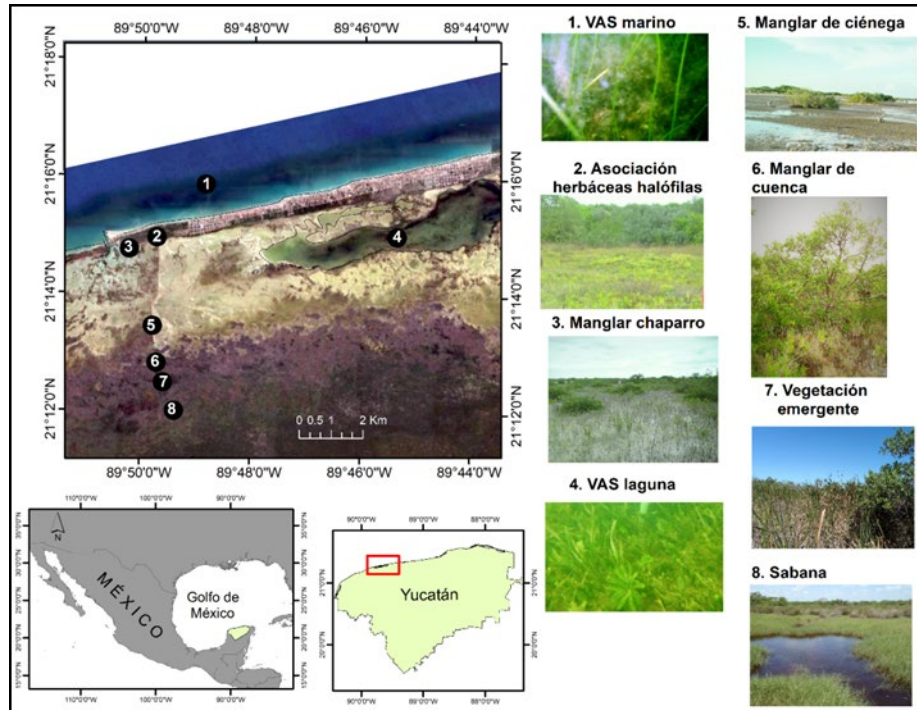


FIGURA 1. Localización de los ocho humedales estudiados en el corredor costero de la Península de Yucatán al sureste de México.

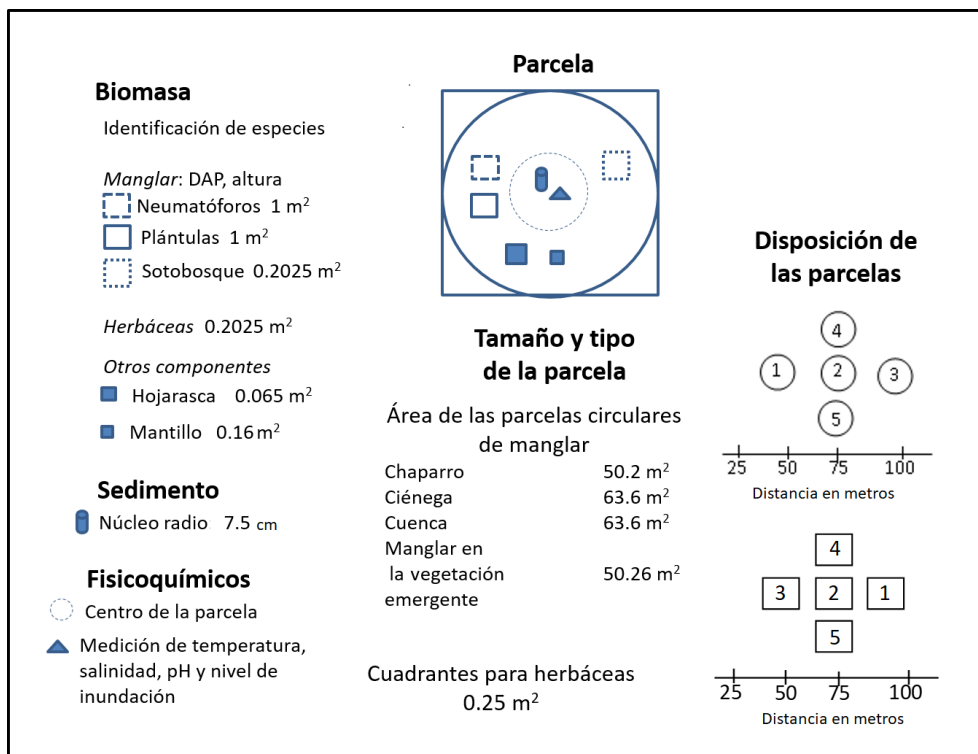


FIGURA 2. Diseño de muestreo.



La colecta de sedimento se realizó con un nucleador metálico de 100 cm por 7 cm de diámetro interno. En todos los casos los núcleos obtenidos fueron seccionados sistemáticamente para obtener perfiles cada 10 cm. Se realizó la caracterización de los núcleos por perfil, la cual incluyó la identificación del color en húmedo (de acuerdo con la escala de las tablas Munsell), así como su contenido (raíces finas, rocas calcáreas, conchas, etcétera).

Las muestras de vegetación y sedimentos fueron secadas en un horno con circulación forzada de aire (Thermo Scientific™) a 70 °C por 72 h. Para la vegetación, se midió la biomasa seca (g m^{-2}) y para los sedimentos, la densidad aparente. El contenido de materia orgánica en el sedimento fue determinado por el método de pérdida por ignición (LOI, por sus siglas en inglés) (Sanders *et al.*, 2012), utilizando un factor de conversión de 1.724 para convertir el resultado del LOI a carbono orgánico (Schumacher, 2002).

Las muestras de biomasa seca y las de sedimento fueron maceradas, tamizadas y encapsuladas en celdas de estaño para la determinación de carbono total (CT) y nitrógeno total (NT) en un autoanalizador elemental Thermo Quest (Flash EA 1112), los resultados fueron expresados como porcentaje. En el caso del sedimento se realizó el análisis del fósforo total de acuerdo con los métodos de Aspila, Agemian y Chau (1976), el resultado se registró en porcentaje.

El almacén de carbono de la vegetación fue estimado como el producto del porcentaje de carbono (C) y la biomasa; mientras que para el suelo se estimó a partir de la densidad aparente seca y el contenido estimado de carbono orgánico. Los resultados del almacén fueron expresados en megagramos por hectárea.

El almacén aéreo de cada paisaje estuvo conformado por la sumatoria de los elementos de la vegetación tales como hojas, ramas, tallos, neumatóforos, hojarasca; mientras que el almacén subterráneo resultó de la suma entre la biomasa subterránea (raíces y rizomas) y el contenido del sedimento. Las estimaciones del almacén de carbono por unidad de paisaje fueron realizadas utilizando

aproximaciones de las extensiones conocidas de cada tipo de humedal de acuerdo con el Programa de Ordenamiento Ecológico del Territorio Costero del Estado de Yucatán [Poetcy] (2007) y para la vegetación acuática sumergida (VAS) utilizando como referencia las áreas observadas por Palafox-Juárez y Liceaga-Correa (2017).

RESULTADOS

Características ambientales de los humedales costeros

De acuerdo con la tabla 1, los humedales terrestres se encontraron distribuidos en el gradiente de tierra a mar en niveles topográficos entre negativos y positivos. Esto indica que se presentaron algunos sitios con inundación permanente como los pastos marinos, mientras que en otros las fluctuaciones fueron frecuentes (manglares chaparros y manglar de ciénega), periódicas (manglar de cuenca y vegetación emergente) o estacionales (sabana).

El sitio de sabana fue el menos influenciado por los procesos marinos, presentándose en el nivel topográfico más alto del corredor transversal y en suelo escaso (Tabla 1). Este humedal está sobre roca impermeable que favorece la acumulación de agua de lluvia, sin embargo, la roca llega a fracturarse facilitando la intrusión de la cuña salina y registrándose niveles de inundación bajos (< 5 cm), pero continuos en el tiempo y con variación en la salinidad intersticial (5 ups - 30 ups).

Por lo que respecta al humedal de vegetación emergente, este se caracterizó por estar en suelo escaso, pero rico en materia orgánica y amplia cobertura vegetal (Tablas 1, 2 y 3); recibe influencia tanto del agua subterránea como marina reflejándose en salinidades intersticiales que van de muy bajas a marinas (de 2.9 ups a 35.8 ups).

Respecto al manglar de cuenca, este se desarrolló en suelos orgánicos con profundidades de hasta 35 cm; su nivel topográfico (+ 0.16 m s.n.m. a + 0.22 m s.n.m.) le confiere cierto aislamiento para el intercambio de agua, por lo que se registró una de las más amplias variaciones en la salinidad intersticial (14 ups - 120 ups) (Tabla 1).

TABLA 1. Valores promedio \pm desviación estándar (min-máx) de las características ambientales de los humedales costeros cársticos tropicales de la costa norte de Yucatán.

Unidad del Paisaje	Nivel topográfico (m s.n.m.)	Nivel de inundación (cm)	Salinidad superficial (ups)	Salinidad intersticial (ups)	pH	Profundidad del sedimento/suelo (cm)
Sabana	+ 0.38 a + 0.29	5.5 \pm 8.6 (0-26)	7.7 \pm 2.7 (4.9-15)	13.6 \pm 7.5 (5.6-30)	6.5 \pm 1.2 (6-7.8)	12.5 (5-20)
Vegetación emergente	+ 0.26 a + 0.29	11.8 \pm 7.4 (0-34)	8.6 \pm 7.6 (1.5-43)	13.4 \pm 8.3 (2.9-35.8)	6.7 \pm 1.3 (6.1-7.9)	20.6 \pm 7.7 (11-29)
Manglar de cuenca	+ 0.16 a + 0.22	11.1 \pm 10.3 (0-45)	26.2 \pm 22.6 (10-65)	44.2 \pm 25.8 (14.6-120)	7.6 \pm 1.2 (6-8.7)	34.3 \pm 16.7 (17-58)
VAS lagunar	-0.4 a -1.5	111.3 \pm 77.5 (50-280)	38.8 \pm 3.1 (35.7-43.8)	38.8 \pm 3.1 (35.7-43.8)	8.13 \pm 0.11 (7.9-8.2)	30-50
Manglar de ciénega	-0.28 a -0.35	11.3 \pm 12.2 (0-30)	21.9 \pm 19.4 (1.4-65)	54.2 \pm 24.1 (9.2-93)	7 \pm 0.19 (6.3-7.8)	45.3 \pm 5 (40-50)
Manglar chaparro	-0.0 a -10.0	3.1 \pm 5.4 (0-15)	25.8 \pm 24.7 (2-66.9)	54.8 \pm 21.8 (2.2-100)	8.1 \pm 0.4 (7.6-8.7)	54.3 \pm 24.3 (33-100)
Asociación halófila	-0.27 a -0.30	3.6 \pm 3.7 (0-10)	14.4 \pm 7.8 (6.3-31.5)	39.2 \pm 26.2 (4.7-102)	8.3 \pm 0.14 (8.1-8.4)	25 \pm 6.5 (15-31)
VAS marina	< -1.52	251.4 \pm 103.3 (160-500)	34.9 \pm 1.1 (34.4-38.8)	35 \pm 1.09 (34.4-38.8)	8.02 \pm 0.14 (7.7-8.2)	< 30

TABLA 2. Especies principales y coberturas en las unidades de paisaje del corredor transversal de humedales cársticos del norte de Yucatán.

Paisaje	Especie(s) dominante (s)	Cobertura (%)
Sabana	<i>Spartina spartinae</i> (Trin) (Merr)	40-100
	<i>Distichlis spicata</i> (L) E. Greene. var. <i>spicata</i>	20
Vegetación emergente	<i>Typha domingensis</i> Pers	40
	<i>Conocarpus erectus</i> var <i>sericeus</i> E Forst ex D.C	20
	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.T	10
Manglar de cuenca	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	80-90
VAS lagunar	<i>Halodule wrightii</i> (Asch.)	0-30
	<i>Thalassia testudinum</i> Bank ex König	5-10
	Algas	30-40
Manglar de ciénega	<i>Rizophora mangle</i> (L.) C. DC	10
	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.T	60
	<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) C.F. Gaerth	2
Manglar chaparro	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.T	80-90
	<i>Rizophora mangle</i> (L.) C. DC	<1
Asociación halófila	<i>Distichlis spicata</i> (L) E. Greene. var. <i>Spicata</i>	70-80
	<i>Fimbristylis spadicea</i> (L.) Vahl	20-45
	<i>Monanthochloe littoralis</i> Engelm	20-30
	<i>Salicornia bigelovii</i> (Torr)	35
	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L) L	10
VAS marina	<i>Halodule wrightii</i> (Asch.)	5-10
	<i>Syringodium filiforme</i> Kützing	< 5
	<i>Thalassia testudinum</i> Bank ex König	4-20
	Algas	20-30



TABLA 3. Valores promedio \pm desviación estándar (mín-máx) de las características de los sedimentos en los primeros 30 cm de profundidad en humedales costeros cársticos de la costa norte de Yucatán.

Paisaje	DA (g cm ³)	MO (%)	PT (%)	NT (%)	N:P	CI (%)	CO (%)
Sabana	0.33 \pm 0.11 (0.24-0.45)	32.1 \pm 1.41 (30.83-33.62)	0.05 \pm 0.01 (0.05-0.05)	0.47 \pm 0.03 (0.45-0.50)	9.47 \pm 0.50 (9.00-10.00)	4.91 \pm 0.18 (4.74-5.10)	9.3 \pm 0.35 (9.09-9.70)
Vegetación emergente	0.52 \pm 0.12 (0.32-0.62)	27.4 \pm 8.87 (20.6-31.05)	0.07 \pm 0.01 (0.05-0.08)	0.65 \pm 0.33 (0.33-1.17)	9.53 \pm 3.58 (5.71-14.63)	1.94 \pm 0.30 (1.49-2.29)	8.84 \pm 1.05 (7.66-10.28)
Manglar de cuenca	0.65 \pm 0.08 (0.51-0.74)	15.66 \pm 2.68 (11.62-18.45)	0.09 \pm 0.03 (0.05-0.12)	0.53 \pm 0.37 (0.15-1.26)	7.88 \pm 8.23 (1.50-25.20)	3.09 \pm 1.20 (0.75-4.32)	6.33 \pm 2.87 (1.97-8.58)
VAS lagunar	0.47 \pm 0.37 (0.11-1.23)	18.22 \pm 7.45 (7.16-29.93)	0.05 \pm 0.01 (0.03-0.06)	0.50 \pm 0.10 (0.31-0.62)	11.48 \pm 2.99 (6.20-15.50)	5.11 \pm 2.68 (1.91-9.67)	2.00 \pm 1.05 (0.75-3.79)
Manglar de ciénega	0.59 \pm 0.10 (0.48-0.71)	31.59 \pm 8.34 (18.65-38.98)	0.07 \pm 0.01 (0.05-0.08)	0.62 \pm 0.45 (0.26-1.22)	8.61 \pm 4.81 (5.17-15.25)	2.48 \pm 0.75 (1.46-3.30)	8.64 \pm 1.18 (6.83-9.55)
Manglar chaparro	0.79 \pm 0.13 (0.71-0.99)	5.6 \pm 2.63 (2.20-8.18)	0.08 \pm 0.01 (0.07-0.09)	0.35 \pm 0.26 (0.14-0.72)	4.72 \pm 3.94 (1.75-10.29)	3.63 \pm 0.86 (2.71-4.37)	6.72 \pm 1.02 (5.30-7.52)
Asociación halófila	0.67 \pm 0.26 (0.37-1.65)	7.53 \pm 7.52 (3.49-20.96)	0.09 \pm 0.06 (0.03-0.17)	1.41 \pm 1.20 (0.12-2.51)	23.50 \pm 34.37 (1.5-83.67)	7.33 \pm 7.08 (0.38-15.31)	14.75 \pm 13.47 (0.54-30.60)
VAS marina	1.58 \pm 0.06 (1.46-1.64)	3.83 \pm 0.58 (3.20-4.93)	0.06 \pm 0.02 (0.03-0.09)	0.08 \pm 0.01 (0.07-0.11)	1.46 \pm 0.61 (0.89-2.67)	0.39 \pm 0.03 (0.34-0.43)	0.55 \pm 0.05 (0.47-0.62)

En el caso del manglar de ciénega, este se presentó en suelos cuya profundidad promedio fue de 45 cm; está constituido en su mayoría por materia orgánica y su nivel topográfico (-0.28 m s.n.m. y -0.35 m s.n.m.) le confiere características de largos tiempos de inundación y amplias variaciones en la salinidad intersticial (Tabla 1). En el humedal de manglar chaparro la profundidad promedio del suelo fue de 54 cm y estuvo compuesto por materia orgánica mezclada con arena; topográficamente fue relativamente homogéneo (Tabla 1), pero con amplia variación de la salinidad intersticial (2 ups a 66.9 ups) (Tabla 1). Por último, el humedal de herbáceas halófilas se presentó en suelos con profundidades promedio de 25 cm, principalmente compuesto de arenas con un registro de niveles de inundación bajos (< 5 cm), pero con amplias variaciones de salinidad intersticial (4.7 ups-102 ups) (Tabla 1).

De los humedales que se encuentran en niveles topográficos negativos (Tabla 1), el nivel del agua siempre

los cubre independientemente de la época del año. Entre estos el humedal de VAS lagunar está a profundidades de -1.5 m s.n.m. a -0.4 m s.n.m. Los sedimentos son poco profundos (Tabla 1) y presenta influencia marina de acuerdo con la variación de su salinidad (33 ups-43 ups). En el caso del humedal de VAS marina la cobertura vegetal está a profundidades de entre 2 m y 6 m en áreas de sedimentos someros (\leq 30 cm) y arenosos sin evidencia de materia orgánica. La salinidad presentó escasa variación tanto en la laguna como en el mar (Tabla 1).

Biomasa y carbono aéreo de los humedales costeros

En la figura 3 y en la tabla 4 se presenta la variabilidad de biomasa y almacenes de carbono aéreo y subterráneo registrada entre las unidades dentro del paisaje del humedal que componen el corredor transversal costero del norte de Yucatán. De forma esquemática está representado el gradiente de salinidad y la variación del nivel topográfico.

Almacenes de carbono a lo largo de un corredor transversal en el humedal de Progreso, Yucatán

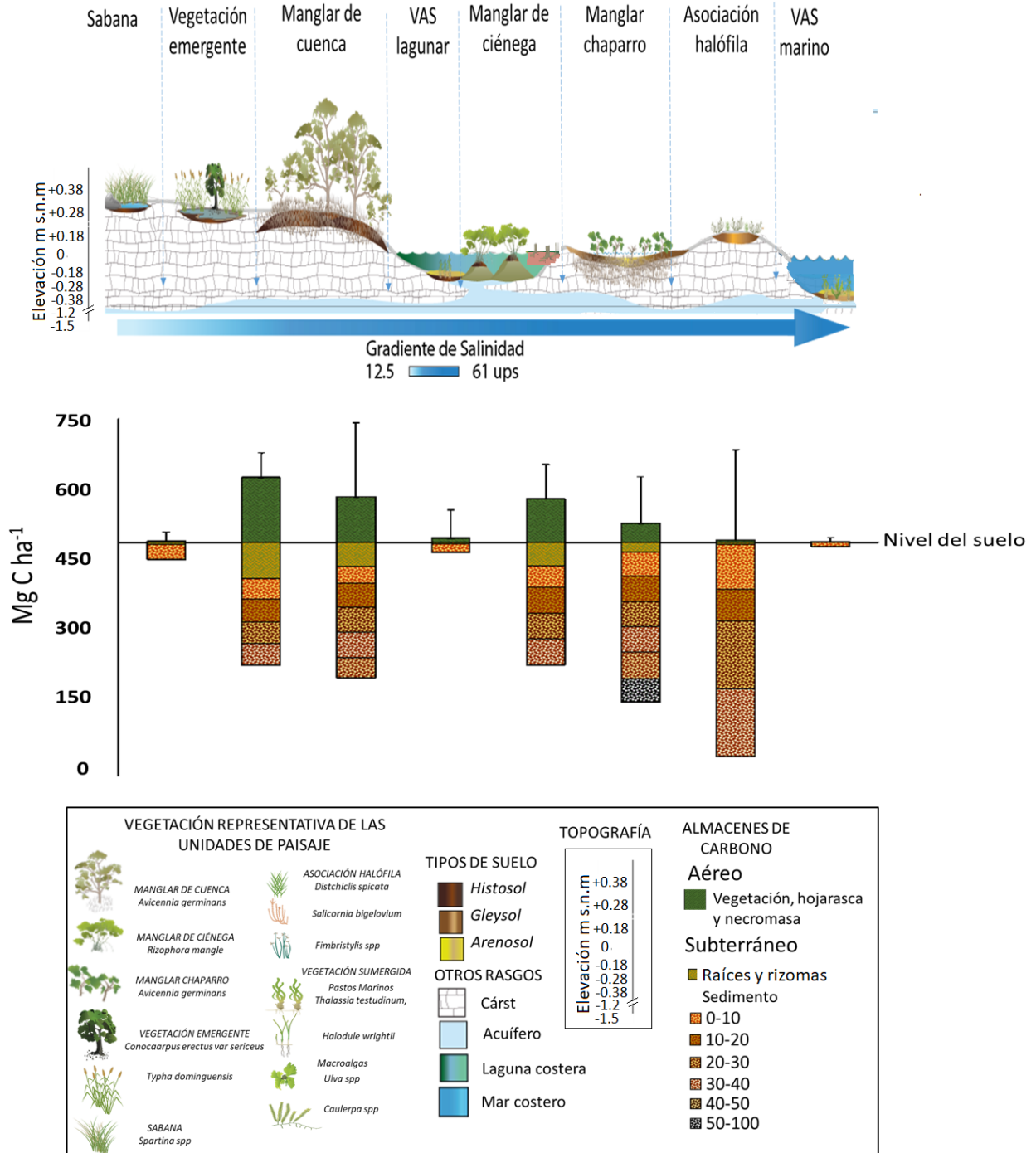


FIGURA 3. Representación del carbono total (Mg C ha^{-1}) almacenado en los diferentes tipos de humedales en el corredor costero cárstico de Yucatán. La barra indica la desviación estándar a través de los diferentes estratos de cada componente y por la suma de ellos.



TABLA 4. Promedio y desviación estándar de la biomasa aérea (B_{Aer}), biomasa subterránea (B_{Sub}), carbono orgánico aéreo (C_{Aer}), subterráneo (C_{Sub}), contribución de raíces (C_{Rai}), total (C_{Tot}) y ecosistémico (C_{Eco}).

Paisaje	Extensión (ha)	B_{Aer} (Mg ha ⁻¹)*	B_{Sub} (Mg ha ⁻¹)*	C_{Aer} (Mg C ha ⁻¹)	C_{Sub} (Mg C ha ⁻¹)	C_{Rai} (%)	C_{Tot} (Mg C ha ⁻¹)	C_{Eco} (Mg C ha ⁻¹)
Sabana	200	4.76 (± 3.17)	18.27 (± 16.6)	2 (± 0.65)	35 (± 1.29)	11.6	37 (± 20.5)	7335
Vegetación emergente	161	193.05 (± 360.75)	17.36 (± 7.53)	136 (± 48.9)	212 (± 34.37)	35.6	348 (± 52)	56 152
Manglar de cuenca	2937	265.66 (± 212.5)	208.83 (± 174.78)	95 (± 19.2)	266 (± 11.22)	18.6	361 (± 156.5)	1 060 479
VAS lagunar	810	18.22 (± 19.4)	7.12 (± 4.21)	9 (± 3.9)	20 (± 0.79)	11.9	29 (± 59.4)	23 354
Manglar de ciénega	906	220.04 (± 147.35)	103.77 (± 98.07)	91 (± 69.5)	244 (± 41.31)	19.9	335 (± 72.7)	303 946
Manglar chapararro	5220	64.27 (± 45.48)	43.42 (± 30.56)	13 (± 1.3)	331 (± 0.74)	6	371 (± 98.2)	1 936 240
Asociación halófila	1416	12.58 (± 6.81)	17.37 (± 8.53)	5 (± 1.1)	307 (± 1.05)	1.2	311 (± 189.8)	441 035
VAS marina	941	0.51 (± 0.24)	0.15 (± 0.14)	0.4 (± 0.13)	9 (± 0.04)	1.0	9 (± 10.3)	86 020
Almacén en humedales costeros								3 837 160

* Peso seco

De entre los humedales emergidos, el de sabana está dominado por *Spartina spartinae* con coberturas de 25% a 100% y alturas promedio menores a 1.5 m, registrándose también *Distichlis spicata*. (l), E. Greene. var. *spicata*. El humedal de vegetación emergente estuvo codominado por *Typha domingensis* (altura ≈2.5 m) y dos especies de manglar (*Conocarpus erectus* var. *sericeus* y *Avicennia germinans*) con coberturas de 40% y 20% del área respectivamente; la altura promedio del manglar fue de 2.5 m ± 0.09 m y diámetro a la altura del pecho (DAP) de 4.4 cm ± 0.27 cm, siendo *C. erectus* var. *sericeus* la especie con mayor contribución a la biomasa aérea (91 kg peso seco m⁻²) mientras que *T. domingensis* solo aportó 4.1 kg de peso seco por metro cuadrado. De entre los humedales de manglar el de cuenca estuvo dominado por *A. germinans* con coberturas entre 80% y 90% mezclado con *C. erectus* var. *sericeus* (<10%); la

altura promedio fue de 3.1 m ± 0.1 m y DAP de 4.8 cm ± 0.17 cm, siendo el mangle negro el de mayor contribución a la biomasa (154 kg de peso seco por metro cuadrado). En el caso del manglar de ciénega, este fue dominado por *A. germinans* con presencia de *R. mangle* y *L. racemosa*; la altura promedio fue de 3.2 m ± 0.12 m y DAP de 4.88 cm ± 0.17 cm, siendo también el mangle negro la especie con mayor contribución a la biomasa aérea con 46 kg de peso seco por metro cuadrado. El último de los manglares que corresponde al de tipo ecológico chapararro fue dominado por *A. germinans* de altura promedio a 0.95 m ± 0.04 m, con estructura arbustiva y coberturas de 80% a 90%, DAP de 4.4 cm ± 0.27 cm y biomasa de 8.7 kg de peso seco por metro cuadrado; se observaron individuos aislados de *R. mangle* (altura 0.45 m y DAP 1.5 cm); en el sotobosque se presentaron *Salicornia bigelovii* Torr. y la herbácea halófila

Distichlis spicata, estas dos últimas en las áreas más elevadas del terreno. En el caso del humedal conformado por la asociación de vegetación halófila estuvo dominado por herbáceas como *Distichlis spicata* (L), E. Greene. var. *spicata*, *Fimbristylis spadicea* (L.) Vahl, *Monanthochloa littoralis* Engelm y *Salicornia bigelovii* Torr. y *Sesuvium portulacastrum* (L) con coberturas de 60% a 90% y alturas promedio menores a 50 cm.

De los humedales que están completa y constantemente sumergidos, la VAS de la laguna presentó baja cobertura del pasto marino *Thalassia testudinum* (10%), mientras que *Halodule wrightii* cubrió aproximadamente 30%, además de macroalgas (*Caulerpa* sp. y *H. incrassata*) y rodofitas (*Laurencia* sp.); pastos y macroalgas aportan bajas biomasa respecto a los otros humedales (Tabla 4). La VAS del ambiente marino, fue dominado por *T. testudinum*, con valores de biomasa aún más bajos que los de la laguna (Fig. 3, Tabla 4).

Biomasa y carbono subterráneo de los humedales costeros

De los humedales que permanecen por arriba del nivel medio del mar en la sabana, el sedimento presentó coloración de marrón oscuro a negro con rocas, raíces finas y conchuela, registrándose baja densidad aparente, almacén de carbono subterráneo de $35 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 1.29 \text{ Mg C ha}^{-1}$ y contribución de biomasa subterránea (raíces finas y rizomas) menor a 15% (Tabla 3); además de que la relación NT:PT fue menor de 16 indicando limitación aparente por nitrógeno. El sitio de vegetación emergente presentó sedimento de coloración gris muy oscuro a negro, con alto contenido de material en descomposición y concentraciones promedio de carbono subterráneo de $212 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 34.4 \text{ Mg C ha}^{-1}$ y alto porcentaje de contribución de biomasa subterránea (35.6%); también con bajos valores de la relación NT:PT y porcentaje de carbono inorgánico (Tabla 3).

Los sedimentos de los humedales de manglar presentaron los almacenes de carbono subterráneo más altos entre los sitios estudiados ($> 240 \text{ Mg C ha}^{-1}$; Tabla 4).

La coloración de los sedimentos de los manglares varió de grises (rosáceo, rojizo, parduzco) a café oscuro con abundantes raíces finas (Tabla 3). En el manglar de cuenca el porcentaje de materia orgánica del sedimento no fue tan alto como en otros humedales (Tabla 3), pero el carbono orgánico alcanzó niveles de $266 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 11.22 \text{ Mg C ha}^{-1}$, a pesar de que la relación NT:PT fue de las más bajas (< 9). Para el manglar de ciénega, el contenido de materia orgánica fue alto al igual que el carbono orgánico ($244 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 41.31 \text{ Mg C ha}^{-1}$), la contribución de la biomasa subterránea al carbono subterráneo fue de las más altas (20%), no obstante que presentó limitación de nitrógeno de acuerdo con las relaciones NT:PT (< 9). En el caso del sedimento del manglar chaparro, este registró la concentración de carbono orgánico más alta de todos los paisajes del corredor transversal costero ($331 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 0.74 \text{ Mg C ha}^{-1}$) y presentó valores bajos de contribución de la biomasa de raíces al carbono subterráneo, al igual que de la relación NT:PT (Tablas 3 y 4).

La zona con vegetación halófila presentó suelos arenosos con alta densidad aparente y bajo contenido de materia orgánica. En este sitio el almacén de carbono subterráneo fue de $307 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 1.05 \text{ Mg C ha}^{-1}$, siendo la contribución de la biomasa de raíces muy baja ($< 2\%$). Fue la única unidad de paisaje que podría estar limitada por fósforo, de acuerdo con la relación NT:PT (Tabla 4).

Respecto a los humedales con VAS, los sedimentos en el ambiente lagunar y en el marino son de tipo arenoso de color claro (casi blanco) con bajos contenidos de materia orgánica y concentraciones de carbono (Tabla 4). El humedal de VAS lagunar presentó concentraciones de carbono subterráneo mayores ($20 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 0.79 \text{ Mg C ha}^{-1}$) que las de la VAS del ambiente marino ($9 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 0.04 \text{ Mg C ha}^{-1}$). En ambos casos el contenido de materia orgánica y la relación NT:PT dieron bajos valores, pero con diferencias en la contribución de la biomasa subterránea, la cual fue mayor para el humedal de VAS lagunar (Tabla 3).

Respecto al carbono orgánico total de los humedales que componen el paisaje del corredor transversal costero del escenario cársico del norte de Yucatán, los de manglar de cuenca y chaparro fueron los de mayor concentración de



carbono total por unidad de área (361 Mg C ha⁻¹ y 371 Mg C ha⁻¹ respectivamente), mientras que los de VAS tanto lagunar como marina son los que menor carbono orgánico total presentaron (Tabla 4). El carbono ecosistémico de este paisaje de humedales costeros, cuando se pondera por la superficie ocupada por cada humedal, es de 3 837 160 Mg C, siendo los manglares de cuenca (28%) y chaparro (50%) los que mayor contribución tienen y la menor corresponde al humedal de sabana con < 1%.

DISCUSIÓN

La estimación del carbono almacenado en humedales con diferencias en productividad, nivel topográfico y salinidad intersticial permitió identificar la variación en los procesos que caracterizan a cada unidad de paisaje y proporciona una línea de base para medir los impactos del cambio ambiental, incluyendo el cambio climático.

El gradiente en el almacén de C aéreo se ha relacionado con patrones de la zonificación que resulta de la interacción entre la inundación, la elevación del humedal, la salinidad intersticial y la tolerancia particular de las especies presentes en cada ecosistema (Pennings y Silliman, 2005; Battaglia, Woodrey, Peterson, Dillon y Visser, 2012). En este estudio y a diferencia de las marismas de marea ampliamente abordados en la literatura (Barbier, 2011; Mcleod *et al.*, 2011; Drake, Halifax, Adamowicz y Craft, 2015; Starr, Jarnigan, Staudhammer y Cherry, 2018), los humedales de sabana y vegetación emergente del corredor transversal costero de Yucatán no presentan inundación superficial por efecto directo de las mareas. Las características de salinidad y nivel de inundación resultan de la acumulación de la precipitación, la evaporación y posiblemente de fenómenos a nivel subterráneo tales como la intrusión salina y recarga del acuífero.

Durante la época de lluvias, el agua de las precipitaciones de la zona costera se puede acumular en la superficie debido a la presencia de una roca impermeable localizada a escasa profundidad (< 1 m) denominada caliche o laja. Se ha registrado que debajo del caliche existe agua subterránea parcialmente confinada y con las fisuras o grietas de la roca se favorece que las aguas contenidas

emergen y mantengan inundados los humedales o broten en forma de manantiales a lo largo de la costa (Marín, Perry, Essaid y Steinich, 2001; Perry, Velazquez-Oliman y Socki, 2003; Rocha *et al.*, 2015). Por lo tanto, el hidropereodo de estos humedales sería más complejo y susceptible a las fluctuaciones del agua subterránea ocasionadas por la recarga del acuífero que se origina tierra adentro y durante la época de lluvias, al que se le suma la intrusión salina ocasionada por el adelgazamiento de la capa de agua dulce durante la época de secas y la presión de la marea, la cual puede transmitirse al agua subterránea de 20 km hasta 90 km tierra adentro (Marín *et al.*, 2001; Graniel *et al.*, 2010).

Este comportamiento hidrológico y el corto ciclo de vida de las plantas favorecen que el contenido de materia orgánica del sedimento sea alto y que posiblemente predomine el de origen autóctono; al estar tierra adentro el intercambio de materia con otras unidades del paisaje es bajo y el reciclamiento de nutrientes alto. Las plantas de tipo C4, como en el caso del género *Spartina* que caracterizan a la sabana, son más eficaces para transformar el carbono en biomasa, además de que presentan un uso más eficiente del nitrógeno, en comparación con las C3, como el caso de *Typha dominguensis* presente en el humedal de vegetación emergente. Los humedales herbáceos de baja salinidad solo son eficientes en el almacén de C en el corto plazo (Odum, Smith III, Hoover y McIvor, 1984; De Deyn, Cornelissen y Bardgett, 2008).

En el humedal de asociaciones halófilas pudo ser un factor de impulso a la dinámica de carbono del ecosistema, a través de sus efectos sobre la productividad, el hecho de que el agua tenga valores más altos de salinidad y las plantas están adaptadas a tal estrés. Adicionalmente, las condiciones anaeróbicas promovidas por los suelos inundados con agua salada y durante largos periodos de tiempo, favorecieron la acumulación de C en los suelos. Esto puede extremarse al no haber exportación de materia, ya que se encuentra aislado de la influencia directa de la marea. Numerosos estudios han demostrado relación entre la salinidad intersticial, la concentración de materia orgánica y la hidrología (Langenheder y Ragnarsson, 2007; Berga,

Székely y Langenheder, 2012), sin embargo, aún no se ha determinado bajo qué circunstancias la salinidad y tiempo de inundación aumentan o disminuyen las tasas de descomposición en los humedales (Roache, Bailey y Boon, 2006; Weston, Dixon y Joye, 2006; Craft, 2007; Neubauer, Franklin y Berrier, 2013). Al respecto, se ha documentado que algunos humedales localizados a lo largo de los tramos río asociados a estuarios que normalmente no son considerados al determinar la cantidad de carbono almacenado, presentan reservorios importantes de C que son de suma importancia para el intercambio o exportación de este desde ecosistemas terrestres hacia la costa por la subida de nivel de los ríos y bajo tiempo de inundación (Krauss *et al.*, 2018).

En cuanto al almacén de carbono aéreo en los humedales dominados por manglar, la zonificación de las especies y distribución de los tipos ecológicos dentro del corredor costero estuvo en concordancia con los niveles, frecuencia y tiempos de inundación que se han registrado para cada tipo ecológico de manglar (Castañeda-Moya, Twilley y Rivera-Monroy, 2013). *Avicennia germinans* presentó plasticidad y domina los humedales de tipo chaparro, de cuenca y el de ciénega, donde las altas salinidades (>70 ups) solo son toleradas por esta especie. En este sentido, se reconoce que la plasticidad de la vegetación para adaptarse a los cambios en el medio ambiente y a distintos grados de estrés ambiental (v. g. variaciones de salinidad, el pH, el potencial redox, interacción con las mareas, nivel de inundación y presiones antropogénicas) favorece una alta biomasa (Neue, Wassmann, Kludze, Wang y Lantin, 1997).

En el caso del manglar de cuenca, localizarse en la parte alta del corredor le es favorable para acumular carbono subterráneo ya que las inundaciones periódicas por mareas reducen biogeoquímicamente el ambiente inhibiendo la respiración aeróbica y reduciendo la descomposición de la materia orgánica, lo cual se traduce en C orgánico incorporado al almacén subterráneo, el cual puede mantenerse almacenado en el largo plazo debido a las condiciones de inundación, salinidad y pH (Twilley, Chen y Hargis, 1992; Chmura *et al.*, 2003; Donato *et al.*,

2011; Ouyang y Lee, 2014). Este manglar de cuenca soporta vegetación arbustiva bien desarrollada y con abundancia de raíces aunque el suelo es escaso, esto que sugiere que la producción de ácido sulfhídrico en condiciones anaeróbicas durante la descomposición de la materia orgánica posiblemente induce la disolución del suelo carbonatado, lo que a su vez permite el desarrollo y penetración de las raíces hasta el agua subterránea, rica en nitratos (Herrera-Silveira y Morales-Ojeda 2009), sin requerir nutrientes del sedimento.

En lo referente al manglar de ciénega, este tipo de humedal costero se presenta en condiciones ambientales particulares como periodos completamente ausentes de agua que lo cubra, esto favorece la oxidación de material orgánico superficial, formándose una costra (seca, negra y agrietada) debajo de la cual se conserva la humedad y el agua intersticial es retenida permitiendo que prosigan los procesos de descomposición lenta en el medio anóxico.

El manglar chaparro es el tipo morfológico más extendido en la península de Yucatán (Adame *et al.*, 2013), generalmente es asociado a deficiencias de nutrientes, particularmente fósforo en los suelos cársticos de Yucatán. Sin embargo, en este estudio la mayoría de los sitios registró limitación por nitrógeno y no por fósforo, esto puede deberse a fuentes biológicas (reciclado de nutrientes por procesos de la ciénega, mortalidad de peces atrapados en la temporada de secas) o antropogénicas (a través del agua subterránea). De acuerdo con Adame, Cherian, Reef y Stewart-Koster (2017), los manglares de bajos valores de diámetros de tronco invierten más C en la producción de biomasa de raíces por área, en comparación con otras plantas terrestres, debido a que estas son vitales para sobrellevar las condiciones de anoxia, hipersalinidad y falta de nutrientes a las que están expuestos (Ball, 1988; Reef, Feller y Lovelock, 2010). Por otra parte, factores como disponibilidad de nutrientes inorgánicos, sedimento mineral y la frecuencia de inundación puede influir en la acumulación de materia orgánica en suelos de humedales de tipo arbustivo como el manglar chaparro (Baustian *et al.*, 2017; Valiela, Teal y Persson, 1976), además de que se ve favorecida una baja tasa de descomposición y mayor



acumulación de carbono en sus sedimentos (Turner, Brouwer y Georgiou, 2009), siendo el mayor de todos los humedales analizados (Tabla 3).

Finalmente, por lo que respecta a la vegetación acuática sumergida constituida principalmente por pastos marinos y algunas macroalgas, si bien los procesos costeros de corrientes y mareas de la región son considerados poco dinámicos (Enriquez, Mariño-Tapia y Herrera-Silveira, 2010), se observa el flujo de materia y energía en sentido bidireccional entre la tierra y el mar, especialmente como pulsos durante eventos de alta energía como huracanes y nortes que caracterizan a la región, con lo cual se podría estar subsidiando de materia orgánica alóctona a este humedal costero. En el caso de la vegetación acuática sumergida marina, las mareas y las olas constituyen un subsidio de energía auxiliar que probablemente no permite a los pastos marinos almacenar carbono, pero sí que el producido *in situ* sea transportado hacia fuera del sistema, por lo que más que un almacén podría ser una fuente de carbono para otros ecosistemas. En el caso de la laguna costera, la baja transparencia y resuspensión producto de la hidrodinámica, podría limitar el desarrollo de la vegetación al interior de la laguna costera, al igual que los cambios de fase de una comunidad dominada por pastos *H. wrightii* o *T. testudinum* a una dominada por *Ruppia marítima* o algas filamentosas oportunistas (verdes o rojas) promovidos por el suministro excesivo de materia orgánica de origen antrópico.

Los mayores valores de carbono orgánico total registrado en este estudio correspondieron a los humedales de manglar de cuenca y chaparro (361 Mg C ha⁻¹ y 371 Mg C ha⁻¹ respectivamente). Estas concentraciones de carbono están en el intervalo de la media nacional estimada por diferentes autores (364 Mg C ha⁻¹ en Herrera-Silveira *et al.*, 2016; 442 Mg C ha⁻¹ en Adame *et al.*, 2018), pero son mayores a la media observada para bosques terrestres (62 Mg C ha⁻¹ en Vega-López, 2008). No obstante, el clima semiárido donde se localizan los humedales de este corredor transversal costero y las condiciones ambientales que podrían estar experimentando algún tipo de impacto

por la modificación hidrológica a causa de una carretera que atraviesa a los ocho humedales estudiados (Teutli-Hernández y Herrera-Silveira, 2018), los almacenes de carbono de estos representan una opción para medidas de mitigación de los efectos del cambio climático y es probable que contribuyan de manera importante a los servicios ambientales locales y regionales.

CONCLUSIONES

El contenido de carbono determinado para las ocho unidades de paisaje presentó una contrastante variación en los almacenes por unidad de área desde 9 Mg C ha⁻¹ (VAS marina) hasta 371 Mg C ha⁻¹ (manglar chaparro). Respecto a la contribución por tipo de humedal, considerando su extensión, el manglar chaparro presentó mayor almacén, seguido por el manglar de cuenca y la vegetación herbácea halófila. Estos almacenes son resultado de la interacción entre hidroperiodo (nivel y frecuencia de inundación) y salinidad intersticial principalmente alta, que si bien no favorecen alta productividad reflejada en baja biomasa aérea, sí contribuye al almacenamiento a largo plazo por la lenta descomposición de la materia orgánica. En este sentido, es importante destacar el papel de la vegetación halófila por evitar las emisiones de gases de efecto invernadero hacia la atmósfera.

El estudio simultáneo del C almacenado en humedales contiguos a lo largo de un gradiente de salinidad y vegetación de diferente tipo de desarrollo (herbáceas y leñosas), son un precedente para analizar la conectividad y su efecto en el tipo y magnitud de los servicios ambientales de cada humedal. En este caso, los resultados fortalecen el valor como almacenes de carbono para el paisaje que conforma el conjunto de humedales costeros del corredor transversal y permiten mejorar la identificación de sitios prioritarios de protección y restauración.

Conocer la variabilidad en la capacidad para almacenar C de distintos humedales que forman parte de un paisaje costero, así como los factores que la determinan, es el primer paso para identificar las posibles afectaciones regionales en el mediano y largo plazo ocasionados por

impactos naturales y antropogénicos, como es el caso del cambio climático actual.

Los resultados de este estudio, con el enfoque de paisaje como corredor costero, permiten avanzar en el entendimiento de los patrones naturales del almacén de C aéreo y C subterráneo. Este tipo de estudios realizados en un gradiente salino y topográfico natural abre la posibilidad de plantear preguntas que ayuden mejorar la comprensión de la biogeoquímica de los almacenes de C en escenario cársticos. Este tipo de aproximaciones permitirán comprender mejor los posibles efectos de la alteración del ciclo hidrológico, disminución del insumo de agua dulce por vía subterránea, incremento en la intrusión de agua salada, cambios en la vegetación, en el ciclo de nutrientes y modificación de la relación producción-respiración, muchos de estos efectos relacionados con el cambio climático.

RECONOCIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt), por la beca de doctorado No. 166119 y al Programa Mexicano del Carbono (PMC). A la Dra. Selene M. Espadas Manrique del CICY, AC. y al Dr. Juan J. Ortiz Diaz de la UADY por la identificación de especies. Al Laboratorio de Producción Primaria, Cinvestav Unidad Mérida por apoyo en campo y laboratorio.

REFERENCIAS

- Adame, M. F., Brown, C. J., Bejarano, M., Herrera-Silveira, J. A., Ezcurra, P., Kauffman, J. B., & Birdsey, R. (2018). The undervalued contribution of mangrove protection in Mexico to carbon emission targets. *Conservation Letters*, 11(4), 1-9. doi: 10.1111/conl.12445
- Adame, M. F., Cherian, S., Reef, R., & Stewart-Koster, B. (2017). Mangrove root biomass and the uncertainty of belowground carbon estimations. *Forest Ecology and Management*, 403, 52-60. doi:10.1016/j.foreco.2017.08.016
- Adame, M. F., Kauffman, J. B., Medina, I., Gamboa, J. N., Torres, O., Caamal, J. P., Reza, M., & Herrera-Silveira, J. A. (2013). Carbon Stocks of Tropical Coastal Wetlands within the Karstic Landscape of the Mexican Caribbean. *PLoS ONE*, 8(2), 1-13. doi: 10.1371/journal.pone.0056569
- Aspila, K. I., Agemian, H. & Chau, A. S., (1976). A semi-automated method for the determination of organic, inorganic and total phosphate in sediments. *Analyst*, 101, 187-197. doi.org/10.1039/AN9760100187
- Bai, J., Zhang, G., Zhao, Q., Lu, Q., Jia, J., Cui, B., & Liu, X. (2016). Depth-distribution patterns and control of soil organic carbon in coastal salt marshes with different plant covers. *Scientific Reports*, 6, 1-12. doi:10.1038/srep34835
- Ball, M. C. (1988). Ecophysiology of mangroves. *Trees*, 2, 129-142. doi.org/10.1007/BF00196018
- Barbier, E. B. (2011). Wetlands as natural assets. *Hydrological Sciences Journal*, 56(8), 1360-1373. doi: 10.1080/02626667.2011.629787
- Battaglia, L. L., Woodrey, M. S., Peterson, M. S., Dillon, K. S. & Visser, J. M. (2012). Wetlands of the Northern Gulf Coast. En D. P. Batzer & A. H. Baldwin (Eds.), *Wetland habitats of North America: Ecology and conservation issues* (pp. 75-88). Berkeley, California: University of California Press.
- Baustian, M. M., Stagg, C. L., Perry, C. L., Moss, L. C., Carruthers, T. J. B., & Mead, A. (2017). Relationships between salinity and short term soil carbon accumulation rates from marsh types across a landscape in the Mississippi river delta. *Wetlands*, 37, 313-324. doi:10.1007/s13157-016-0871-3
- Bautista, F., Palacio-Aponte, G., Quintana, P., & Zinck, J. P. (2011). Spatial distribution and development of soils in tropical karst areas from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Geomorphology*, 135(3-4), 308-321.
- Berga, M., Székely, A. J., & Langenheder, S. (2012). Effects of disturbance intensity and frequency on bacterial community composition and function. *PLoS ONE*, 7(5), 1-5. doi:10.1371/journal.pone.0036959
- Bornette, G., Amoros, C., & Lamouroux, N. (1998). Aquatic plant diversity in riverine wetlands: The role of connectivity. *Freshwater Biology*, 39(2), 267-283. doi:10.1046/j.1365-2427.1998.00273.x
- Bridgham, S. D., Megonigal, J. P., Keller, J. K., Bliss, N. B., & Trettin, C. (2006). The carbon balance of North American wetlands. *Wetlands*, 26, 889-916. doi:10.1672/0277-5212(2006)26[889:TCBONA]2.0.CO;2
- Calhoun, A. J., Musher, D. M., Bell, K. P., Boix, D., Fitzsimons, J. A., & Isselin-Nondedeu, F. (2017). Temporary wetlands: challenges and solutions to conserving a 'disappearing' ecosystem. *Biological Conservation*, 21, 3-11. doi:10.1016/j.biocon.2016.11.024.



- Campbell, J. E., Lacey, E. A., Decker, R. A., Crooks, S., & Fourqurean, J. W. (2015). Carbon Storage in Seagrass Beds of Abu Dhabi, United Arab Emirates. *Estuaries and Coasts*, 38(1), 242–251. doi:10.1007/s12237-014-9802-9
- Castañeda-Moya, E., Twilley, R. R. & Rivera-Monroy, V. H. (2013). Allocation of biomass and net primary productivity of mangrove forests along environmental gradients in the Florida Coastal Everglades, USA. *Forest Ecology and Management*, 307(1), 226–241. doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.011
- Catherine E Lovelock, William H Schlesinger, and Brian R Silliman
Catherine E Lovelock, William H Schlesinger, and Brian R Silliman
- Chmura G. L., Anisfeld, S., Cahoon, D., & Lynch J. (2003). Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(4), 1-12. doi:10.1029/2002GB001917
- Choi, Y., Hsieh, Y., & Wang, Y. (2001). Vegetation succession and carbon sequestration in a coastal wetland in northwest Florida' Evidence from carbon isotopes. *Global biogeochemical cycles*, 15(2), 311-319.
- Cohen, M., Creed, I., Alexander, L., Basu, N., Calhoun, A., Craft, C., D'Amico, E., Dekeyser, E., Fowler, L., Golden, H., Jawitz, J., Kalla, P., Kirkman, L., Lane, C., Lang, M., Leibowitz, S., Lewis, D., Marton, J., McLaughlin, D., & Walls, S. (2016). Do geographically isolated wetlands influence landscape functions?. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(8), 1978-1986. doi.org/10.1073/pnas.1512650113
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*. 387(15), 253-260. 10.1016/S0921-8009(98)00020-2
- Craft, C. (2007). Freshwater input structures soil properties, vertical accretion, and nutrient accumulation of Georgia and U.S tidal marshes. *Limnology and Oceanography*, 52(3), 1220-1230. doi:10.4319/lo.2007.52.3.1220
- Creed, I. F., Lane, C. R., Serran, J. N., Alexander, L. C., Basu, N. B., Calhoun, A. J. K., Christensen, J. R., Cohen, M. J., Craft, C., D'Amico, E., DeKeyser, E., Fowler, L., Golden, H. E., Jawitz, J. W., Kalla, P., Kirkman, L. K., Lang, M., Leibowitz, S. G., Lewis, D. B., Marton, J., McLaughlin, D. L., Raanan-Kiperwas, H., Rains, M. C., Rains, K. C., & Smith, L. (2017). Enhancing protection for vulnerable waters. *Natural Geosciences*, 10(11), 809-815.
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H. C., & Bardgett, R. D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11(5), 516-531. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01164.x
- Donato, D.C., Kauffman, J. B., Murdiyarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., & Kanninen, M. (2011). Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geosciences*, 4(5), 293-97.
- Drake, K., Halifax, H., Adamowicz, S. C., & Craft, C. (2015). Carbon Sequestration in Tidal Salt Marshes of the Northeast United States. *Environmental Management*, 56(4), 998-1008. doi:10.1007/s00267-015-0568-z
- Duarte, C. M., Marbà, N., Gacia, E., Fourqurean, J. W., Beggins, J., Barrón, C., & Apostolaki, E. T. (2010). Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, 1-8. doi:10.1029/2010GB003793
- Elizabeth Mcleod, Gail L Chmura, Steven Bouillon, Rodney Salm, Mats Björk, Carlos M Duarte,
- Elizabeth Mcleod, Gail L Chmura, Steven Bouillon, Rodney Salm, Mats Björk, Carlos M Duarte,
- Enriquez, C., Mariño-Tapia, I., & Herrera-Silveira, J. A. (2010). Dispersion in the Yucatan coastal zone: Implications for red tide events. *Continental Shelf Research*, 30(2), 127-137. 10.1016/j.csr.2009.10.005
- Flores-Verdugo, F., Moreno-Casasola, P., Agraz-Hernández, C. M., López-Rosas, H., Benítez-Pardo, D., & Travieso-Bello, A. C. (2007). La topografía y el hidroperíodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80, 33-47.
- Fourqurean, J. W., Duarte, C. M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M. A., Apostolaki, E. T., Kendrick, G. A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K. J., & Serrano, O. (2012). Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience*, 5, 505-509. doi:10.1038/ngeo1477
- Fourqurean, J., Johnson, B., Kauffman, J. B., Kennedy, H., Emmer, I., Howard, J., Pidgeon, E., & Serrano, O. (2014). Conceptualizing the Project and Developing a Field Measurement Plan. In J. Howard, S. Hoyt, K. Isensee, & M. Telszewski (Eds.), *Coastal Blue Carbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrass meadows* (pp. 25-38). Arlington, Virginia, USA: Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature.
- Gibbs, J. P. (2000). Wetland loss and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 14(1), 314-317. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.98608
- Graniel, E. C. (2010). Hidrología. Biodiversidad & Desarrollo Humano en Yucatán. En R., Durán., & M. Méndez. (Eds.) *Biodiversidad y*

- desarrollo humano en Yucatán* (pp. 12-13). Mérida, Yucatán: CICY, PPD-FMAM, CONABIO & SEDUMA.
- Grimsditch, G., Alder, J., Nakamura, T., Kenchington, R., & Tamelander, J. (2013). The blue carbon special edition - Introduction and overview. *Ocean and Coastal Management*, *83*, 1-4. doi:10.1016/j.ocecoaman.2012.04.020
- Gullström, M., Lyimo, L., Dahl, M., Samuelsson, G., Eggertsen, M., Anderberg, E., Rasmusson, L., Linderholm, H., Knudby, A., Bandeira, S., Nordlund, L., & Björk, M. (2017). Blue Carbon Storage in Tropical Seagrass Meadows Relates to Carbonate Stock Dynamics, Plant-Sediment Processes, and Landscape Context: Insights from the Western Indian Ocean. *Ecosystems*, *21*(3), 551-566. doi:10.1007/s10021-017-0170-8
- Hernández-Arana, H. A., Vega-Zepeda, A., Ruíz-Zárate, M. A., Falcón-Álvarez, L. I., López-Adame, H., Herrera-Silveira, J., & Kaster, J. (2015). Transverse Coastal Corridor: From Freshwater Lakes to Coral Reefs Ecosystems. En G. Islebe, S. Calmé, J. León-Cortés & B. Schmook (Eds.), *Biodiversity and Conservation of the Yucatan Peninsula* (pp. 355-376). Suiza: Springer, Cham. doi.org/10.1007/978-3-319-06529-8
- Herrera-Silveira, J. A., & Comín, F. A. (2000). An Introductory account of the types of aquatic ecosystems of Yucatan Peninsula (SE Mexico). In M. Munawar, S. G. Lawrence, I. F. Munawar, & D. F. Malley (Eds.), *Ecosion World Monographs Series. Aquatic Ecosystems of Mexico: Status & Scope* (pp 213-227). Leiden, Netherlands: Backhuys Pub.
- Herrera-Silveira, J. A., & Morales-Ojeda, S. M. (2009). Evaluation of the health status of a coastal ecosystem in southeast Mexico: Assessment of water quality, phytoplankton and submerged aquatic vegetation. *Marine Pollution Bulletin*, *59*(1-3), 72-86. doi:10.1016/j.marpolbul.2008.11.017
- Herrera-Silveira, J. A., Camacho-Rico, A., Pech, E., Pech, M., Ramírez Ramírez, J., & Teutli-Hernández, C. (2016). Carbon Dynamics (Stocks and Fluxes) in Mangroves of Mexico. *Terra Latinoamericana*, *34*, 61-72.
- Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Pidgeon, E., & Telszewski, M. (Eds.), 2014. *Coastal Blue Carbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrass meadows*. Arlington, Virginia, USA: Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature.
- Huxham, M., Whitlock, D., Githaiga, M., & Dencer-Brown, A. (2018). Carbon in the Coastal Seascape: How Interactions Between Mangrove Forests, Seagrass Meadows and Tidal Marshes Influence Carbon Storage. *Current Forestry Reports*, *4*(2), 101-110. doi:10.1007/s40725-018-0077-4
- Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC]. (2011). *IPCC Expert Meeting on HWP, Wetlands and Soil N₂O, Geneva, Switzerland, 19-21 October, 2010*. H. S. Eggleston, N. Srivastava, K. Tanabe, J. Baasansuren, & M. Fukuda (Eds.). Japan: IGES.
- Krauss, K. W., Noe, G. B., Duberstein, J. A., Conner, W. H., Stagg, C. L., Cormier, N., Jones, M. C., Bernhardt, C. E., Lockaby, B. G., From, A. S., Doyle, T. W., Day, R. H., Scott, H. E., Pierfelice, K. N., Hupp, C. R., Chow, A. T., & Whitbeck, J. L. (2018). The Role of the Upper Tidal Estuary in Wetland Blue Carbon Storage and Flux. *Global Biogeochemical Cycles*, *32*(5), 817-839. doi:10.1029/2018GB005897.
- Langenheder, S., & Ragnarsson, H. (2007). The role of environmental and spatial factors for the composition of aquatic bacterial communities. *Ecology*, *88*(9), 2154-2161. doi: 10.1890/06-2098.1
- Lavery, P. S., Mateo, M. Á., Serrano, O., & Rozaimi, M. (2013). Variability in the Carbon Storage of Seagrass Habitats and Its Implications for Global Estimates of Blue Carbon Ecosystem Service. *PLoS ONE*, *8*(9), 1-12. doi:10.1371/journal.pone.0073748
- Macreadie, P. I., Ollivier, Q. R., Kelleway, J. J., Serrano, O., Carnell, P. E., Ewers Lewis, C. J., Atwood, T. B., Sanderman, J., Baldock, J., Connolly, R. M., Duarte, C. M., Lavery, P. S., Steven, A., & Lovelock, C. E. (2017). Carbon sequestration by Australian tidal marshes. *Scientific Reports*, *7*, 1-10. doi:10.1038/srep44071
- Marín, L. E., Perry, E. C., Essaid, H. I., & Steinich, B. (2001). *Hydrogeological investigations and numerical simulation of groundwater flow in the karstic aquifer of northwestern Yucatan, Mexico*. Recuperado de <http://www.olemiss.edu/sciencenet/saltnet/swica1/Marin-Perry-Essaid-paper.pdf>
- McLeod, E., Chmura, G. L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C. M., Lovelock, C. E., Schlesinger, W. H., & Silliman, B. R. (2011). A blueprint for blue carbon: Toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *9*(10), 552-560. doi:10.1890/110004
- Milner, C., & Hughes, R. E. (1968). *Methods for the measurement of primary production of grassland*. IBP Handbook No.6. Oxford, England: Blackwell Scientific Publications.
- Mitsch, W., Bernal, B., Nahlik, A., Mander, Ü., Zhang, L., Anderson, C., Jørgensen, S. E. & Brix, H. (2012). Wetlands, carbon, and climate change. *Landscape Ecology*, *28*(4), 583-597. doi:10.1007/s10980-012-9758-8
- Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C. M., Valdrés, L., De Young, C. D., Fonseca, I., & Grimsditch, G. (Eds.). (2009). *Blue Carbon: The Role of Healthy Oceans in Binding Carbon*. Arendal, Noruega: United Nations Environment Programme, GRID-Arendal.



- Neubauer, S. C., Franklin, R. B., & Berrier, D. J. (2013). Saltwater intrusion into tidal freshwater marshes alters the biogeochemical processing of organic carbon. *Biogeosciences*, 10(12), 8171–8183. doi:10.5194/bg-10-8171-2013.
- Neue, H. U., Wassmann R., Kludze H. K., Wang, B., & Lantin, R. S. (1997). Factors and processes controlling methane emissions from rice fields. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 49, 111–117.
- Odum, W. E., Smith III, T. J., Hoover, J. K., & McIvor, C. C. (1984). *The ecology of tidal freshwater marshes of the U.S. east coast: a community profile. FWS/OBS 83/17*. Charlottesville, VA: U.S. Fish and Wildlife Service.
- Ouyang, X., & Lee, S. Y. (2014). Updated estimates of carbon accumulation rates in coastal marsh sediments. *Biogeosciences*, 11, 5057–5071. doi.org/10.5194/bg-11-5057-2014
- Palafox-Juárez, B. E., & Liceaga-Correa, M. de los A. (2017). Spatial diversity of a coastal seascape: Characterization, analysis and application for conservation. *Ocean and Coastal Management*, 136, 185–195. doi:10.1016/j.ocecoaman.2016.12.002
- Pendleton, L., Donato, D.C., Murray, B. C., Crooks, S., Jenkins, W. A., Sifleet, S., Craft, C., Fourqurean, J. W., Kauffman, J. B., Marbà, N., Megonigal, P., Pidgeon, E., Herr, D., Gordon, D., & Baldera, A. (2012). Estimating global “Blue Carbon” emissions from conversion and degradation of vegetated coastal ecosystems. *PLoS ONE* 7(9), 1–7. doi.org/10.1371/journal.pone.0043542
- Pennings, S. C., & Silliman, B. R. (2005). Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant–herbivore interaction strength. *Ecology*, 86(9), 2310–2319.
- Perry, E., Velazquez-Oliman, G., & Socki, R. A. (2003). Chapter 7. Hydrogeology of the Yucatán Peninsula. En A. Gómez-Pompa, M. Allen, S. Scott Fedick, & J. J. Jiménez-Osornio (Eds.), *The Lowland Maya Area: Three Millennia at the Human-Wildland Interface* (pp. 115–138). New York: Food Products Press.
- Programa de Ordenamiento Ecológico del Territorio Costero del Estado de Yucatán. [POETCY]. (2007). *Informe técnico final*. Yucatán: Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN, Unidad Mérida/Centro de Investigación Científica de Yucatán/Instituto Tecnológico de Conkal/Instituto Tecnológico de Mérida/ Universidad Autónoma de Yucatán. Recuperado de <http://www.bitacoraordenamiento.yucatan.gob.mx>.
- Reef, R., Feller, I. C., & Lovelock, C. E. (2010). Nutrition of mangroves. *Tree Physiology*, 30, 1148–1160. doi:10.1093/treephys/tpq048
- Rejmankova, E., Pope, K. O., Post, R., & Maltby, E. (1996). Herbaceous Wetlands of the Yucatan Peninsula: Communities at Extreme Ends of Environmental Gradients. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 81(2), 223–252. doi:10.1002/iroh.19960810208
- Roache, M. C., Bailey, P. C., & Boon, P. I. (2006). Effects of salinity on the decay of the freshwater macrophyte, *Triglochin procerum*. *Aquatic Botany*, 84(1), 45–52. doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.07.014
- Rocha, H., Cardona, A., Graniel, E., Alfaro, C., Castro, J., Rúde, T., Herrera, E., & Heise, L. (2015). Interfases de agua dulce y agua salobre en la región Mérida-Progreso, Yucatán. *Tecnología y Ciencias del Agua*, 6(6), 89–112.
- Rovai, A. S., Twilley, R. R., Castañeda-Moya, E., Riul, P., Cifuentes-Jara, M., Manrow-Villalobos, M., Horta, P. A., Simonassi, J. C., Fonseca, A. L., & Pagliosa, P. R. (2018). Global controls on carbon storage in mangrove soils. *Nature Climate Change*, 8(6), 534–538. doi:10.1038/s41558-018-0162-5
- Sanders, C. J., Smoak, J. M., Waters, M. N., Sanders, L. M., Brandini, N., & Patchineelam, S. R. (2012). Organic matter content and particle size modifications in mangrove sediments as responses to sea level rise. *Marine Environmental Research*, 77, 150–155. doi:10.1016/j.marenvres.2012.02.004
- Schumacher, B. A. (2002). *Methods for the determination of total organic carbon (TOC) in soils and sediments*. Las Vegas, NV: Ecological Risk Assessment Support Center, United States Environmental Protection Agency.
- Sousa, A. I., Santos, D. B., Ferreira da Silva, E., Sousa, L. P., Cleary, D. F. R., Soares, A. M. V. M., & Lillebø, A. I. (2017). “Blue Carbon” and Nutrient Stocks of Salt Marshes at a Temperate Coastal Lagoon (Ria de Aveiro, Portugal). *Scientific Reports*, 7(1), 1–11. doi:10.1038/srep41225
- Starr, G., Jarnigan, J. R., Staudhammer, C. L., & Cherry, J. A. (2018). Variation in ecosystem carbon dynamics of saltwater marshes in the northern Gulf of Mexico. *Wetlands Ecology and Management*, 26(4), 1–16. doi:10.1007/s11273-018-9593-z
- Teutli-Hernández, C., & Herrera-Silveira, J. A. 2018. The Success of hydrological rehabilitation in Mangrove wetlands using box culverts across coastal roads in Northern Yucatán. In C. Makowski, & C. W. Finkl (Eds.), *Threats to Mangrove Forests: Hazards, Vulnerability and Management* (pp 607–620). Switzerland: Springer.
- Thorslund, J., Jarsjö, J., Jaramillo, F., Jawitz, J., Manzoni, S., Basu, N., Chalov, S., Cohen, M., Creed, I., Goldenberg, R., Hylin, A., Kalantari, Z., Koussis, A., Lyon, S., Mazi, K., Mård, J., Klas, P., Pietróń, J., Prieto, C., & Destouni, G. (2017). Wetlands as large-scale nature-based solutions: Status and challenges for research, engineering and management. *Ecological Engineering*, 108(B), 489–497. doi:10.1016/j.ecoleng.2017.07.012

- Turner, R. K., Brouwer, R., & Georgiou, S. (2009). Chapter 26. Methodologies for Economic Evaluation of Wetlands and Wetland Functioning. In E. Maltby, & T. Barker (Eds.), *The Wetlands Handbook* (pp. 601-625). US: Blackwell Publishing Ltd. doi:10.1002/9781444315813.ch26
- Twilley, R. R., Chen, R. H., & Hargis, T. (1992). Carbon sinks in mangrove forests and their implications to the carbon budget of tropical coastal ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution*, 64(1), 265-288. 10.1007/BF00477106
- Valiela, I., Teal, J. M., & Persson, N. Y. (1976) Production and dynamics of experimentally enriched salt marsh vegetation: belowground biomass. *Limnology and Oceanography*, 21(2), 245-252.
- Vega-López, E. (2008). *Valor económico potencial de las Áreas Naturales Protegidas federales de México como sumideros de carbono*. Facultad de Economía, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Reporte de consultoría, The Nature Conservancy-Programa México. Recuperado de: <https://docplayer.es/67251566-Valor-economico-potencial-de-las-areas-naturales-protegidas-federales-de-mexico-como-sumideros-de-carbono.html>.
- Walcker, R., Gandois, L., Proisy, C., Corenblit, D., Mougin, É., Laplanche, C., Ray, R., & Fromard, F. (2018). Control of "blue carbon" storage by mangrove ageing: Evidence from a 66-year chronosequence in French Guiana. *Global Change Biology*, 24(6), 2325-2338. 10.1111/gcb.14100
- Weston, N. B., Dixon, R. E., & Joye, S. B. (2006). Ramifications of increased salinity in tidal freshwater sediments: Geochemistry and microbial pathways of organic matter mineralization, *Journal of Geophysical Research*, 111(G01009), 1-14. doi:10.1029/2005JG000071.
- Yao, J., Sánchez-Pérez, J., Sauvage, S., Teissier, S., Attard, E., Lauga, B., Duran, R., Julien, F., Bernard-Jannin, L., Ramburn, H., & Gerino, M. (2017). Biodiversity and ecosystem purification service in an alluvial wetland. *Ecological Engineering*, 103(B), 359-371. doi:10.1016/j.ecoleng.2016.02.019

Manuscrito recibido el 07 de agosto de 2018

Aceptado el 7 de enero de 2019

Publicado el 29 de octubre de 2021

Este documento se debe citar como:

Morales-Ojeda, S. M., Herrera-Silveira, J. A., & Orellana, R. (2021). Almacenes de carbono en un paisaje de humedal cárstico a lo largo de un corredor transversal costero de la Península de Yucatán. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742425. doi: 10.21829/myb.2021.2742425



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.



Influencia de la salinidad en el almacén y flujos de carbono en manglares de franja de una zona cárstica

Influence of salinity in the carbon storage and fluxes in fringe mangroves of a karstic zone

Andrea Camacho-Rico¹, Jorge Herrera-Silveira^{*}, Juan Pablo Caamal-Sosa¹ y Claudia Teutli-Hernández²

¹ Instituto Politécnico Nacional. Centro de Investigación y Estudios Avanzados. Mérida, Yucatán, México.

² Universidad Nacional Autónoma de México Escuela Nacional de Estudios Superiores. Mérida, Yuc., México

^{*} Autor de correspondencia: jorge.herrera@cinvestav.mx

RESUMEN

En los manglares, como en otros ecosistemas arbóreos, es importante evaluar los almacenes y flujos de carbono orgánico por la contribución que pueden tener para mitigar los efectos de las emisiones atmosféricas de CO₂. En este estudio se evaluó la relación entre la salinidad, como controlador hidrológico, y los almacenes y flujos de carbono en manglares de franja de un escenario geomorfológico cárstico con gradiente salino como el de la laguna de Celestún. Se establecieron dos sitios de muestreo en el manglar de franja, uno en la zona de baja salinidad (< 20 ups, interna) y otro en la zona de alta salinidad (> 40 ups, boca). La estructura de la vegetación entre sitios es diferente; en el manglar de la zona de menor salinidad la especie dominante fue *Laguncularia racemosa*, mientras que en el de alta salinidad fue *Avicennia germinans*. En la caída de hojarasca no se registraron diferencias significativas entre sitios. En la zona interna se obtuvo un valor de 4.7 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ ± 0.77 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ con respecto a la zona de la boca (4 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ ± 0.38 Mg C ha⁻¹ año⁻¹). Se observó que las condiciones contrastantes en la salinidad intersticial tuvieron efecto significativo en el almacén de carbono total, siendo mayor en la zona interna (375 Mg C ha⁻¹ ± 9.6 Mg C ha⁻¹). En esta misma zona las tasas de descomposición de hojarasca fueron más bajas (t₅₀ > 130 días), lo cual, junto con una mayor caída de hojarasca y una menor exportación por el flujo-reflujo de la marea, favorece la acumulación de materia orgánica en el suelo.

PALABRAS CLAVE: descomposición, estructura, productividad, *Rhizophora mangle*, salinidad, Yucatán.

ABSTRACT

In mangroves as well as in other forest ecosystems, the importance of assessing carbon storage and flows is recognized by the contribution that they may have in mitigation of the effects of CO₂ emissions. This study evaluated the relationship between salinity as a hydrological controller and the carbon storages and flows in fringe mangroves of a geomorphologic karstic scenario with saline gradient like that of the Celestún lagoon. Two sampling sites were established in the fringe mangrove, one in the low salinity zone (< 20 psu, internal) and the other in the high salinity zone (> 40 psu, mouth). The structure of the vegetation between sites is different; the dominant species of mangrove in the zone of lower salinity was *Laguncularia racemosa*, whereas in the high salinity zone it was *Avicennia germinans*. In the fall of leaf litter there were no significant differences between sites, although it was greater in internal area (4.7 Mg C ha⁻¹ year⁻¹ ± 0.77 Mg C ha⁻¹ year⁻¹) with respect to the area of the mouth (4 Mg C ha⁻¹ year⁻¹ ± 0.38 Mg C ha⁻¹ year⁻¹). It was observed that the concentration of interstitial salinity had a significant effect on the total carbon storage, being greater in the Internal zone (375 Mg C ha⁻¹ ± 9.6 Mg C ha⁻¹). In the Internal zone the litterfall decomposition rates are lower (t₅₀ > 130 days), causing that, together with greater fall of leaf litter and lower export by the flow-ebb of the tide the accumulation of organic matter on the ground is favored.

KEYWORDS: decomposition, structure, productivity, *Rhizophora mangle*, salinity, Yucatán.

Introducción

Uno de los ecosistemas que predominan en las costas dentro de las regiones tropicales y subtropicales, son los bosques de manglar. La importancia de estos ambientes se ha resaltado en las últimas décadas debido a su función como almacenes de carbono y por ser uno de los bosques más eficientes en la captura de CO₂ (Donato *et al.*, 2011). También se ha documentado que presentan alta producción primaria 218 Tg C a⁻¹ ± 72 Tg C a⁻¹ (Bouillon *et al.*, 2008) y tienen un papel importante en el flujo de carbono orgánico (disuelto y particulado) y nutrientes inorgánicos disueltos hacia los ambientes costeros adyacentes, cumpliendo funciones como exportadores de materia y energía que subsidia cadenas tróficas costeras y marinas (Twilley, 1985; Adame y Lovelock, 2011).

En los manglares, como en otros tipos de bosques, hay interés en los ciclos biogeoquímicos y se evalúan los almacenes y flujos de diversos elementos, siendo el carbono de interés particular por su relación con gases de efecto invernadero (CO₂ y CH₄).

En los manglares, la biomasa y, en consecuencia, los almacenes de carbono orgánico (CO) se encuentran en el componente aéreo (biomasa de árboles vivos y muertos, incluyendo hojas, propágulos, pneumatóforos, raíces adventicias y ramas) y en el subterráneo (biomasa de raíces), además del compartimento de los sedimentos que llega a contribuir hasta con 80% del carbono orgánico total (Kauffman, Donato y Adame, 2013). Mientras que los flujos de carbono que más comúnmente se distinguen en estos ecosistemas son la caída y la descomposición de hojarasca.

Los almacenes y flujos de carbono orgánico en los bosques de manglar pueden variar entre diferentes escenarios ambientales dependiendo, sobre todo, de su localización a lo largo de un gradiente de salinidad, del origen geomorfológico y de la hidrología del lugar, que a su vez se relacionan con el transporte de sedimentos, con la topografía, con los procesos geofísicos y con el clima de la región (Twilley y Chen, 1998; Woodroffe, 1983).

Al ser bosques situados en la interface entre el continente y el océano, los manglares se encuentran estrechamente relacionados con características hidrológicas, quizás más que cualquier otro tipo de bosque (Alongi y Brinkman, 2011). La influencia relativa de la precipitación, la descarga de ríos, la amplitud de la marea, la materia particulada de origen terrígeno y la energía de las olas, son agentes forzantes que, junto con la geomorfología, afectan la estructura y la función del manglar. En ambientes cársticos, la conformación porosa del suelo no es favorable para la acumulación de agua superficial, por lo que no se observan ríos superficiales, limita las fuentes de agua dulce a la precipitación y a los afloramientos del manto freático a manera de ojos de agua o a través de fracturas de la roca calcárea. En estos ambientes los suelos suelen presentar una deficiencia en fósforo (P) debido a que este puede estar unido al calcio (Kathiresan y Bingham, 2001), lo que puede limitar la disponibilidad del P; se ha observado que esta llega a ser menor comparada con la de bosques en escenarios deltaicos (Twilley, 1995).

La alta productividad de materia orgánica en las estructuras de los manglares generalmente se atribuye a la eficiencia en el reciclamiento de los nutrientes que son provistos, ya sea por la descomposición de la hojarasca autóctona o por entradas de fuentes alóctonas naturales o antropogénicas (Bouillon, Koedam, Raman y Dehairs, 2002; Lee, 1990). En ambientes cársticos, donde los nutrientes tienden a estar limitados por fuentes externas al sistema, el reciclamiento de los nutrientes dentro del bosque de manglar juega un papel muy importante en la estructura y en la productividad de materia orgánica (Adame *et al.*, 2013; Coronado-Molina *et al.*, 2012; Twilley y Day, 1999).

OBJETIVOS

Evaluar bajo un enfoque ecosistémico la estructura del bosque, el almacén de carbono orgánico, la caída y descomposición de la hojarasca del manglar de franja en un sistema oligotrófico de una zona cárstica en dos condiciones contrastantes de salinidad modulados por la marea y aportaciones de agua subterránea.



MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El sitio de estudio se localiza en el extremo noroeste de la Península de Yucatán (PY), entre los paralelos (20° 45' y 20° 58'; 90° 15' y 90° 25'). Pertenece a la Reserva de la Biosfera Ría de Celestún (Fig. 1), que desde 2004 se designó como sitio Ramsar por su importancia internacional para la conservación y por el uso responsable de los humedales y de sus recursos. El clima en la península de Yucatán es tropical, cálido semiseco en el oeste, seco y cálido en el norte y semihúmedo en el oeste (García y Mosiño, 1992). Se reconocen tres épocas climáticas: la época seca (de marzo a mayo), donde la precipitación tiende a ser menor de 50 mm: la época de lluvias (de junio a octubre), con la mayor precipitación anual (> 500 mm) y la época de nortes (de noviembre a febrero), caracterizada por lluvias moderadas (20 mm - 60 mm). Las características geológicas de la región donde el suelo es de tipo calizocárstico de gran permeabilidad no permiten escurrimientos en la superficie, pero sí permite que la precipitación pene-

tre rápidamente en el suelo y se incorpore en el acuífero subterráneo; el agua filtrada aparece nuevamente en la superficie por afloramientos del manto freático a manera de manantiales, siendo la precipitación y los manantiales las únicas fuentes de agua dulce con las que cuenta el sistema lagunar (Perry, Marín, McClain y Velázquez, 1995). En función del gradiente de salinidad, se reconocen al menos dos zonas en la laguna: la zona interna, caracterizada por valores bajos de salinidad en la columna de agua (5 ups-12 ups) relacionada con la influencia de las descargas subterráneas; y la zona de la boca, que se localiza en la parte sur y se caracteriza por su salinidad más alta (> 30 ups) (Herrera-Silveira, 1994). Se seleccionaron dos sitios dentro del manglar de franja a lo largo del gradiente de salinidad que presenta la laguna. El sitio 1 es un manglar de franja localizado en la parte norte de la laguna y, en adelante, se denominará zona interna. El sitio 2, es un manglar de franja localizado en la parte sur de la laguna y se localiza en la boca de conexión de la laguna con el mar; se denominará zona de boca (Fig. 1).

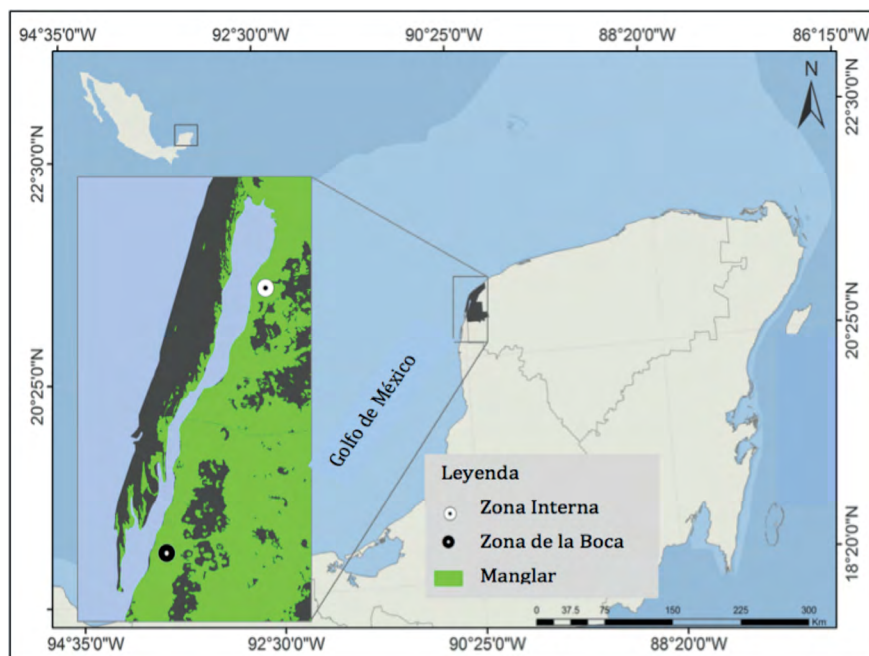


FIGURA 1. Mapa de las estaciones de muestreo del manglar de franja en la zona interna y zona de la boca de la laguna de Celestún, Yucatán.

Estructura del manglar

En cada sitio se establecieron cuatro parcelas permanentes de 10 m × 10 m. En cada parcela se midieron los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) superior a 2.5 cm (o diámetro por encima de la raíz más alta en el caso de *R. mangle*), de acuerdo con el método propuesto por Cintrón, Lugo, Pool y Morris, (1978). La estructura del bosque se determinó a través de las estimaciones de: densidad de individuos, expresada en individuos (ind.) por hectárea (ha); área basal (m² ha⁻¹); diámetro promedio (cm); altura (m) y especies (especie a la que pertenecía cada individuo registrado dentro de las parcelas: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus*).

Almacén de carbono

Para estimar la biomasa aérea se utilizaron las ecuaciones generales propuestas por Howard *et al.* (2014), para las especies de manglar presentes que relacionan el diámetro a la altura del pecho con otros atributos (volumen de carbono, biomasa y área foliar); la biomasa obtenida está expresada en megagramos de carbono por hectárea (Mg de C ha⁻¹).

Se tomaron dos núcleos por parcela para la toma de muestras de las raíces finas utilizando un nucleador de 10 cm de diámetro por 35 cm de longitud. Las muestras se lavaron y se separaron del suelo incluyendo a las raíces de 1 mm a 20 mm. Posteriormente se secaron en un horno a 70 °C durante 36 horas y se pesaron para obtener la biomasa (Castañeda-Moya *et al.*, 2011). El peso de esta biomasa se convirtió a carbono por un factor de 0.45, recomendado por Kauffman y Donato (2012), para estimar el contenido de carbono de la muestra.

Para la determinación de carbono en el suelo del manglar se analizaron dos muestras tomadas mediante un nucleador. Una vez en el laboratorio, las muestras fueron secadas en un horno a 70 °C por un lapso de 72 horas y se obtuvo su peso seco. El volumen de la muestra se obtuvo mediante la fórmula del cilindro calculada a partir de las dimensiones de los nucleadores utilizados. El cálculo de la densidad aparente (g·cm⁻³) se obtuvo del

cociente del peso de la muestra entre el volumen de la muestra analizada.

Para evaluar el contenido de carbono, las muestras de suelo fueron analizadas mediante el método de combustión seca utilizando un autoanalizador elemental CHN ThermoQuest (Flash EA 1112).

Caída de hojarasca

Durante el periodo enero 2011-enero 2015 se midió la caída de hojarasca, la cual ha sido un proxy de la productividad de estos bosques (Day *et al.*, 1996; Day, Conner, Ley-Lou, Day y Machado-Navarro *et al.*, 1987). En cada parcela se colocaron a 1 m de altura y de forma aleatoria cinco canastas de 0.25 m² hechas de malla de alambre de 1 mm de abertura. La hojarasca caída se recolectó cada mes. El material colectado fue secado en horno a 60 °C -70 °C por 72 h, posteriormente fue separado en cuatro categorías: hojas, estructuras reproductivas (flores y frutos), madera (corteza y ramas) y misceláneos (material vegetal sin categoría) y, finalmente, fue pesado. El peso de esta biomasa en seco se convirtió a carbono por el factor de 0.45, recomendado por Kauffman y Donato (2012), para estimar el contenido de carbono en la muestra.

Descomposición

El experimento de descomposición se llevó a cabo de abril 2013 a mayo 2014, cubriendo las tres temporadas climáticas: secas (abril-septiembre), lluvias (agosto-diciembre) y nortes (enero-mayo). Al inicio de cada temporada se recolectaron hojas senescentes del suelo del manglar de la especie *Rhizophora mangle* las cuales se lavaron y se dejaron secar a temperatura ambiente por 20 días (Aké-Castillo, Vázquez y López-Portillo, 2006; Mackey y Smail, 1996). Se utilizaron bolsas de nylon de 20 cm × 20 cm de dos tamaños de apertura de malla para permitir (1 mm × 1 mm) y excluir (3 mm × 7 mm) a organismos invertebrados que actúan como consumidores o desintegradores de la hojarasca; cada bolsa se llenó con 10 g de hojas. Al inicio de cada temporada climática se colocó en el suelo del manglar de franja un arreglo de cinco líneas, cada línea con siete bolsas de 1 mm × 1 mm y otro arreglo de



cinco líneas con siete bolsas de 3 mm × 7 mm. Se conservaron cinco bolsas de cada tipo como blancos. Se colectó una bolsa de cada línea (cinco en total) en cada tiempo de recolección, los tiempos de recolección, expresados en días fueron: 1, 7, 15, 30, 60, 90, 120.

Las hojas fueron lavadas en el laboratorio con agua dulce/agua destilada y secadas en horno a 60 °C para obtener su peso ante tales condiciones. Como estimador de la velocidad de descomposición se calculó la constante de decaimiento (k) (Aké-Castillo *et al.*, 2006; Mackey y Smail, 1996; Prescott, 2010). El porcentaje de masa remanente para cada temporada y tipo de malla se ajusta a una función simple exponencial negativa $Y_f = Y_i \exp^{-kt}$, donde k = constante de decaimiento, t = cualquier tiempo, Y_i = masa inicial, Y_f = masa remanente al tiempo t .

Salinidad intersticial

En cada parcela se midió por duplicado (ocho mediciones) la salinidad intersticial extrayendo el agua a una profundidad de 30 cm mediante una jeringa y un tubo de acrílico. Los primeros 20 ml extraídos fueron desechados antes de obtener la muestra a la cual se le midió la salinidad mediante una sonda multiparamétrica YSI-30 (YSI, Xylem Inc. Ohio, USA). Este procedimiento se realizó en cada sitio para cada salida de campo.

Análisis estadístico

Para determinar las diferencias en cuanto al promedio de hojarasca, se realizó un análisis de varianza (Anova) de dos vías tomando como factores fijos el sitio y la temporada climática para cada componente; previamente se comprobó que los datos cumplieran con normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk y con homogeneidad de varianza utilizando la prueba de Levene. Las diferencias en las velocidades de descomposición de las hojas entre los sitios (zona interna y zona de la boca), temporadas (secas, lluvias y nortes), así como las diferencias entre los tratamientos (malla 1 mm × 1mm y malla 5 mm × 7 mm) en los siete tiempos de recolección fue ron evaluadas mediante un Anova de medidas repetidas. Las diferencias

en las constantes de descomposición entre los sitios, temporadas climáticas y tratamientos se evaluaron mediante un Anova de una vía y el método de comparación múltiple utilizado fue Tukey.

RESULTADOS

Salinidad intersticial

El valor promedio de la salinidad intersticial en la zona interna fue de 22.7 ups ± 6.0 ups, 22.2 ups ± 2.09 ups, 20.9 ups ± 1.1 ups para la temporada de secas, lluvias y nortes respectivamente, no se observaron diferencias significativas entre temporadas ($p > 0.05$). El valor de salinidad promedio para la zona interna fue de 21.8 ups ± 3.4 ups.

La salinidad intersticial en la zona de la boca presentó un valor promedio de 48.5 ups ± 3.2 ups, 48.5 ups ± 5.2 ups, 44.7 ups ± 3.3 ups para la temporada de secas, lluvias y nortes respectivamente. No se observaron diferencias significativas entre temporadas ($p > 0.05$). El valor de salinidad promedio para la zona fue de 47.06 ups ± 4.1 ups. La salinidad intersticial presentó diferencias significativas entre zonas ($p < 0.05$). La zona de la boca arrojó valores más altos de salinidad con respecto a la zona interna durante todo el periodo de muestreo (Fig. 2).

Estructura del manglar

Las características estructurales del manglar de franja en la laguna de Celestún presentaron diferencias entre sitios (Tabla 1). En la zona interna el índice de valor de importancia fue de 61% para *L. racemosa*, 33% para *R. mangle* y 6% para *A. germinans*. La altura promedio del bosque fue de 12.6 m con un área basal de 43 m² ha⁻¹.

En la zona de la boca, de acuerdo con el índice de importancia, 66% le correspondió a *A. germinans*, 27% a *R. mangle* y 7% a *L. racemosa*. La altura promedio del bosque es de 5.8 m y el área basal fue de 31 m² ha⁻¹. En general se observó que la zona interna se encuentra con mejor estructura respecto a la zona de la boca (Tabla 1).

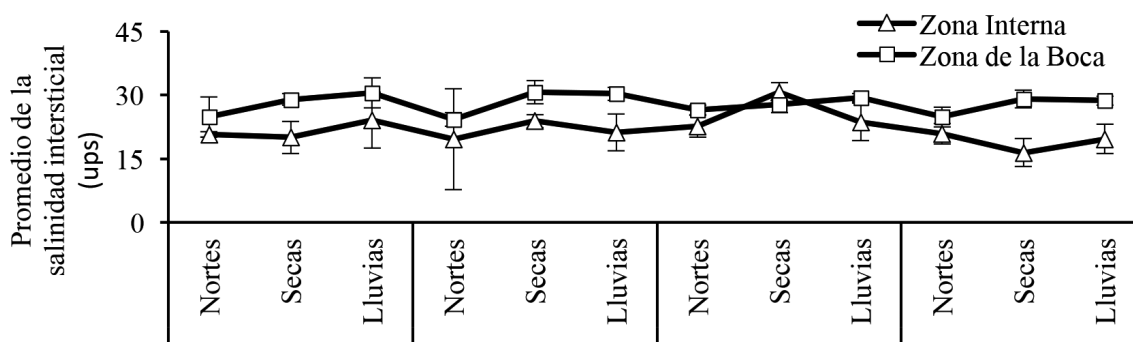


FIGURA 2. Promedio de la salinidad intersticial en el manglar de franja de la zona interna y zona de la boca de la laguna de Celestún, Yucatán.

Las barras de error se refieren a la desviación estándar.

TABLA 1. Características estructurales del manglar de franja en la zona interna y zona de la boca de la laguna de Celestún.

Sitio	n	Altura (m)	Densidad (Árboles ha ⁻¹)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	IVI		
					R.m.	L.r.	A.g.
Zona interna	4	12.6 ± 1.3 (10 – 15)	989 ± 54 (942 – 1036)	43 ± 1.3 (41 – 44)	33	61	6
Zona de la boca	4	5.8 ± 0.5 (5 – 7)	2450 ± 866 (1700 – 3200)	31 ± 1.9 (28 – 33)	27	7	66

IVI: Índice de valor de importancia.

Se presenta el promedio, el error estándar, así como el mínimo y máximo de los valores registrados. R.m. = *Rhizophora mangle*; L.r. = *Laguncularia racemosa*;

A.g. = *Avicennia germinans*.

Almacén de carbono

El carbono almacenado en la biomasa aérea viva registró diferencias significativas entre zonas ($p = 0.006$), siendo mayor en la zona interna ($169.3 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 1.1 \text{ Mg C ha}^{-1}$), con respecto a la zona de la boca ($105 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 1.3 \text{ Mg C ha}^{-1}$) (Fig. 3). El carbono almacenado en la biomasa viva subterránea (raíces finas) no registró diferencias significativas entre sitios ($p > 0.05$), siendo mayor en la zona de la boca.

En relación con el efecto de la salinidad intersticial de cada sitio (Fig. 3), el contenido de CO a 100 cm de profundidad del suelo de manglar en la zona interna ($206 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 8.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$) fue mayor que el de la zona de boca

a la misma profundidad ($173.8 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 2.3 \text{ Mg C ha}^{-1}$) y las diferencias entre los dos sitios fueron estadísticamente significativas ($p < 0.05$). El almacén de carbono total (CT) fue mayor en la zona interna ($375 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 9.6 \text{ Mg C ha}^{-1}$) en comparación con el de la zona de la boca ($278.8 \text{ Mg C ha}^{-1} \pm 3.6 \text{ Mg C ha}^{-1}$) presentando diferencias significativas entre sitios ($p < 0.05$).

Caída de hojarasca

Variabilidad espacial

La caída de hojarasca promedio de la zona interna fue de $4.7 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1} \pm 0.77 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ mientras que



la zona marina presentó un valor de $4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1} \pm 0.38 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; y no se observaron diferencias significativas entre zonas (Tabla 2A). El componente principal de la caída de hojarasca fueron hojas que representaron 60.7% de la biomasa anual en la zona interna, mientras que en la zona de la boca las hojas representaron 69.2%. No se observaron diferencias significativas entre sitios (Tabla 2A).

Variabilidad temporal

Los componentes de la caída de hojarasca presentan un comportamiento estacional (Fig. 4), siendo durante la temporada de lluvias cuando ocurre la mayor caída (Tabla 2B). La biomasa de hojarasca caída presentó diferencias significativas entre temporadas para los componentes de hojas, flores y frutos y misceláneos (Tabla 2B).

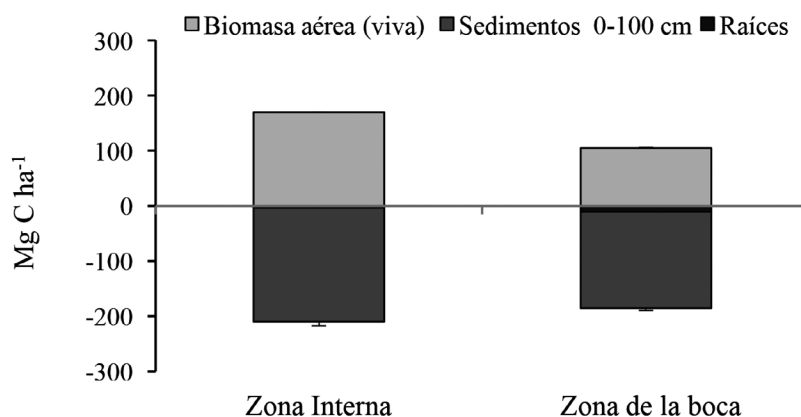


FIGURA 3. Almacén de carbono aéreo y subterráneo (Mg C ha^{-1}) en el manglar de franja de la zona interna y zona de la boca de la laguna de Celestún, Yucatán.

Las barras de error denotan el error estándar.

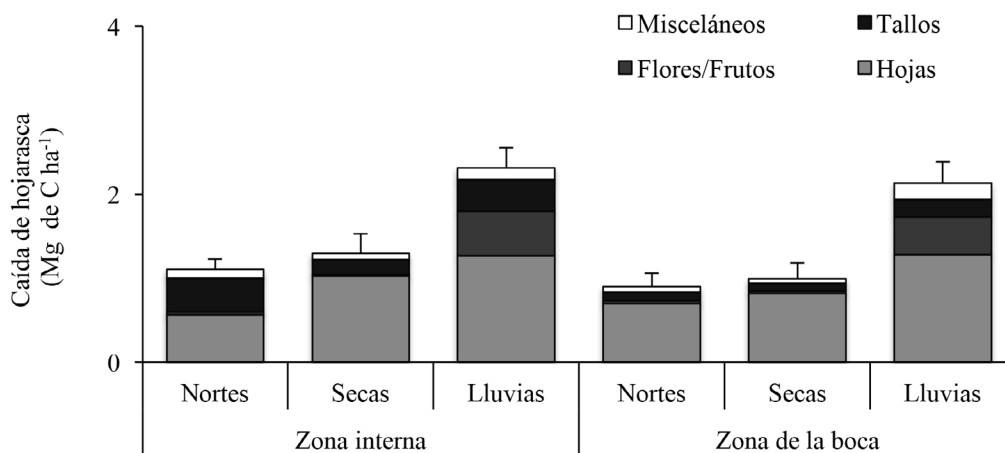


FIGURA 4. Promedio de la caída de hojarasca por temporadas en el manglar de franja de la zona interna y zona de la boca de la laguna de Celestún, Yucatán.

Las barras de error denotan el error estándar.

TABLA 2. Variabilidad espacial (A) y (B) temporal de los componentes de la caída de hojarasca en la laguna de Celestún, Yucatán.

Zona	Hojas	Flores + Frutos	Tallos	Misceláneos	Total productividad
(Mg C ha ⁻¹)					
(A)					
Zona	2.85	0.58	0.94	0.31	4.7
interna	(0.1) a	(0.08) a	(0.08) a	(0.01) a	(0.22) a
Zona	2.79	0.54	0.39	0.3	4
de la boca	(0.1) a	(0.06) a	(0.01) b	(0.01) a	(0.18) a
(B)					
Zona interna					
Nortes	0.56 (0.08) a	0.03 (0.01) a	0.39 (0.21) a	0.1 (0.03) a, b	1.1 (0.26) a, b
Secas	1.02 (0.09) a, b	0.02 (0.003) a	0.17 (0.058) a	0.07 (0.004) a	1.29 (0.14) a, b, c
Lluvias	1.26 (0.17) b	0.52 (0.18) b	0.37 (0.13) a	0.13 (0.01) a, b	2.3 (0.4) c
Zona de la boca					
Nortes	0.7 (0.06) a, b	0.027 (0.004) a	0.1 (0.004) a	0.06 (0.004) a	0.89 (0.07) a
Secas	0.81 (0.12) a, b	0.027 (0.009) a	0.08 (0.027) a	0.04 (0.04) a	0.99 (0.14) a
Lluvias	1.28 (0.20) b	0.45 (0.09) b	0.2 (0.03) a	0.19 (0.02) b	2.15 (0.18) b, c

Se presenta la media, con el error estándar entre paréntesis.

Letras diferentes en cada componente entre sitios y estaciones representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Descomposición

La descomposición de hojarasca en el manglar de franja de *R. mangle* presentó diferencias significativas entre los sitios, la temporada y el tiempo (Tabla 3). Las diferencias significativas entre “sitio y tiempo”, “temporada y tiempo” y “sitio, tratamiento y tiempo”, indican que el proceso de descomposición es diferente en la zona interna con respecto a la zona de la boca, así como entre temporadas climáticas, mientras que el efecto entre los tratamientos (tamaño de malla 1 mm × 1 mm y 5 mm × 7 mm) solo es

diferente entre los sitios, pero no dentro de ellos. No se observa efecto significativo entre “tiempo y tratamiento”, ni “tiempo, temporada y tratamiento” (Tabla 3).

Alcanzar el tiempo en el cual se pierde 50% de la masa (t_{50}) requiere de 9 a 17 semanas (Tabla 4). Durante la temporada de lluvias la tasa de descomposición fue más alta, este patrón ocurrió en ambas zonas (Fig. 5). Para la temporada de nortes se registraron las tasas de descomposición más bajas, ya que puede tomar más de 17 semanas llegar al valor del t_{50} .



TABLA 3. Resultados estadísticos del Anova de medidas repetidas para la pérdida de peso seco y contenido de carbono orgánico durante la descomposición de *R. mangle* en el manglar de franja de la laguna de Celestún, Yucatán.

Fuente de Variación	Df	MS	F	P
Peso seco remanente				
Tiempo	6	10606	476.59	<0.001
Tiempo*Sitio	6	696	31.29	< 0.001
Tiempo*Temporada	12	642	28.86	< 0.001
Tiempo*Tratamiento	6	17	0.77	0.5902
Tiempo*Sitio*Temporada	12	104	4.67	< 0.001
Tiempo*Sitio*Tratamiento	6	90	4.04	< 0.001
Tiempo*Temporada*Tratamiento	12	37	1.67	0.0741
Tiempo*Sitio*Temporada*Tratamiento	12	19	0.86	0.5835
Total carbono orgánico				
Tiempo	6	1296	70	< 0.001
Tiempo*Sitio	6	109	5.9	< 0.001
Tiempo*Temporada	12	1564	84.4	< 0.001
Tiempo*Tratamiento	6	35	1.9	0.0768
Tiempo*Sitio*Temporada	12	152	8.2	< 0.001
Tiempo*Sitio*Tratamiento	6	85	4.6	< 0.001
Tiempo*Temporada*Tratamiento	12	68	3.7	< 0.001
Tiempo*Sitio*Temporada*Tratamiento	12	57	3.1	< 0.001

El tratamiento se refiere al tamaño de apertura de malla. Malla chica (1 mm x 1 mm) para permitir y malla grande (3 mm x 7 mm) para excluir a organismos invertebrados que actúan como consumidores o desintegradores de la hojarasca.

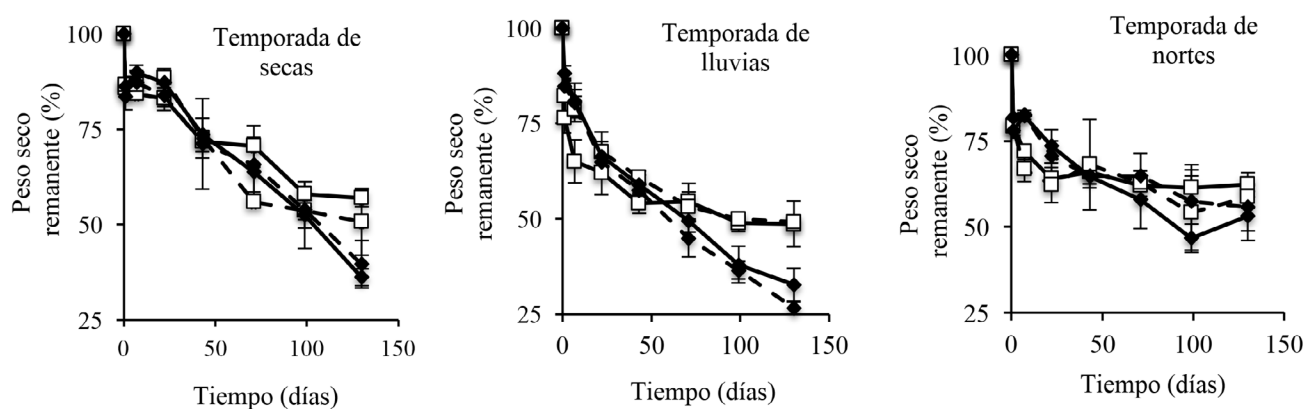


FIGURA 5. Promedio del porcentaje de peso seco remanente durante la descomposición de *R. mangle* en la temporada de secas, lluvias, nortes.

Zona interna, tratamiento malla fina (cuadros, línea continua), zona interna tratamiento malla grande (cuadrado, línea discontinua). Zona de la boca, tratamiento malla fina (rombo negro, línea continua), zona de la boca, tratamiento malla grande (rombo negro, línea discontinua). Las barras de error representan la desviación estándar (n = 5).

TABLA 4. Constante de decaimiento (k), coeficiente de correlación (r^2) y tiempo en el que se pierde 50% del peso seco (t_{50}) para *R. mangle* en dos sitios y durante la temporada de secas, lluvias y nortes. Continuación...

Sitio	Temporada	Tratamiento	K (n = 5)	r^2	t_{50} (días)
Zona interna	Secas	Fina	0.0039 (0.00025) f	0.87	> 130
		Grande	0.0052 (0.00025) d, e, f	0.88	130
	Lluvias	Fina	0.0041 (0.00025) c	0.61	100
		Grande	0.0048 (0.00025) c, d	0.79	101
	Nortes	Fina	0.0026 (0.00025) f	0.52	> 130
		Grande	0.0029 (0.00025) e, f	0.52	> 130
Zona de la boca	Secas	Fina	0.0068 (0.00025) c	0.96	104
		Grande	0.0058 (0.00025) c, d, f	0.94	106
	Lluvias	Fina	0.0079 (0.00025) b	0.92	75
		Grande	0.0091 (0.00025) a	0.93	65
	Nortes	Fina	0.0048 (0.00025) d, e, f	0.84	95
		Grande	0.0036 (0.00027) f	0.77	> 130

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre sitios, temporadas y tratamientos.

La concentración de carbono orgánico durante la descomposición de *R. mangle* varió significativamente en tiempo, sitio y temporada. El efecto del tamaño de malla no fue significativo (Tabla 3).

La concentración inicial de carbono orgánico fue mayor en la temporada de lluvias y nortes con respecto a la de la temporada de secas en ambas zonas (Fig. 6). La concentración inicial de carbono orgánico en la zona interna aumentó 12.5%, 9.6% y 12% hacia el final de la temporada de lluvias, nortes y secas respectivamente. En la zona de la boca la concentración inicial de carbono orgánico disminuyó 0.6% hacia el final de la temporada

de lluvias y se incrementó 2.2% y 4% en la temporada de nortes y secas respectivamente (Fig. 6).

DISCUSIÓN

Estructura

El manglar de franja de la laguna de Celestún presentó diferencias en la estructura de la vegetación entre la zona interna y la zona de la boca, asociadas con la concentración de la salinidad intersticial como consecuencia de las diferencias entre aportes de agua marina y dulce en cada zona. En la zona interna dominan los aportes de agua dulce vía descargas subterráneas, mientras que en la

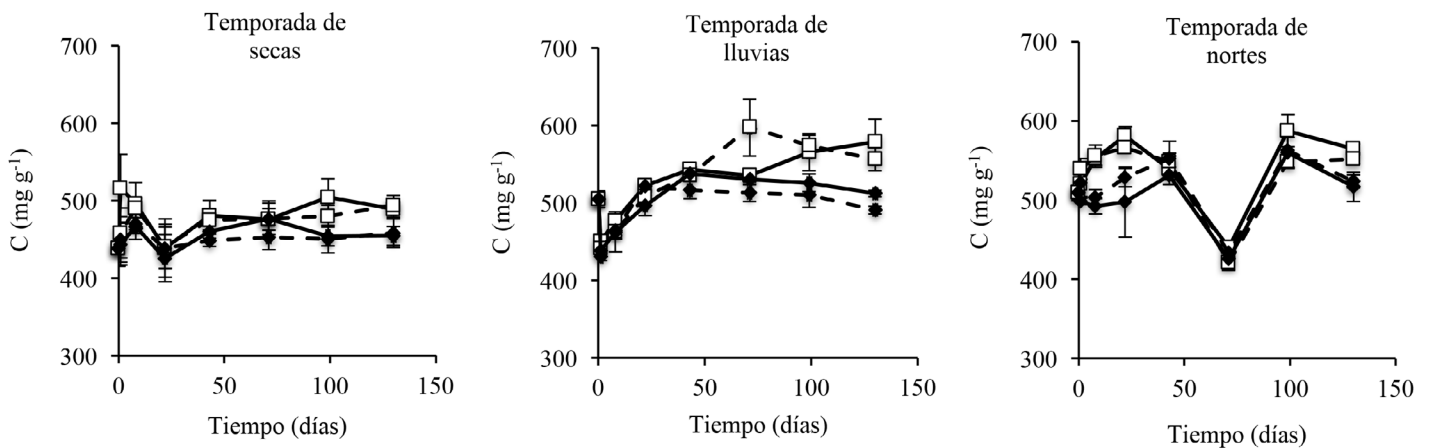


FIGURA 6. Concentración de carbono orgánico durante la descomposición de *R. mangle* en la temporada de secas, lluvias, nortes.

Zona interna, tratamiento malla fina (cuadros, línea continua), zona interna tratamiento malla grande (cuadrado, línea discontinua). Zona de la boca, tratamiento malla fina (rombo negro, línea continua), zona de la boca, tratamiento malla grande (rombo negro, línea discontinua). Las barras de error representan la desviación estándar ($n = 5$).

boca de la laguna la influencia marina es mayor (Herrera-Silveira, 1994). La altura promedio de los árboles y el área basal en la zona interna son mayores que en la zona de la boca (Tabla 1). Los valores de la zona interna son más altos a los observados para manglares de franja en Florida que también se localizan en una zona cársica (Pool, Snedaker y Lugo, 1977). Sin embargo, son menores a manglares que se desarrollan en ambientes con aporte de ríos (Day, Conner, Ley-Lou, Day y Navarro, 1987). Los nutrientes y sedimentos que aportan los ríos difieren significativamente de los aportes de aguas subterráneas. La zona interna de la laguna de Celestún está influenciada por descargas de agua subterránea que contiene altas concentraciones de nitratos y está prácticamente carente de materia particulada (Herrera-Silveira, 1994). La baja salinidad intersticial ($21.9 \text{ ups} \pm 5.4 \text{ ups}$) y el contenido de nutrientes podría favorecer el mejor desarrollo estructural de este manglar de franja. Si bien en esta zona abunda *R. mangle* en la franja de los primeros metros, la especie dominante es *L. racemosa*, la cual alcanza mejor desarrollo en sitios de baja salinidad y alto contenido de nutrientes.

En la zona de la boca los manglares están expuestos al constante forzamiento de la marea y la influencia de agua marina es mayor, dando como resultado altas salinidades intersticiales ($47.3 \text{ ups} \pm 8.1 \text{ ups}$) con dominancia de *A. germinans*, especie tolerante a esas condiciones hidrológicas (Méndez-Alonzo, López-Portillo y Rivera-Monroy, 2008).

Almacén de carbono

La concentración intersticial de sales tuvo un efecto significativo en el almacén de carbono aéreo, la zona interna registró el valor más alto ($169 \text{ Mg de C ha}^{-1} \pm 1.1 \text{ Mg de C ha}^{-1}$); las bajas concentraciones registradas en la salinidad intersticial ($< 30 \text{ ups}$) debido a la descarga de agua subterránea en esta zona (Herrera-Silveira, 1994; Casares-Salazar y Mariño-Tapia, 2016) pueden contribuir a un mejor desarrollo del bosque de manglar.

El almacén de carbono en el suelo del manglar es mayor en la zona interna, como respuesta a mayor productividad de hojarasca y tasas de descomposición más bajas. La zona de la boca presentó un almacén de carbono mayor en la biomasa viva subterránea (raíces finas),

posiblemente por la presencia de la especie dominante *Avicennia germinans* que tiene raíces más gruesas y por el aporte de sedimentos proveniente de las mareas y tormentas (Day *et al.*, 1987).

Caída de hojarasca

Se sabe que la variabilidad espacial de la caída de hojarasca responde a factores como las aportaciones de agua dulce, salinidad intersticial y aportes de nutrientes (Adame *et al.*, 2013; Boto y Wellington, 1983; Santini, Reef, Lockington y Lovelock, 2015). En este estudio se observaron diferencias significativas en la salinidad intersticial entre sitios relacionadas con los aportes de agua dulce vía subterránea en la zona interna, las cuales se reflejan en la estructura del manglar (Tabla 1). Sin embargo, estas diferencias de salinidad no se ven reflejadas en la caída de hojarasca entre sitios ya que el coeficiente de correlación (r^2) del promedio mensual de la caída de hojarasca y salinidad intersticial ($r^2 = 0.14$ en la zona interna y $r^2 = 0.09$ en la zona de la boca) son bajos. Esto sugiere que el flujo de carbono por captura y recambio de la hojarasca en la laguna de Celestún estaría modulado por otros factores como el contenido de nutrientes en los sedimentos o el hidroperiodo (Castañeda-Moya *et al.*, 2011). En manglares de ambientes cársticos las características estructurales y funcionales suelen estar limitadas por la disponibilidad del P debido a que este elemento forma enlaces con el carbonato de calcio (Coronado-Molina *et al.*, 2012; Kathiresan y Bingham, 2001), por lo que este nutriente es uno de los factores de mayor importancia en las tasas de caída de hojarasca en ambientes cársticos. Se ha registrado que la caída de hojarasca en diferentes tipos de manglares de la Península de Yucatán está modulada principalmente por el contenido de fósforo total en los sedimentos (Adame *et al.*, 2013), mientras que en manglares de áreas con influencia de ríos la mayor proporción de agua dulce durante las inundaciones de la época de lluvias favorecen mayores caídas de hojarasca y, en particular, estructuras reproductivas (Day *et al.*, 1996; Aké-Castillo *et al.*, 2006; Utrera-López y Moreno-Casasola, 2008), sugiriendo que hay reducción de estrés fisi-

ológico por la salinidad que favorece canalizar recursos a la reproducción (Santini *et al.*, 2015).

Durante la temporada de secas la disminución de la precipitación favorece al aumento de la temperatura y evapotranspiración que incrementan la concentración de sales, lo cual produce estrés hídrico que genera un alto costo energético para el manglar, el cual responde con la caída de hojas reflejándose en el aumento de este flujo de carbono hacia el suelo del manglar. Este patrón ha sido observado en otros bosques de manglar (Coronado-Molina *et al.*, 2012; Day *et al.*, 1987; Shunula y Whittick, 1999) por lo que variaciones en el clima podrían tener efectos en el ciclo de carbono de estos bosques.

Descomposición

La hojarasca tiende a descomponerse rápidamente dentro del manglar y se ha observado que en las primeras semanas hay pérdida de biomasa debido a las altas tasas de lixiviación (Li y Ye, 2014) de compuestos orgánicos solubles y minerales inorgánicos (K, Ca, Mg, Mn). Esta lixiviación tiene un periodo que va de horas, días hasta semanas, y es responsable de pérdidas de entre 18% y 30% de masa de C, N y P (Davis, Coronado-Molina, Childers y Day, 2003). En este estudio, durante las primeras 24 horas ocurrió la disminución del ~ 14%, 17% y 20% de la biomasa inicial para la temporada de secas, lluvias y nortes respectivamente, este comportamiento fue consistente en ambos sitios y tratamientos. Resultados similares de pérdida de peso de 10% - 20% después de 24 horas indican que la hojarasca contiene altas concentraciones de compuestos de fácil lixiviación (Chale, 1993; Davis y Childers, 2007).

El efecto del tamaño de malla no fue significativo dentro del sitio, únicamente lo fue cuando se tomó en cuenta la interacción entre los sitios (Tabla 3), sugiriendo que la presencia de organismos consumidores de hojarasca sí contribuye al proceso de descomposición, pero no de manera significativa como en otros bosques de manglar donde la presencia de cangrejos juega un papel importante en este proceso. En la zona de la boca donde se observó durante las campañas de muestreo la presencia



de cangrejos, la velocidad de descomposición pudo verse afectada (Tabla 4), ya que estos pueden acelerar el proceso de descomposición mediante la degradación del tejido de las hojas, por el consumo directo o ya sea por ruptura del tejido y formación de partículas más pequeñas (Camilleri, 1992; Middleton y McKee, 2001). Las condiciones de mayor salinidad e influencia de la marea en esta zona podrían favorecer la presencia de este tipo de organismos (Feller, 1995; Robertson y Duke, 1987). En la zona interna no se observaron cangrejos durante el tiempo que duró el experimento.

El efecto del sitio en la tasa de descomposición de la hojarasca del manglar de franja fue significativo (Tabla 3). La descomposición de la hojarasca en la zona interna es más lenta, esta condición podría estar contribuyendo a la acumulación de materia orgánica en el suelo del manglar, lo cual se ve reflejado en mayores almacenes de carbono en los sedimentos (Fig. 3). En esta zona se ha observado que la amplitud de la marea es menor respecto a la de la zona de la boca (Casares-Salazar y Mariño-Tapia, 2016) y, en consecuencia, su penetración al manglar es menor, con lo que la exportación de materia partícula del proceso de descomposición durante el reflujó hacia la laguna es menor. El enfoque de ecosistema y la estrategia metodológica de incluir en un mismo estudio el análisis de los almacenes y flujos de carbono de bosques de manglar utilizado en este estudio permite observar la manera en la que se conectan estos dos componentes del ciclo del carbono en este manglar de franja.

La concentración de carbono total (CT) en la descomposición de *R. mangle* muestra disminución inicial en las primeras semanas, la cual ocurre por la lixiviación de compuestos solubles como taninos que representan de 5% a 6% de hojas senescentes y carbohidratos no estructurales como azúcares y almidones, los cuales pueden ser fácilmente utilizados por microorganismos (Benner, Peele y Hodson, 1986; Mfilinge, Atta y Tsuchiya, 2002). En este estudio, posterior a la disminución de la concentración de CT, hubo un incremento en ambas zonas y en diferentes épocas, lo cual se debió probablemente a la

lenta degradación de carbohidratos estructurales como lignina y celulosa, los cuales constituyen la mayor fracción de la biomasa de la hojarasca en descomposición y tienden a ser muy resistentes, y a la incorporación de carbono de bacterias y hongos que contribuyen a largo plazo a la descomposición total e incorporación a los sedimentos del humus formado (Mfilinge *et al.*, 2002, Teutli-Hernández 2017).

CONCLUSIONES

El manglar de franja de Celestún, que se desarrolla en el escenario geomorfológico de laguna costera cárstica y que está sometido al gradiente de salinidad, presenta variaciones en la estructura de la vegetación. En la zona interna hay árboles más altos (11 m) y domina *L. racemosa*, mientras que en la zona de la boca los árboles son de menor altura (8 m) y domina *A. germinans*. Sin embargo, la caída de hojarasca no presentó diferencias significativas entre zonas, pero sí entre temporadas, sugiriendo que la variabilidad estacional de la caída de hojarasca está relacionada con el contenido de nutrientes en los sedimentos modulado por aportación de agua de marea o subterránea.

Al situarse en la zona de conexión de la laguna con el mar, la zona de la boca está más expuesta a la influencia del flujo-reflujo de la marea. Esto favorece que el remanente de biomasa por descomposición sea menor, tal vez por exportación y por estar más tiempo en condiciones secas que aceleran la pérdida de biomasa. Lo anterior se refleja en un menor almacén de carbono en los sedimentos respecto a los resultados de la zona interna. Esta última presenta menor salinidad intersticial como resultado de las descargas de agua subterránea, favoreciendo mejor estructura de la vegetación, mayor caída de hojarasca y menores tasas de descomposición de este material, dando como resultado mayor almacén de carbono aéreo y subterráneo. En este estudio se observó una conexión importante de la hidrología, a través de la salinidad intersticial, con los flujos y almacenes de carbono en estos bosques de manglar de franja. Es probable

que variaciones en el clima a través de los patrones de precipitación que influyen en los gradientes de salinidad de los ecosistemas costeros puedan provocar variaciones en el ciclo de carbono de estos bosques.

RECONOCIMIENTOS


Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por el proyecto 254175, y beca doctoral de Andrea Camacho. Al Laboratorio de Producción Primaria del Cinvestav por el apoyo en campo y laboratorio.

REFERENCIAS

- Adame, M. F., & Lovelock, C. E. (2011). Carbon and nutrient exchange of mangrove forests with the coastal ocean. *Hydrobiologia*, 663(1), 23-50. doi: 10.1007/s10750-010-0554-7
- Adame, M. F., Zaldívar-Jiménez, A., Teutli, C., Caamal, J. P., Andueza, M. T., López-Adame, H., Cano, R., Hernández-Arana, H., Torres-Lara, R., & Herrera-Silveira, J. A. (2013). Drivers of mangrove litterfall within a karstic region affected by frequent hurricanes. *Biotropica*, 45(2), 147-154. doi: 10.1111/btp.12000
- Aké-Castillo, J. A., Vázquez, G., & López-Portillo, J. (2006). Litterfall and decomposition of *Rhizophora mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*, 559(1), 101-111. doi: 10.1007/s10750-010-0554-7
- Alongi, D. M., & Brinkman, R. (2011). Hydrology and biogeochemistry of mangrove forests. In D. F. Levia, D. Carlyle-Moses, & T. Tanaka (Eds.), *Forest Hydrology and Biogeochemistry: Synthesis of Past Research and Future Directions* (pp. 203-219). Dordrecht: Springer Netherlands. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-1363-5_10
- Benner, R., Peele, E. R., & Hodson, R. E. (1986). Microbial utilization of dissolved organic matter from leaves of the red mangrove, *Rhizophora mangle*, in the Fresh Creek estuary, Bahamas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 23(5), 607-619. doi: 10.1016/0272-7714(86)90102-2
- Boto, K. G., & Wellington, J. T. (1983). Phosphorus and nitrogen nutritional status of a northern Australian mangrove forest. *Marine Ecology-Progress Series*, 11(1), 63-69. DOI:10.3354/MEPS011063
- Bouillon, S., Borges, A. V., Castañeda-Moya, E., Diele, K., Dittmar, T., Duke, N. C., Kristensen, E., Lee, S. Y., Marchand, C., Middelburg, J. J., Rivera-Monroy, V. H., Smith III, T. J., & Twilley, R. R. (2008). Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(2), 1-12. doi:10.1029/2007GB003052.
- Bouillon, S., Koedam, N., Raman, A., & Dehairs, F. (2002). Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. *Oecologia*, 130(3), 441-448. doi: 10.1007/s004420100814
- Camilleri, J. C. (1992). Leaf-litter processing by invertebrates in a mangrove forest in Queensland. *Marine Biology*, 114(1), 139-145. doi: 10.1007/BF00350863
- Casares-Salazar, R., & Mariño-Tapia, I. (2016). Influence of the remote forcing and local winds on the barotropic hydrodynamics of an elongated coastal lagoon. *Journal of Coastal Research*, 32(1), 116-130. doi: 10.2112/JCOASTRES-D-14-00146.1
- Castañeda-Moya, E., Twilley, R. R., Rivera-Monroy, V. H., Marx, B. D., Coronado-Molina, C., & Ewe, S. M. L. (2011). Patterns of root dynamics in mangrove forests along environmental gradients in the Florida Coastal Everglades, USA. *Ecosystems*, 14(7), 1178-1195. doi: 10.1007/s10021-011-9473-3
- Chale, F. M. M. (1993). Degradation of mangrove leaf litter under aerobic conditions. *Hydrobiologia*, 257(3), 177-183. doi: 10.1007/BF00765010
- Cintrón, G., Lugo, A. E., Pool, D. J., & Morris, G. (1978). Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, 10(2), 110-121. doi: 10.2307/2388013
- Coronado-Molina, C., Alvarez-Guillen, H., Day, J. W., Reyes, E., Pérez, B. C., Vera-Herrera, F., & Twilley, R. (2012). Litterfall dynamics in carbonate and deltaic mangrove ecosystems in the Gulf of Mexico. *Wetlands Ecology and Management*, 20(2), 123-136. doi: 10.1007/s11273-012-9249-3
- Davis, S. E., & Childers, D. L. (2007). Importance of water source in controlling leaf leaching losses in a dwarf red



- mangrove (*Rhizophora mangle* L.) wetland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71(1), 194-201. doi: 10.1016/j.ecss.2006.07.010
- Davis, S. E., Corronado-Molina, C., Childers, D. L., & Day, J. W. (2003). Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic Botany*, 75(3), 199-215. doi: 10.1016/S0304-3770(02)00176-6
- Day, J. W., Conner, W. H., Ley-Lou, F., Day, R. H., & Machado-Navarro, A. (1987). The productivity and composition of mangrove forests, Laguna de Terminos, Mexico. *Aquatic Botany*, 27(3), 267-284. doi: 10.1016/0304-3770(87)90046-5
- Day, J. W., Coronado-Molina, C., Vera-Herrera, F. R., Twilley, R., Rivera-Monroy, V. H., Alvarez-Guillen, H., Day, R., & Conner, W. (1996). A 7 year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquatic Botany*, 55(1), 39-60. doi: 10.1016/0304-3770(96)01063-7
- Donato, D. C., Kauffman, J. B., Murdiyarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., & Kanninen, M. (2011). Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience*, 4(5), 293-297. doi: 10.1038/ngeo1123
- Feller, I. C. (1995). Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). *Ecological Monographs*, 65(4), 477-505. doi: 10.2307/2963499
- García, E., & Mosiño, P. (1992). *Los climas de México* (Vol. 2). México, D. F.: Instituto de Geografía, UNAM.
- Herrera-Silveira, J. A. (1994). Spatial heterogeneity and seasonal patterns in a tropical coastal lagoon. *Journal of Coastal Research*, 10(3), 738-746. <https://www.jstor.org/stable/4298266>
- Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Pidgeon, E., y Telszewski, M. (Eds.). (2014). Coastal blue carbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrasses. Arlington, Virginia, USA: Conservation International/Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO/International Union for Conservation of Nature.
- Kathiresan, K., & Bingham, B. L. (2001). Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Advances in Marine Biology*, 40, 81-251. doi: 10.1016/S0065-2881(01)40003-4
- Kauffman, J. B., & Donato, D. (2012). *Protocols for measurement, monitoring and reporting structure, biomass and carbon stocks in mangrove forest*. Working Paper 86. Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Kauffman, J. B., Donato, D., & Adame, M. F. (2013). *Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares. Documento de Trabajo 117*. Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Lee, S. Y. (1990). Primary productivity and particulate organic matter flow in an estuarine mangrove-wetland in Hong Kong. *Marine Biology*, 106(3), 453-463. doi: 10.1007/BF01344326
- Li, T., & Ye, Y. (2014). Dynamics of decomposition and nutrient release of leaf litter in *Kandelia obovata* mangrove forests with different ages in Jiulongjiang Estuary, China. *Ecological Engineering*, 73, 454-460. doi: 10.1016/j.ecoeng.2014.09.102
- Mackey, A. P., & Smail, G. (1996). The decomposition of mangrove litter in a subtropical mangrove forest. *Hydrobiologia*, 332(2), 93-98. doi: 10.1007/BF00016688
- Méndez-Alonzo, R., López-Portillo, J., & Rivera-Monroy, V. H. (2008). Latitudinal variation in leaf and tree traits of the mangrove *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) in the central region of the Gulf of Mexico. *Biotropica*, 40(4), 449-456. doi: 10.1111/j.1744-7429.2008.00397.x
- Mfilinge, P., Atta, N., & Tsuchiya, M. (2002). Nutrient dynamics and leaf litter decomposition in a subtropical mangrove forest at Oura Bay, Okinawa, Japan. *Trees*, 16(2-3), 172-180. doi: 10.1007/s00468-001-0156-0
- Middleton, B. A., & McKee, K. L. (2001). Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests. *Journal of Ecology*, 89(5), 818-828. doi: 10.1046/j.0022-0477.2001.00602.x
- Perry, E., Marín, L., McClain, J., & Velázquez, G. (1995). Ring of cenotes (sinkholes), northwest Yucatan, Mexico: its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulub impact crater. *Geology*, 23(1),

- 17–20 doi: 10.1130/0091-7613(1995)023<0017:ROCSN Y>2.3.CO;2
- Pool, D. J., Snedaker, S. C., & Lugo, A. E. (1977). Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. *Biotropica*, 9(3), 195-212. doi: 10.2307/2387881
- Prescott, C. E. (2010). Litter decomposition: What controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 101, 133–149. doi: 10.1007/s10533-010-9439-0
- Robertson, A. I., & Duke, N. C. (1987). Insect herbivory on mangrove leaves in North Queensland. *Austral Ecology*, 12(1), 1-7. doi: 10.1111/j.1442-9993.1987.tb00921.x
- Santini, N. S., Reef, R., Lockington, D. A., & Lovelock, C. E. (2015). The use of fresh and saline water sources by the mangrove *Avicennia marina*. *Hydrobiologia*, 745(1), 59-68. doi: 10.1007/s10750-014-2091-2
- Shunula, J. P., & Whittick, A. (1999). Aspects of litter production in mangroves from Unguja Island, Zanzibar, Tanzania. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49(1), 51–54. doi: 10.1016/S0272-7714(99)80008-0
- Teutli-Hernández, C. (2017). *Una aproximación a la integración de escalas ecológicas para la restauración de ecosistemas de manglar*. Tesis de doctorado, Universidad de Barcelona, Barcelona, España.
- Twilley, R. R. (1985). The exchange of organic carbon in basin mangrove forests in a southwest Florida estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 20(5), 543-557. doi: 10.1016/0272-7714(85)90106-4
- Twilley, R. R. (1995). Properties of mangrove ecosystems related to the energy signature of coastal environments. Chapter 7. En Charles A. S. Hall, (Ed.), *Maximum power: The ideas and Applications of H. T. Odum*. (pp. 43-62). Colorado: University Press of Colorado.
- Twilley, R. R., & Chen, R. (1998). A water budget and hydrology model of a basin mangrove forest in Rookery Bay, Florida. *Marine and Freshwater Research*, 49(4), 309-323. doi: 10.1071/MF97220
- Twilley, R. R., & Day, J. W. (1999). The productivity and nutrient cycling of mangrove, ecosystem. En A. Yáñez-Arancibia, & A. L. Lara-Domínguez (Eds.), *Ecosistemas de Manglar en América Tropical* (pp. 127-152). USA: Instituto de Ecología/UICN/ORMA/NOAA/NMFS.
- Utrera-López, M. E., & Moreno-Casasola, P. (2008). Mangrove litter dynamics in la Mancha Lagoon, Veracruz, Mexico. *Wetlands Ecology and Management*, 16(1), 11-22. doi: 10.1007/s11273-007-9042-x
- Woodroffe, C. D. (1983). Development of mangrove forests from a geological perspective. En H. J. Teas (Ed.), *Biology and ecology of mangroves* (pp. 1–17). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: 10.1007/978-94-017-0914-9_1
- Manuscrito recibido el 28 de agosto de 2018
 Aceptado el 20 de octubre de 2020
 Publicado el 29 de octubre de 2021
- Este documento se debe citar como:
- Camacho-Rico, A., Herrera-Silveira, J., Caamal-Sosa, J. P., & Teutli-Hernández, C. (2021). Influencia de la salinidad en el almacén y flujos de carbono en manglares de franja de una zona cárstica. *Madera y Bosques*, 27(4), 2742426. doi: 10.21829/myb.2021.2742426
-  *Madera y Bosques*, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.



Riqueza de especies y tipos funcionales: su relación en bosques de oyamel del Monte Tláloc, Estado de México

Species richness and functional types: their relation in sacred-fir forests of Mount Tlaloc, Mexico State

Cristóbal Sánchez-Sánchez¹, Fernando Paz-Pellat^{2*}, Patricia Hernández-de la Rosa¹, Alma Velázquez-Rodríguez³,
Heike Vibrans⁴, Jesús Vargas-Hernández¹, Juan Ignacio Valdez-Hernández¹ y J. René Valdez-Lazalde¹

¹ Colegio de Postgraduados. Postgrado en Ciencias Forestales. *Campus* Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

³ Universidad Autónoma del Estado de México. *Campus* El Cerrillo. Facultad de Ciencias. Estado de México.

* Autor de correspondencia: ferpazpel@gmail.com

² GRENASER, Colegio de Postgraduados. *Campus* Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

⁴ Colegio de Postgraduados. *Campus* Montecillo. Postgrado en Botánica. Montecillo, Estado de México, México.

RESUMEN

La diversidad de plantas vasculares está relacionada con la productividad y resiliencia de los bosques, por lo tanto, el desarrollo de indicadores para su caracterización es fundamental. La riqueza de especies vasculares (S) ha mostrado ser un buen indicador de la diversidad de otros grupos biológicos. Asimismo, se ha propuesto que la riqueza de tipos funcionales de plantas (S_g), se correlaciona significativamente con la riqueza de especies y, por lo tanto, puede ser usada como un indicador sustituto. En este trabajo se analiza la relación riqueza-área de muestreo (A), con bases teóricas y datos empíricos para proponer un marco teórico generalizado de las relaciones entre los parámetros de las curvas: $S-A$, S_g-A y $S-S_g$. Se evalúa el modelo potencial y el logarítmico de las curvas de acumulación riqueza-área de especies de plantas vasculares y tipos funcionales, estos últimos caracterizados mediante una clasificación basada en 36 atributos funcionales en 15 sitios de muestreo de 1000 m² en bosques de oyamel del Monte Tláloc, Estado de México. Los resultados muestran estimaciones de riqueza equiparables con las mediciones directas usando solamente un tipo de riqueza para estimar el otro. Esto puede simplificar considerablemente la obtención de indicadores de diversidad en inventarios de plantas vasculares.

PALABRAS CLAVE: *Abies religiosa*, espacios paramétricos, estimaciones simplificadas, indicadores de diversidad, relación de exponentes.

ABSTRACT

The diversity of vascular plants is related to the productivity and resilience of forests, and therefore, the development of indicators for its characterization is fundamental. The richness of vascular species (S) has been shown to be a good indicator of other biological groups diversity. It has also been proposed that the type of functional plant richness (S_g) significantly correlates with the species richness and, therefore, can be used as a substitute indicator. This paper analyzes the relationship between richness and sampling area (A), with theoretical and empirical data, to propose a generalized theoretical framework of the relations between the parameters of the curves: $S-A$, S_g-A and $S-S_g$. The power and logarithmic models of functional vascular plant types and richness-area accumulation curves are assessed, characterizing functional types through a classification based on 36 functional attributes, in 15 sampling sites of 1000 m² in the sacred-fir forests of Mount Tlaloc, State of Mexico. Results show richness estimates comparable with the direct measurements, obtained by using only one type of richness to estimate the other. This can greatly simplify the implementation of diversity indicators in vascular plant surveys.

KEYWORDS: *Abies religiosa*, parameter spaces, simplified estimates, diversity indicators, relations among exponents.

Introducción

La conservación e incremento de la biodiversidad es uno de los objetivos de la Convención sobre la Diversidad Biológica (CBD, por sus siglas en inglés), dentro del marco de la Organización de las Naciones Unidas (United Nations, *Treaty Series* [UNTC] 1992; Cooper y Noonan-Mooney, 2013). La CBD propone el uso de indicadores para evaluar la biodiversidad y revisar el cumplimiento de sus metas (Convention on Biological Diversity [CBD] 2010). El concepto de biodiversidad es muy amplio para su implementación práctica en la gestión de recursos naturales y marcos regulatorios (Noss, 1990), por ello es necesario el desarrollo de indicadores costo-efectivos, coherentes con lo que se busca evaluar, ya que su selección tiene consecuencias preponderantes en los resultados (Dobson, 2005; Mace y Baillie, 2007).

La diversidad vegetal de los bosques, representada por el número de especies (riqueza), está relacionada con la productividad forestal y su valor para la conservación (Thompson, Mackey, McNulty y Mosseler, 2009; Liang *et al.*, 2016), por esta razón es importante caracterizarla adecuadamente. El uso de grupos de especies como indicadores para evaluar en forma indirecta la diversidad de otros grupos biológicos es común (Lewandowski, Noss y Parsons 2010; Lindenmayer y Likens, 2011) y debe basarse en el conocimiento de sus relaciones ecológicas, sin embargo, generalmente las aproximaciones obtenidas son insuficientes (Saetersdal y Gjerde, 2011; Gao, Nielsen y Hedblom, 2015). Se considera que las evaluaciones indirectas de diversidad a través de riqueza de especies con una efectividad mayor a 50% son aceptables (Lewandowski *et al.*, 2010).

El extenso uso de la riqueza de plantas vasculares (S) como indicador de la diversidad general de un área determinada se debe, entre otras cosas, a que son relativamente fáciles de medir, constituyen la mayor parte de la biomasa forestal, generan hábitat para otros organismos y se relacionan ecológicamente con diversos grupos biológicos (Santi *et al.*, 2010; Lindenmayer y Likens, 2011; Gao *et al.*, 2015). Adicionalmente, las especies vasculares tienen una extensa variedad de mecanismos de respuesta al

ambiente, de modo que es posible analizar su distribución en términos de factores ambientales a partir de la medición de sus atributos morfológicos y fisiológicos (Dumortier *et al.*, 2002; Ohlemüller *et al.*, 2004).

La riqueza de plantas vasculares (en términos de presencia-ausencia, no de abundancia), es uno de los indicadores más usados en las evaluaciones de diversidad de bosques y otros tipos de vegetación (National Research Council [NRC] 2000; Newton y Kapos, 2002). La distribución de estas especies (totales y nativas), bajo diferentes usos del suelo, se utiliza para calcular índices y analizar el efecto del cambio de uso de suelo, usualmente tomando como referencia la vegetación sucesionalmente madura (NRC, 2000; Croezen, Bergsma, Clemens, Sevenster y Tulleners, 2011).

Specht (1972) teorizó condiciones de equilibrio (etapa sucesional madura) de la vegetación en función de un equilibrio dinámico entre la demanda evaporativa de la atmósfera y la disponibilidad de agua del suelo. En la vegetación en equilibrio, la región climática (temperatura media y número de meses de crecimiento de la vegetación) y las condiciones de equilibrio dinámico son representadas por un coeficiente evaporativo k , y la riqueza de especies está relacionada en forma exponencial con dicho coeficiente (Specht y Specht, 1989 y 1993).

Dado que k se relaciona linealmente con la cobertura proyectiva foliar (Specht, 1972), la riqueza también se correlaciona con otros componentes del ecosistema. Por ejemplo, la riqueza de plantas vasculares (S) en sitios de vegetación en equilibrio, ha mostrado correlaciones con la riqueza de anfibios, serpientes, lagartijas, aves y pequeños mamíferos (Specht, 1994, 2012, Specht y Specht, 2013), por lo tanto, el número de especies vasculares puede considerarse como un buen indicador de la diversidad en general. Sin embargo, se ha argumentado que la riqueza de especies por sí misma no influye directamente en respuestas dinámicas de la vegetación a cambios ambientales, como lo hacen los grupos o tipos funcionales (Phillips, Hall, Gentry, Sawyer y Vásquez, 1994; Tilman, Knops, Wedin y Reich, 2002), entendidos como conjuntos de organismos que comparten ciertas características morfoló-



gicas, fisiológicas y adaptativas, de respuesta al ambiente, independientemente de su afinidad taxonómica (Díaz y Cabido, 2001).

La clasificación de tipos funcionales depende del objetivo, escala y proceso ecosistémico o factor ambiental de interés (Gitay y Noble, 1977; Lavorel, McIntyre, Landsberg y Forbes, 1997), pero en general, los tipos funcionales de plantas son aquellos que responden de manera similar al ambiente o tienen efectos similares en el funcionamiento del ecosistema (Smith *et al.*, 1993; Shugart, 1996; Gitay y Noble, 1997; Díaz y Cabido, 2001).

Un método de clasificación de tipos funcionales adecuado para inventarios es el propuesto por Gillison (Gillison, 1981; Gillison y Carpenter, 1997; Gillison, 2002; Gillison, 2006), ya que caracteriza a las especies de manera sencilla y práctica, en función de atributos de la estructura fotosintética (tamaño e inclinación de las hojas, clorotipo y tipo de hoja) y de la estructura vascular de soporte (forma de vida y tipo de raíz). La riqueza de tipos funcionales (S_g) evalúa la redundancia funcional de las plantas vasculares en la vegetación. Gillison *et al.* (2003; 2013) mostraron que la relación S/S_g se asocia con la riqueza de especies de termitas, aves y escarabajos (Gillison y Liswanti, 2004), así como con el carbono de la biomasa aérea (Gillison *et al.*, 2003; Gillison y Liswanti, 2004), aun cuando esta última relación muestra una saturación de S/S_g (después de un umbral).

La diversidad funcional tiene distintas métricas, de manera que no todas sus evaluaciones se correlacionan con la riqueza de especies (Díaz y Cabido, 2001; Hooper *et al.*, 2005), en cuanto a la riqueza de tipos funcionales de plantas, se ha documentado una relación casi lineal con la riqueza de especies e independiente del área de muestreo que podría permitir estimar S cuando se conoce S_g (Gillison, 2016). La evaluación de la diversidad forestal requiere del uso de indicadores que caractericen los atributos primarios de composición, estructura y función de las plantas (Franklin, 1988; Noss, 1990). En este sentido, la riqueza de especies (S) evalúa la composición, la riqueza de tipos funcionales (S_g) es una métrica de la función, y la razón

S/S_g evalúa, indirectamente, la estructura de los bosques (Gillison, 2016).

Los indicadores de diversidad son dependientes del área del muestreo (Rosenzweig, 1995), por lo tanto, es fundamental caracterizar las relaciones riqueza-área ($S-A$). Asimismo, la riqueza de tipos funcionales varía en función de la superficie muestreada (Gillison, 2002). Es por esto que la relación riqueza-área ha sido considerada como una de las pocas reglas generales en ecología (Schoener, 1976; Lawton, 1999; Lomolino, 2000) y ha sido aplicada en la evaluación del efecto de la pérdida de área (hábitat) por cambios de uso del suelo, así como en estimaciones de riqueza y extinción de especies (Tilman y Lehman, 1997; Tilman, May, Lehman y Nowak, 1994; Brooks *et al.*, 2001; Pereira y Daily, 2006; Koh y Ghazoul, 2010; Rybicki y Hansi, 2013), particularmente en relación con el diseño de reservas ecológicas o áreas naturales protegidas (Tjørve, 2010).

OBJETIVOS

Esta investigación, desarrollada en bosques de oyamel en el Estado de México, tiene como objetivo evaluar el uso de la riqueza de tipos funcionales de plantas vasculares como un indicador de la riqueza de especies en diferentes escalas espaciales, mediante un marco teórico basado en matemáticas sólidas. Con base en los antecedentes teóricos presentados, se plantea que la relación de los parámetros de las correlaciones entre tipos funcionales, especies y áreas, permitirá cálculos de riqueza comparables con los ejercicios directos de medición, que permitirá simplificar el problema de estimaciones a escala.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fundamento teórico

Modelos de la relación riqueza de especies-área (S-A) y sus ajustes estadísticos

El número de especies vasculares varía en función del área (A) de muestreo (Rosenzweig, 1995) (Fig. 1), y la relación

riqueza-área (S-A) puede obtenerse mediante diferentes esquemas de muestreo, como los anidados, contiguos, los no contiguos, islas, entre otros (Scheiner, 2003), por lo tanto, de acuerdo con el método de muestreo se pueden obtener patrones que son producto del método o no tienen bases sólidas (Drakare, Lennon y Hillebrand, 2006; Palmer, McGlenn y Fridley, 2008; Dengler, 2008; Smith, 2010). De acuerdo con estas consideraciones, los siguientes análisis se basan en modelos de la relación S-A para el caso de muestreos anidados.

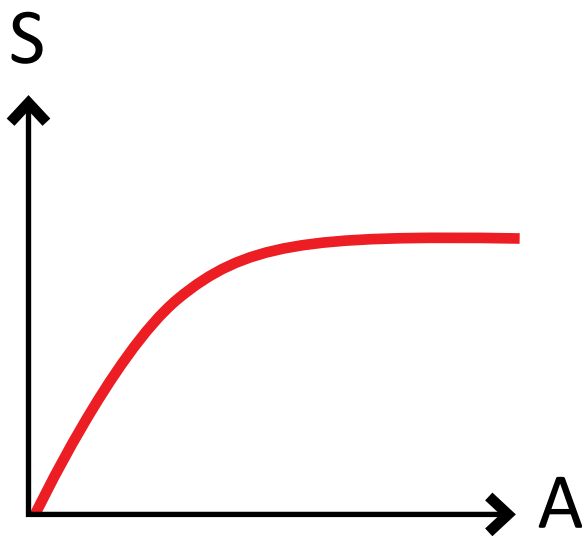


FIGURA 1. Relación riqueza de especies (S)-área (A).

Existen muchas propuestas matemáticas para explicar la relación S-A (Tjørve, 2003; Scheiner, 2003; Dengler, 2009; Tjørve, 2009), las cuales pueden clasificarse en dos grupos: sin asintota y con asintota (Lomolino, 2000 y 2001). Los modelos asintóticos (sigmoides) han sido severamente criticados (Williamson, Gaston y Lonsdale, 2001 y 2002) por tener un soporte matemático débil (Triantis, Guilhaumon y Whittaker, 2012), por esta razón se ha recomendado el uso de modelos convexos como alternativa (p. ej. el potencial y el logarítmico).

Se han analizado los modelos que mejor se ajustan a datos experimentales (Connor y McCoy, 1979; Dengler, 2009, Triantis *et al.*, 2012), y los más adecuados han sido

el potencial (Arrhenius, 1921; Preston, 1962) y el logarítmico (Gleason, 1922; Hopkins, 1955):

$$S = cA^z \quad (1)$$

$$S = c + z \ln(A) \quad (2)$$

El modelo potencial, ecuación (1), tiene intersección en (0, 0), a diferencia del modelo logarítmico con intersección en un valor negativo ($c < 0$, generalmente), definiendo un área crítica ($A > 0$) para la existencia de una sola especie (Lomolino, 2001). El modelo logarítmico se usó comúnmente en el pasado (p. ej. Specht y Specht, 1989), pero el modelo potencial se popularizó bajo la hipótesis de equilibrio (Preston, 1962; MacArthur y Wilson, 1967) de la teoría de biogeografía de islas, que sugiere que la biota de cualquier isla es un equilibrio dinámico entre la inmigración de nuevas especies y las tasas de extinción.

Se han evaluado diferentes explicaciones acerca del uso de los modelos S-A, principalmente el potencial, por diferentes autores (Connor y McCoy, 1979; McGuinness, 1984; Turner y Tjørve, 2005) sin mostrar explicaciones satisfactorias para las hipótesis específicas, de manera que se requieren argumentos multifactoriales para explicar los patrones encontrados y para justificar la omisión de otros modelos (Dengler, 2008; Smith, 2010).

El modelo potencial generalmente se ajusta mediante el uso de una transformación logarítmica:

$$\ln(S) = \ln(c) + z \ln(A) \quad (3)$$

El coeficiente de determinación (R^2) de la regresión lineal del modelo potencial de la ecuación (3), es diferente del que se obtiene al ajustar directamente el modelo de la ecuación (1) ajustado por regresión no lineal (Loehle, 1990; Cresswell, Vidal-Martinez y Crichton, 1995; Dengler, 2009); es por esto que no debe usarse para seleccionar un modelo de la relación S-A. El uso de ajustes por



regresión lineal ordinaria para la ecuación (3) genera estimaciones sesgadas en relación a la media (Baskerville, 1972; Wright, 1981; Sprugel, 1983; McGuinness, 1984).

Para corregir el sesgo de la transformación logarítmica, bajo el supuesto de varianza constante de la variable transformada $S' = \ln(S)$, el modelo puede ponerse como:

$$\ln(S) = S' = \ln(c) + z\ln(A) + \varepsilon \quad (4)$$

donde el error ε se distribuye normalmente:

$$\varepsilon \sim N(0, \sigma^2) \quad (5)$$

con media cero y varianza del error (error estándar residual o EER) se define por:

$$\sigma^2 = \frac{1}{n-p} \sum_{i=1}^n (S'_i - \hat{S}'_i)^2 \quad (6)$$

donde

\hat{S}'_i es el valor estimado

S'_i el valor medido

n el número de datos

p el número de parámetros del modelo ($p = 2$)

Las estimaciones de S , corregidas por el sesgo, están dadas por (Baskerville, 1972):

$$\hat{S}_i = cA_i^z \exp\left(\frac{\sigma^2}{2}\right) \quad (7)$$

El término exponencial de la ecuación (7) es el factor de corrección (FC) que debe usarse para corregir el sesgo de usar la transformación logarítmica de la ecuación (1) para los ajustes por regresión lineal.

Adicionalmente al uso del coeficiente de determinación en el espacio aritmético (no el logarítmico), el ajuste estadístico de los modelos puede hacerse mediante la raíz del error cuadrático medio (RECM):

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\hat{S}_i - S_i)^2} \quad (8)$$

Patrones de la relación de los parámetros del modelo potencial y logarítmico

La interpretación de los parámetros c y z del modelo potencial ha sido materia de discusión en la literatura (Gould, 1979; Connor y McCoy, 1979). El parámetro z , estable a escala (cambio de las unidades de medición), se ha discutido como función del coeficiente de determinación y la razón de las desviaciones estándar de S y A , demostrando que para un coeficiente de determinación fijo, z depende de la razón de las desviaciones estándar (Connor y McCoy, 1979). Otras interpretaciones de z son dependientes de las hipótesis usadas, donde la de equilibrio plantea un valor “canónico” (Preston, 1962), que generalmente no es constante en los ajustes aplicados para plantas (Sala *et al.*, 2005). El parámetro c generalmente se interpreta como parte del ajuste estadístico, dependiente de las unidades de medición usadas (Connor y McCoy, 1979; Gould, 1979).

Paz-Pellat, Odi-Lara, Cano-González, Bolaños-González y Zarco-Hidalgo (2009) demostraron que si las relaciones S - A se interceptan en un punto común, los parámetros de las rectas están relacionadas linealmente en el espacio log-log del modelo potencial (transformado a lineal) o el logarítmico del modelo logarítmico (transformado a lineal), entre sitios de distintas poblaciones de un mismo tipo de vegetación (Fig. 2).

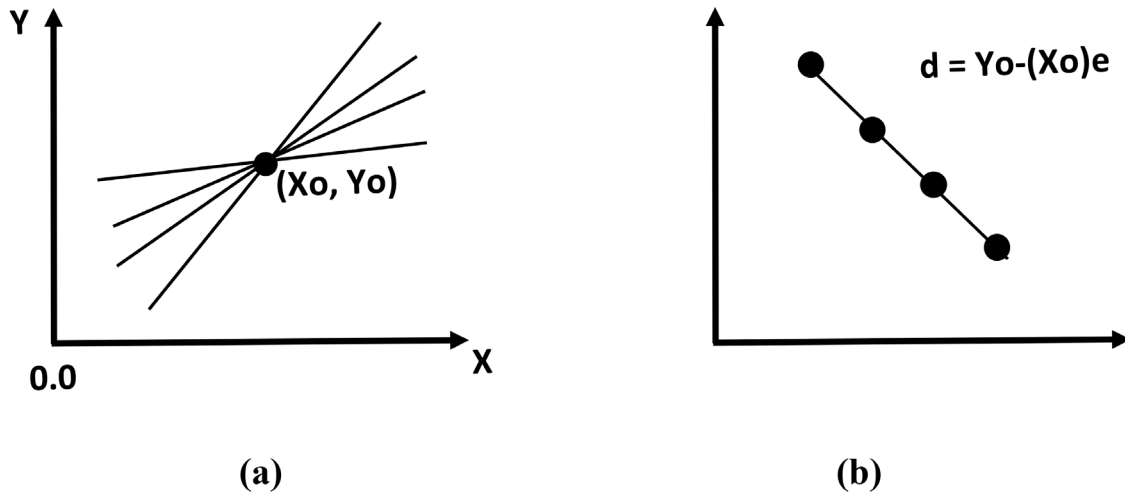


FIGURA 2. Relación entre los parámetros d y e , (a) líneas rectas que se interceptan en el punto (X_o, Y_o) y (b) relación lineal entre d y e .

Las variables Y y X representan cualquier tipo de transformación que haga lineales los modelos.

En el modelo potencial, los parámetros se relacionan por (Lumer, 1936):

$$\ln(c) = \ln(S_o) - \ln(A_o)z \quad (9)$$

donde $\ln(A_o)$ y $\ln(S_o)$ representan el punto de intersección de las líneas rectas en el espacio transformado logarítmicamente.

Para el modelo logarítmico, los parámetros están relacionados por:

$$c = S_o - \ln(A_o)z \quad (10)$$

donde $\ln(A_o)$ y S_o representan el punto de intersección de las líneas rectas en el espacio $\ln(A)$ - S .

La relación inversa entre d y e (c y z) (Fig. 2b) es para el caso de que la intersección de las líneas rectas cumpla $X_o > 0$, $\ln(X_o) > \ln(1)$, en caso contrario la relación es directa (White y Gould, 1965).

La relación lineal entre los parámetros del modelo potencial y logarítmico (después de sus transformaciones a patrones lineales) (Fig. 2b), para el caso de que la inter-

sección no sea en un punto común sino en una zona común, entonces la relación lineal tiene variaciones ($R^2 < 1.0$), dependientes del tamaño de la zona de intersección (Lumer, Anderson y Hersh, 1942).

La interpretación del parámetro c del modelo potencial (c_i , c inicial con la unidad de medida usada) puede efectuarse si se utiliza un factor de escala q para la variable A (área):

$$S = c_i \left(\frac{A}{q}\right)^z = \left(\frac{c_i}{q^z}\right) A^z \quad (11)$$

Así, en un ajuste estadístico para estimar los parámetros c_i y z usando unas unidades de medición dadas para el área de muestreo (p.ej. m^2), si se transforman las unidades a (A/q) con $q > 1$, entonces el valor de c varía en función del valor inicial c_i , q y z , relación entre paréntesis de la ecuación (11) más a la derecha. Esta transformación puede usarse para mejorar la relación entre los parámetros c y z del conjunto de líneas rectas, haciendo que la intersección se aleje cada vez más del origen, 0 o $\ln(1)$.

El caso del modelo logarítmico se desarrolla de la siguiente manera:



$$S = c_i + z \ln\left(\frac{A}{q}\right) = [c_i - z \ln(q)] + z \ln(A) \quad (12)$$

donde el parámetro c depende del valor inicial c_i , q y z ; y al igual que en el caso del modelo potencial, el valor de q puede usarse para mejorar la relación entre los parámetros c y z .

Relación entre S y S_g y sus patrones matemáticos

Para establecer la relación entre S y S_g en el modelo potencial, es necesario definir las funciones riqueza-área para especies (S - A) y tipos funcionales (S_g - A):

$$S = cA^z \quad (13)$$

$$S_g = c_g A^{z_g} \quad (14)$$

Al despejar A en ambas ecuaciones, e igualarlas, se obtiene:

$$S = \left(\frac{c}{c_g^{z/z_g}}\right) S_g^{z/z_g} \quad (15)$$

Para el caso de las relaciones S - A y S_g - A , en donde líneas rectas (espacio log-log) se intersectan en un punto o zona común, se tiene:

$$\ln(c) = \ln(A_0) - \ln(S_0) z \quad (16)$$

$$\ln(c_g) = \ln(A_0) - \ln(S_{g0}) z_g \quad (17)$$

En el caso de la relación S - S_g , se obtiene:

$$\ln\left(\frac{c}{c_g^{z/z_g}}\right) = \ln(S_0) - \ln(S_{g0}) \left(\frac{z}{z_g}\right) \quad (18)$$

La ecuación (18) puede simplificarse para establecer las relaciones entre los parámetros:

$$z = \left[\frac{\ln(S_0) - \ln(c)}{\ln(S_{g0}) - \ln(c_g)}\right] z_g \quad (19)$$

$$\ln(c) = \left[\ln(S_0) - \ln(S_{g0}) \left(\frac{z}{z_g}\right)\right] + \left(\frac{z}{z_g}\right) \ln(c_g) \quad (20)$$

$$\ln(c) = \ln(S_0) + \left[\frac{\ln(c_g) - \ln(S_{g0})}{z_g}\right] z \quad (21)$$

$$\ln(c_g) = \ln(S_{g0}) + \left[\frac{\ln(c) - \ln(S_0)}{z}\right] z_g \quad (22)$$

Una alternativa para evitar despejar A en las ecuaciones (13) y (14) es plantear las relaciones riqueza-área como:

$$A = aS^b \quad (23)$$

$$A = a_g S_g^{b_g} \quad (24)$$

Igualando las ecuaciones se obtiene:

$$S = \left(\frac{a_g}{a}\right)^{1/b} S_g^{b_g/b} \quad (25)$$

La intersección de las líneas rectas de A - S y A - S_g en el espacio transformado está dada por:

$$\ln(a) = \ln(A_0) - \ln(S_0) b \quad (26)$$

$$\ln(a_g) = \ln(A_0) - \ln(S_{g0}) b_g \quad (27)$$

Para el caso de la relación S - S_g , se obtiene:

$$\ln\left(\frac{a_g}{a}\right)^{1/b} = \ln(S_0) - \ln(S_{g0}) \left(\frac{b_g}{b}\right) \quad (28)$$

La ecuación (28) puede simplificarse para establecer las relaciones entre los parámetros:

$$b = \left[\frac{\ln(a_g) - \ln(a)}{\ln(S_0)}\right] + \left[\frac{\ln(S_{g0})}{\ln(S_0)}\right] b_g \quad (29)$$

$$\ln(a) = [\ln(S_{g0})b_g - \ln(S_0)b] + \ln(a_g) \quad (30)$$

$$\ln(a) = [\ln(a_g) + b_g \ln(S_{g0})] - \ln(S_0)b \quad (31)$$

$$\ln(a_g) = [\ln(a) + b \ln(S_0)] - \ln(S_{g0})b_g \quad (32)$$

Ahora bien, en el caso del modelo logarítmico, los desarrollos son similares al caso del modelo potencial. Para el caso de la relación de riqueza-área se tiene:

$$S = c + z \ln(A) \quad (33)$$

$$S_g = c_g + z_g \ln(A) \quad (34)$$

Despejando para $\ln(A)$ e igualando las ecuaciones, se obtiene:

$$S = \left[c - c_g \left(\frac{z}{z_g} \right) \right] + \left(\frac{z}{z_g} \right) S_g \quad (35)$$

que es una relación lineal entre S y S_g .

Relación entre exponentes

En la sección anterior se establecieron las relaciones entre los parámetros (c y z o a y b) de las curvas riqueza-área, de manera que es necesario desarrollar un método para estimar las relaciones entre los exponentes (z o b) de las curvas riqueza de especies-área, riqueza de tipos funcionales-área y entre ambos tipos de riqueza. En este sentido, es posible utilizar la relación entre exponentes usando la teoría fractal desarrollada por Price, Enquist, y Savage (2007) y Zhang *et al.*, (2016) en términos empíricos, considerando la evidencia experimental.

Si se considera un factor común t cualquiera que multiplique los exponentes de las relaciones área-riqueza, ecuaciones (23) y (24), es posible establecer las relaciones entre los exponentes como:

$$t = \frac{1}{b_g - b} \quad (36)$$

$$A = aS^{tb} = aS^{\frac{b}{b_g - b}} = aS^{\frac{1}{(b_g/b) - 1}} = aS^{\frac{1}{(b/b_g) - 1}} \quad (37)$$

$$A = a_g S_g^{tb_g} = a_g S_g^{\frac{b_g}{b_g - b}} = a_g S_g^{\frac{1}{1 - (b/b_g)}} = a_g S_g^{\frac{1}{1 - (b_g/b)}} \quad (38)$$

Igualando las ecuaciones (37) y (38) se obtiene:

$$S = \left(\frac{a_g}{a} \right)^{1/tb} S_g^{b_g/b} = \left(\frac{a_g}{a} \right)^{\frac{b_g - b}{b}} S_g^{b_g/b} \quad (39)$$

$$S_g = \left(\frac{a}{a_g} \right)^{1/tb_g} S^{b/b_g} = \left(\frac{a}{a_g} \right)^{\frac{b_g - b}{b_g}} S^{b/b_g} \quad (40)$$

Las relaciones presentadas tienen exponentes comunes (b/b_g o b_g/b), por tanto, con la estimación de una relación (A - S , A - S_g , S - S_g , S_g - S) es posible conocer los exponentes de todas las demás. Conocidos los exponentes, las constantes (c o a) se estiman de las relaciones con los exponentes, para el caso de líneas rectas que se intersectan en un punto o zona común.

En términos de ajustes por regresión estadística, las ecuaciones (37) a (40) pueden ser expresadas como:

$$A = mS^p \quad (41)$$

$$A = m_g S_g^{p_g} \quad (42)$$

$$S = a_{sg} S_g^{b_{sg}} \quad (43)$$

$$S_g = a_{gs} S^{b_{gs}} \quad (44)$$

donde las relaciones para el caso de intersección en un punto común de las últimas dos ecuaciones pueden escribirse como:

$$\ln(a_{sg}) = \ln(S_0) - \ln(S_{g0}) b_{sg} \quad (45)$$



$$\ln(a_{gs}) = \ln(S_{g0}) - \ln(S_0) b_{gs} \quad (46)$$

A partir de la ecuación (42) se estima b_{sg} :

$$b_{sg} = \frac{1}{1 - \frac{1}{p_g}} \quad (47)$$

y a_{sg} de la ecuación (45) para obtener el valor de S que le corresponde a una área A de muestreo y un S_g , por tanto se puede calcular S/S_g .

En el caso de querer estimar S_g , conocida la ecuación (41), entonces b_{gs} se calcula de:

$$b_{gs} = \frac{1}{1 + \frac{1}{p}} \quad (48)$$

y a_{gs} de la ecuación (46) al aplicar la función exponencial.

Área de estudio

El área estudiada se encuentra en la vertiente occidental del Monte Tláloc, que forma parte de la región más septentrional de la Sierra Nevada, en el municipio de Texcoco, Estado de México. En esta zona se encuentran bosques de oyamel (*Abies religiosa* (Kunth) Schtdl. & Cham.) en un intervalo altitudinal que va de los 3100 m a los 3500 m, en suelos profundos, de textura media y ricos en materia orgánica. La precipitación anual es de 900 mm a 1000 mm y la temperatura media anual varía de 10 °C a 12 °C (Sánchez-González y López-Mata, 2003).

Durante mayo y julio de 2017 se establecieron 15 sitios en los bosques de oyamel. La selección de sitios no fue aleatoria debido a las limitaciones impuestas por la accesibilidad. Se consideraron locaciones alejadas de los accesos principales del bosque y que no mostraran signos evidentes de disturbio por fuego, pastoreo o aprovechamiento forestal reciente. (Fig. 3, Tabla 1).

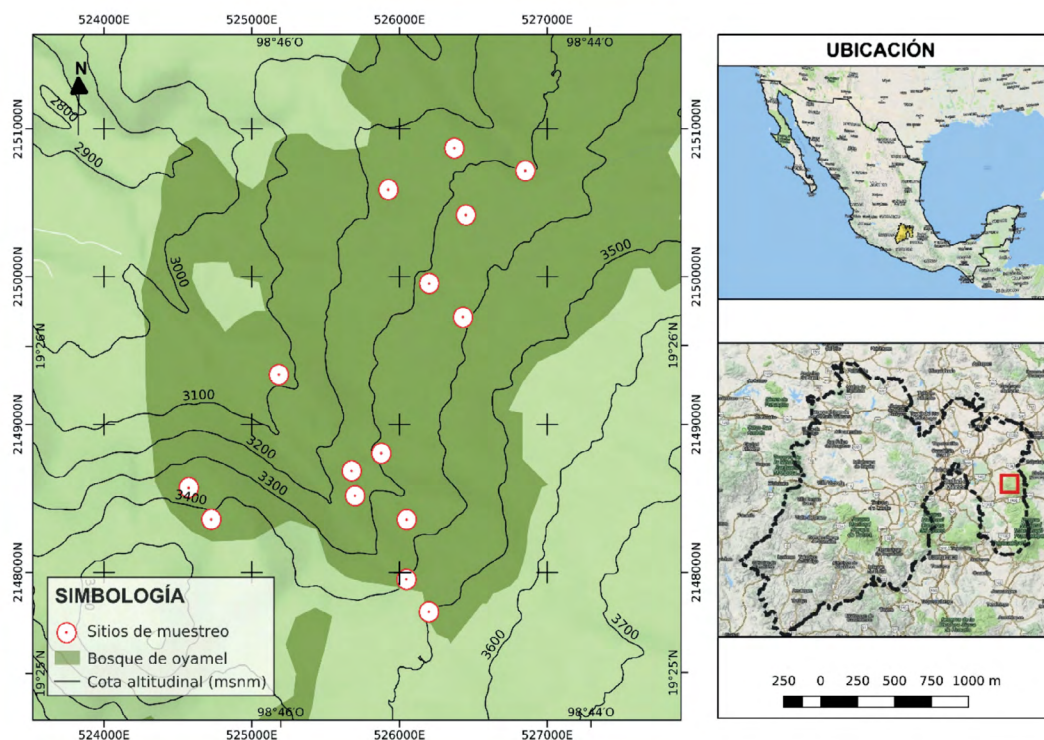


FIGURA 3. Ubicación de los sitios de muestreo en bosques de oyamel del Monte Tláloc, Estado de México.

Tabla 1. Coordenadas geográficas de los sitios de muestreo en bosques de oyamel del Monte Tláloc, Estado de México.

<i>Sitio</i>	<i>Latitud</i>	<i>Longitud</i>	<i>Altitud (m)</i>
1	19°26'38.45"	-98°45'1.34"	3318
2	19°26'18.33"	-98°45'36.32"	3082
3	19°26'01.00"	-98°45'12.59"	3296
4	19°-25'51.60"	-98°45'18.52"	3233
5	19°25'57.09"	-98°45'19.46"	3232
6	19°25'33.18"	-98°45'06.69"	3391
7	19°25'46.52"	-98°45'52.07"	3398
8	19°25'53.30"	-98°45'57.32"	3336
9	19°26'30.84"	-98°44'53.56"	3374
10	19°26'53.39"	-98°44'52.82"	3332
11	19°27'03.09"	-98°44'39.12"	3264
12	19°27'08.09"	-98°44'55.54"	3257
13	19°26'59.09"	-98°45'10.86"	3222
14	19°25'26.08"	-98°45'1.495"	3481
15	19°25'46.31"	-98°45'6.625"	3372

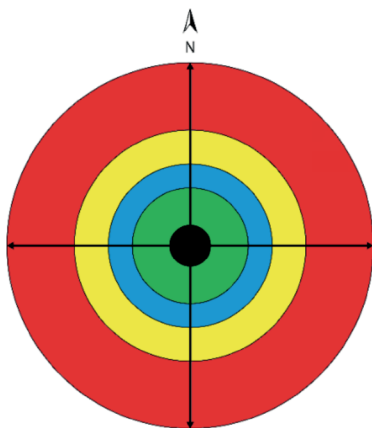
Técnicas de muestreo

Los sitios de muestreo tuvieron una superficie circular de 1000 m² con cinco subunidades concéntricas de 12.56 m², 100 m², 200 m², 400 m² y 1000 m², de acuerdo con el diseño sugerido por Pearson, Brown y Birdsey (2007) y el manual de muestreo del Programa Mexicano del Carbono [PMC] (2015) para muestreos forestales y de carbono (Fig. 4).

Se registró la presencia de todas las especies de plantas vasculares en cada una de las cinco subunidades del sitio de muestreo, comenzando por el círculo interior de 12.56 m² hasta llegar a la subunidad más externa (PMC, 2015). Se describió el tipo funcional de cada especie de acuerdo con el sistema de clasificación funcional desarrollado por Gillison (2002), el cual registra, la configuración espacial y temporal del tejido foliar y vascular de las plan-

tas evaluadas, así como aptitudes relacionadas con su supervivencia y respuesta al ambiente.

El método de Gillison (2002, 2006) describe 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 es descrito con base en las formas de vida de Raunkiær (1934) y una clasificación de sistemas radicales adventicios. Los atributos funcionales evaluados constan de 36 caracteres, denominados elementos funcionales (Tabla 2), de manera que las especies y morfoespecies con la misma combinación de elementos funcionales conforman un tipo funcional (Gillison, 2002; Gillison, 2006).



Círculo	•	●	●	●	●
Radios de las subunidades (m)	2	5.65	7.98	11.28	17.85
Área acumulada (m ²)	6	100	200	400	1000

FIGURA 4. Diseño del sitio de muestreo y medidas de sus subunidades.

Se fotografiaron y registraron las especies en floración o fructificación, mediante los métodos estándar (Lot y Chiang, 1986). La identificación taxonómica de gabinete se llevó a cabo con ayuda de literatura especializada. La nomenclatura de las especies se basó en el sistema de clasificación taxonómica de angiospermas (Byng *et al.*, 2016). Para la nomenclatura de gimnospermas y helechos se consultó el proyecto de flora mundial Trópicos, del Missouri Botanical Garden [MBG] (2018).

RESULTADOS

Se identificaron 100 especies, pertenecientes a 72 géneros y 35 familias. Solo se documentó una especie del orden Polypodiales (*Asplenium monanthes* L.), y el oyamel fue la única gimnosperma registrada. Las angiospermas están representadas por 98 especies, 14 pertenecientes a la clase Liliopsida y 84 a la clase Magnoliopsida. Las familias mejor representadas fueron Asteraceae (24 spp.), Ericaceae (9 spp.), Poaceae (9 spp.), Orchidaceae y Rosaceae, ambas con 5 especies y Lamiaceae (4 spp.) (Fig. 5). La densidad promedio de árboles de más de 7.5 cm de diámetro normal por sitio fue de 32.9 árboles, predominantemente *A. religiosa*, con un valor promedio de 43 cm de diámetro normal.

Se registraron 55 tipos funcionales de plantas, los 15 más frecuentes están constituidos por 62 especies que representan 80% de los registros de frecuencias del muestreo. El número promedio de tipos funcionales por sitio de muestreo (1000 m²) fue de 19.8, mientras que la riqueza de especies fue de 30.2 en promedio.

Las curvas de acumulación de especies y de tipos funcionales en relación con las áreas (A) de muestreo, se ajustaron mediante una regresión lineal ordinaria para cada sitio, con corrección de sesgos para el caso de la transformación logarítmica del modelo potencial. La tabla 3 muestra los resultados para el caso de riqueza de especies (S) y la tabla 4 para riqueza de tipos funcionales (S_g).

El modelo potencial resultó ligeramente más significativo (R² y RECM) al modelo logarítmico, aunque en casos particulares este último modelo presentó mejores ajustes.

En las tablas 3 y 4 se muestran los coeficientes de determinación del modelo potencial en el espacio log-log y el aritmético. Se puede observar que el aritmético fue el espacio correcto para decidir cuál modelo S-A es mejor. La ecuación (7) (Tabla 3 y 4), presentó valores bajos del factor de corrección (FC), de manera que no se intentó corregir las constantes estimadas del modelo potencial.

TABLA 2. Atributos y elementos funcionales del sistema de clasificación de Gillison (2006) para plantas vasculares.

<i>Componentes del modelo funcional</i>	<i>Atributos funcionales</i>	<i>Elementos funcionales</i>	<i>Descripción</i>
Cubierta fotosintética	Tamaño foliar	<i>nr</i>	Unidad foliar no repetida
		<i>pi</i>	Picófila (< 0.2 cm)
		<i>le</i>	Leptófila (0.2 cm-0.8 cm)
		<i>na</i>	Nanófila (0.8 cm-2.5 cm)
		<i>mi</i>	Micrófila (2.5 cm-7.5 cm)
		<i>no</i>	Notófila (7.5 cm-12.5 cm)
		<i>me</i>	Mesófila (12.5 cm-25 cm)
		<i>pl</i>	Platífila (25 cm-36 cm)
		<i>ma</i>	Macrófila (36 cm-83 cm)
		<i>mg</i>	Megáfila (> 83 cm)
		Inclinación foliar	<i>ve</i>
	<i>la</i>		Lateral (\pm 30° a la horizontal)
	<i>pe</i>		Pendular (> 30° por debajo de la horizontal)
	<i>co</i>		Compuesta
	<i>do</i>		Dorsoventral
	Clorotipo foliar	<i>is</i>	Isobilateral o isocéntrico
		<i>de</i>	Caducifolio
		<i>ct</i>	Córtico (tallo fotosintético)
		<i>ac</i>	Aclorófilo (sin clorofila)
<i>ro</i>		Roseta	
Morfotipo foliar	<i>so</i>	Sólido tridimensional	
	<i>su</i>	Suculento	
	<i>pv</i>	Nervadura paralela	
	<i>fi</i>	Filicoide (helechos)	
Forma de vida	<i>ca</i>	Insectívoro	
	<i>ph</i>	Fanerofita	
	<i>ch</i>	Caméfito	
	<i>hc</i>	Hemicriptófita	
	<i>cr</i>	Criptófita	
Estructura vascular de soporte	<i>th</i>	Terófita	
	<i>li</i>	Lianoide	
	<i>ad</i>	Adventicia (e.g. contrafuertes)	
	<i>ae</i>	Aérea (e.g. neumatóforos)	
	Tipo de raíz	<i>ep</i>	Epifítica (e.g. <i>Tillandsia</i> spp.)
		<i>hy</i>	Hidrofítica (e.g. <i>Nymphaea</i> spp.)
		<i>pa</i>	Parasítica (e.g. <i>Cuscuta</i> spp.)

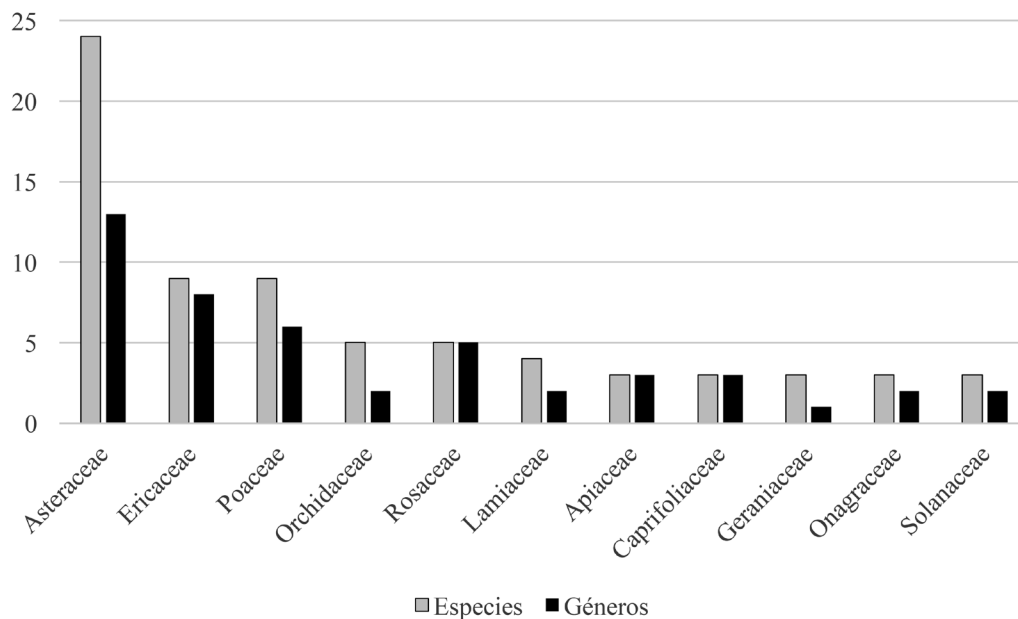


Figura 5. Número de especies y géneros de las familias de plantas vasculares mejor representadas en los sitios de bosque de oyamel muestreados.

Tabla 3. Ajuste del modelo logarítmico y potencial para la relación riqueza de especies-área (S-A).

Sitio	Modelo logarítmico para S (ecuación 2)				Modelo potencial para S (ecuación 1)						
	c	z	R ²	RECM	c	z	R ² aritmético	FC	EER	RECM	R ² log-log
1	-1.4729	3.3697	0.9925	0.4336	3.8665	0.2620	0.9572	1.0043	0.0929	1.1532	0.9667
2	1.0071	4.3802	0.9867	0.7530	7.2689	0.2195	0.9691	1.0027	0.0732	1.2247	0.9704
3	4.5248	2.7385	0.9201	1.1940	7.8604	0.1621	0.9181	1.0036	0.0843	1.2191	0.9309
4	2.0475	4.2538	0.9650	1.1982	8.3924	0.1961	0.9960	1.0003	0.0247	0.4196	0.9957
5	7.5666	3.5592	0.9818	0.7162	11.3120	0.1562	0.9519	1.0020	0.0632	1.2146	0.9570
6	-5.1613	4.2950	0.8732	2.4217	3.6575	0.2814	0.9711	1.0045	0.0943	1.3249	0.9701
7	-1.2041	3.7903	0.9248	1.5988	5.3602	0.2281	0.9842	1.0020	0.0633	0.7936	0.9793
8	-0.5420	4.5281	0.9964	0.4054	6.3302	0.2383	0.9722	1.0023	0.0678	1.2287	0.9783
9	0.9676	4.1906	0.9866	0.7234	7.1699	0.2139	0.9900	1.0008	0.0393	0.6539	0.9908
10	-4.3064	5.3500	0.9950	0.5607	4.6447	0.2973	0.9326	1.0073	0.1207	2.3757	0.9568
11	3.4218	4.6536	0.9330	1.8442	10.3380	0.1823	0.9824	1.0011	0.0470	1.0111	0.9821
12	-8.0077	5.6858	0.9146	2.5698	3.8550	0.3126	0.9832	1.0048	0.0980	1.2002	0.9738
13	-1.7150	6.6544	0.8716	0.9705	3.3914	0.3436	0.9688	1.0130	0.1610	2.0752	0.9432
14	6.9544	2.3379	0.9838	0.4433	9.3392	0.1343	0.9763	1.0006	0.0351	0.5421	0.9817
15	-3.5622	4.2952	0.9144	1.9446	4.5305	0.2604	0.9847	1.0013	0.0519	0.8973	0.9892
Promedio			0.9493	1.1852			0.9692			1.1556	0.9711

TABLA 4. Ajuste del modelo logarítmico y potencial para la relación riqueza de tipos funcionales área (S_g -A)

Sitio	Modelo logarítmico para S_g (ecuación 2)				Modelo potencial para S_g (ecuación 1)						
	c	z	R^2	RECM	c	z	R^2 aritmético	FC	EER	RECM	R^2 log-log
1	1.4341	2.0854	0.9518	0.6941	3.8926	0.2129	0.8683	1.0089	0.1333	1.2496	0.9030
2	5.4341	2.0854	0.9518	0.6941	7.3401	0.1491	0.8972	1.0037	0.0855	1.0600	0.9173
3	5.6366	1.4533	0.8890	0.7598	7.1506	0.1149	0.9198	1.0025	0.0700	0.6523	0.9077
4	5.3681	2.2958	0.9945	0.2533	7.7834	0.1496	0.9713	1.0010	0.0442	0.6005	0.9767
5	6.2648	2.3162	0.9469	0.8114	8.6793	0.1398	0.9439	1.0019	0.0615	0.8381	0.9496
6	1.2552	2.0417	0.7454	1.7652	4.6466	0.1725	0.8395	1.0110	0.1478	1.4885	0.8324
7	1.4480	2.3589	0.9636	0.6787	4.8349	0.1934	0.9777	1.0014	0.0526	0.5311	0.9801
8	-0.4964	2.8217	0.9595	0.8567	3.9779	0.2344	0.9669	1.0024	0.0699	0.7854	0.9762
9	5.4641	2.0006	0.9690	0.5297	7.7141	0.1351	0.9901	1.0003	0.0244	0.3044	0.9911
10	1.7125	2.7804	0.9527	0.9162	5.1134	0.2133	0.8778	1.0077	0.1241	1.5871	0.9152
11	5.0740	3.2223	0.9695	0.8455	9.1933	0.1613	0.9899	1.0004	0.0283	0.4903	0.9916
12	-0.0849	2.7799	0.9397	1.0419	4.4517	0.2163	0.9815	1.0020	0.0629	0.5942	0.9773
13	-0.5251	3.2221	0.9252	1.3554	4.8889	0.2210	0.9759	1.0031	0.0791	0.8031	0.9661
14	6.1164	1.8328	0.9876	0.3031	7.9766	0.1265	0.9930	1.0002	0.0192	0.2280	0.9937
15	-0.9527	2.9907	0.9907	0.4288	3.8659	0.2450	0.9843	1.0011	0.0469	0.5997	0.9900
Promedio			0.9425	0.7956			0.9451		0.0700	0.7875	0.9512

La figura 6 presenta las relaciones entre los parámetros del modelo potencial (Tabla 3 y 4), mostrando que el ajuste estadístico (R^2) es relativamente bajo, particularmente entre los parámetros de la relación S_g -A. La dispersión de los parámetros sobre la relación teórica entre ellos implica que las líneas rectas (espacio log-log) se intersecan en una zona amplia, sin converger en un punto común o zona reducida de intersección, de modo que las relaciones entre los parámetros tienen alta incertidumbre para su uso en estimaciones.

En el caso de la relación S- S_g , se estimó con la ecuación (43) ajustada directamente por regresión estadística de los datos muestrales (todas las áreas). La figura 7 muestra el ajuste estadístico con una baja dispersión, implicando una zona compacta de intersección, por lo que la ecuación (18) puede considerarse con baja incertidumbre. Asimismo, se muestra la misma relación S- S_g pero producto de aplicar la ecuación (15) usando los parámetros c ,

c_g , z y z_g estimados de las relaciones S-A y S_g -A ajustadas (Tabla 3 y 4). Ambos tipos de ajustes resultaron en meta-parámetros (a_{sg} y b_{sg}) comparables y con ajustes similares (R^2). Lo anterior muestra que los parámetros de la relación S- S_g es robusta y puede obtenerse directamente de los parámetros de las curvas riqueza-área.

La aplicación del modelo logarítmico a las curvas S-A y S_g -A se evaluó mediante la relación S- S_g dada por la ecuación (35), que es un modelo lineal con una constante aditiva y una multiplicativa. La figura 8 ilustra la relación entre los parámetros de S- S_g , donde el ajuste del patrón de la ecuación (35) indica mayor dispersión para el caso de los parámetros de la relación S- S_g del modelo potencial (Fig. 7).

El uso de las relaciones A-S y A- S_g , en las ecuaciones (23) y (24), para estimar los parámetros de S- S_g , ecuación (25), resultó en un mejor ajuste (Fig. 9) que en el caso de las relaciones S-A y S_g -A (Fig. 7), en comparación con el



caso del ajuste directo por regresión lineal del patrón de los parámetros S-S_g (Fig. 7).

La figura 10 muestra los patrones de los parámetros de las relaciones A-S y A-S_g, ecuaciones (23) y (24), donde resultan mejores ajustes que en el caso de los patrones S-A y S_g-A (Fig. 6).

Se puede estimar S para un valor dado de S_g asociado a un área de muestreo, mediante la relación S-S_g (áreas de muestreo implícitas), con valores medidos en campo (Fig. 11), donde la relación entre el valor de S medido y el estimado mediante la relación S-S_g, muestra un sesgo (constante aditiva de la línea recta de ajuste) relativamente alto. La relación que es forzada a pasar por el origen brinda una visión de la bondad del ajuste (Fig. 11).

La estimación de S usando la relación A-S_g, ecuación (42) para obtener b_{sg} de la ecuación (47) y utilizar la ecuación

(45) (Fig. 9), para obtener a_{sg} y así aplicar la ecuación (43) para obtener S (Fig. 12). Los resultados obtenidos usando la relación A-S_g presentan menor sesgo que los obtenidos con estimaciones directas (Fig. 11).

En el caso de estimar S_g dado S, usando la relación entre ambas variables se obtiene un sesgo relativamente alto, al igual que el caso anterior (Fig. 13).

La figura 14 muestra la estimación de S_g usando la relación A-S, con un procedimiento similar al usado para el caso de A-S_g. Los resultados tienen menos sesgo que el caso de las estimaciones directas (Fig. 13).

Las relaciones entre los parámetros de las curvas S-A, S_g-A o S-S_g, o las funciones inversas, pueden mejorarse usando un factor de escala q, ecuación (12). La figura 15 muestra un ejemplo de la relación de los parámetros de S_g-A (Fig. 6).

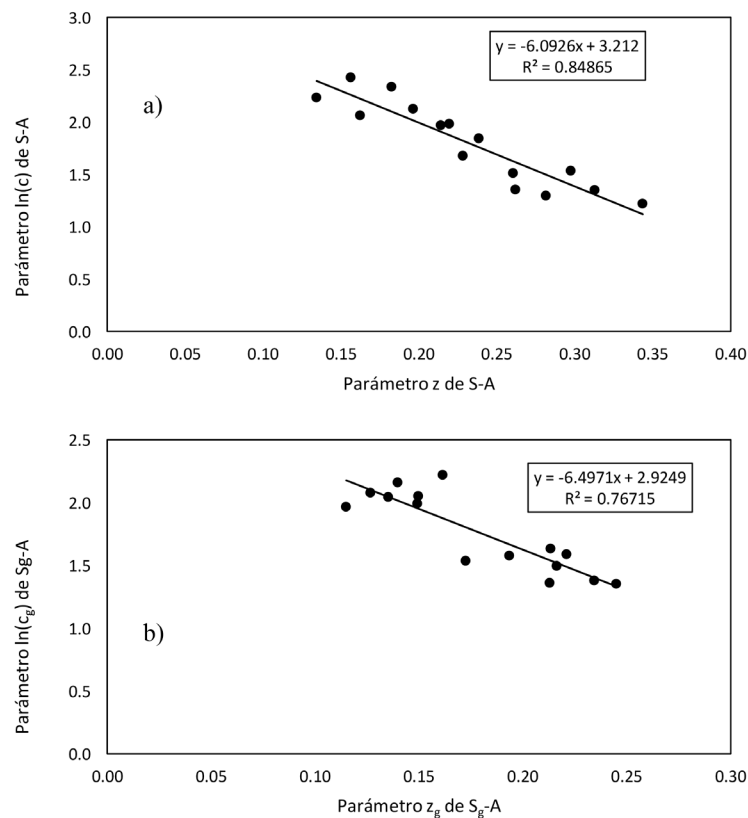


FIGURA 6. (a) Relación entre los parámetros de las curvas riqueza de especies-área (S-A) y (b) riqueza de tipos funcionales-área (S_g-A).

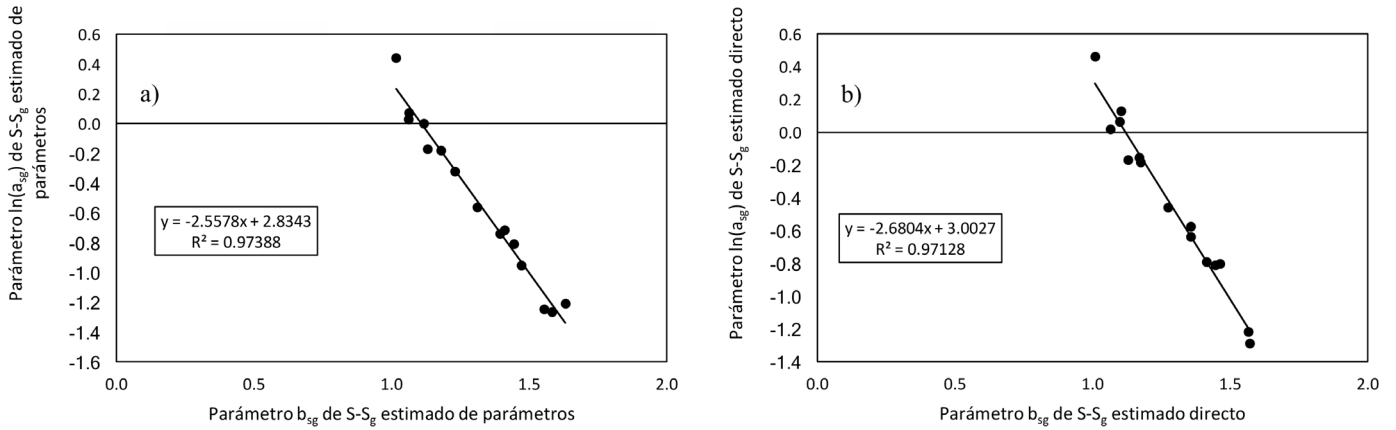


FIGURA 7. Relación entre los parámetros de la relación riqueza de especies-riqueza de tipos funcionales ($S-S_g$) estimada usando: (a) los parámetros de las relaciones de riqueza-área ($S-A$ y S_g-A), y (b) directamente por la regresión estadística entre S y S_g

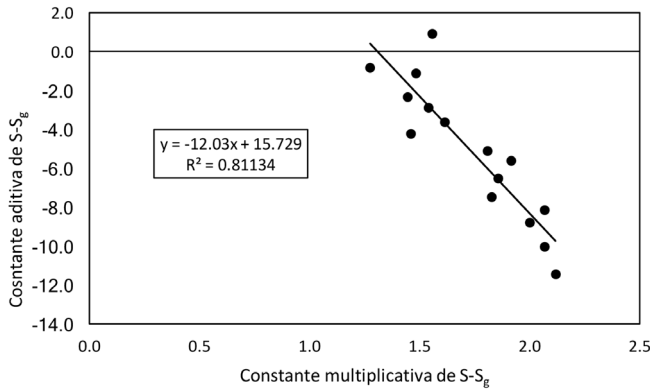


FIGURA 8. Relación entre la constante multiplicativa y aditiva del modelo logarítmico para la relación riqueza de especies-riqueza de tipos funcionales ($S-S_g$), ajustado directamente por regresión estadística.

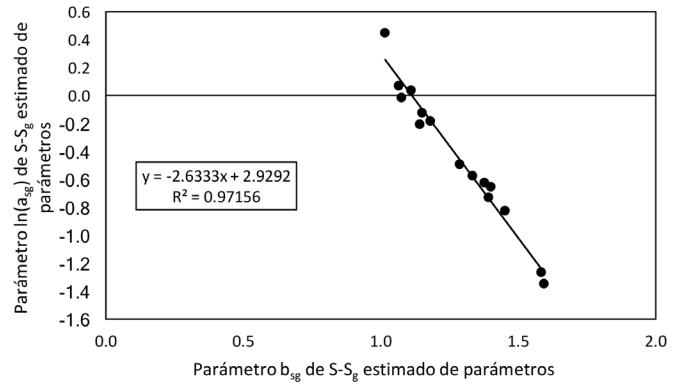


FIGURA 9. Relación entre los parámetros de la relación riqueza de especies-riqueza de tipos funcionales ($S-S_g$), estimada usando los parámetros de las relaciones $A-S$ y $A-S_g$.

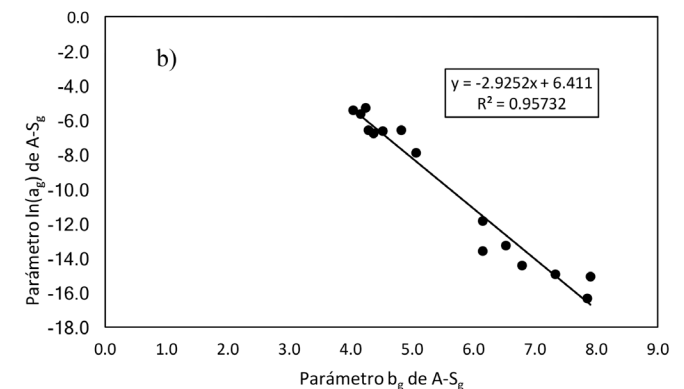
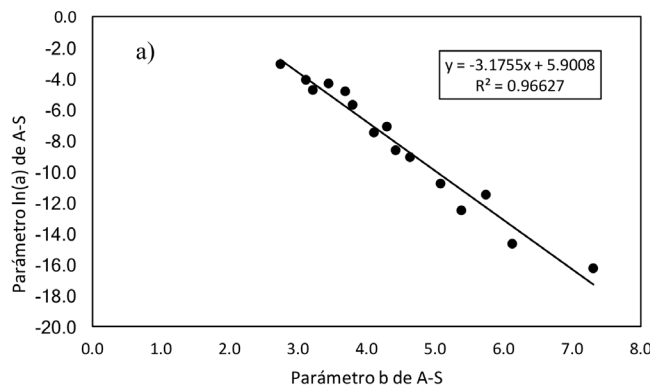


FIGURA 10. Relación entre los parámetros de la relación del área con (a) riqueza de especies ($A-S$) y (b) con tipos funcionales ($A-S_g$).

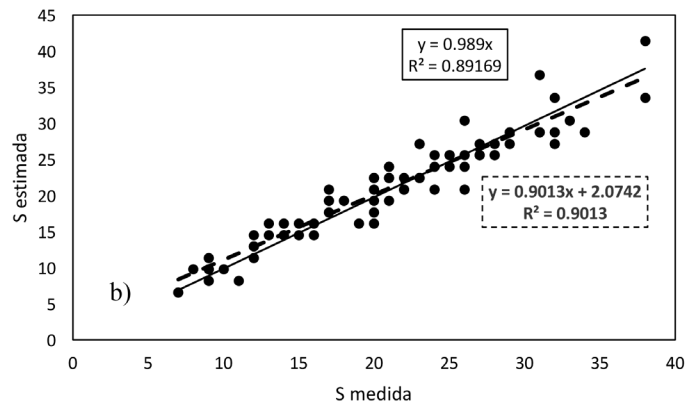
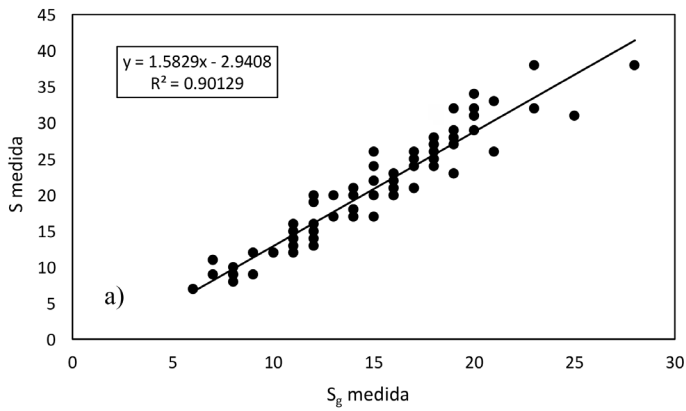


FIGURA 11. Estimación de riqueza de especies (S) a partir de (a) la riqueza de tipos funcionales (S_g), usando la relación entre S y S_g y (b) los resultados de las estimaciones.

La línea de ajuste continua representa el caso de la regresión forzada a pasar por el origen y la punteada el caso contrario.

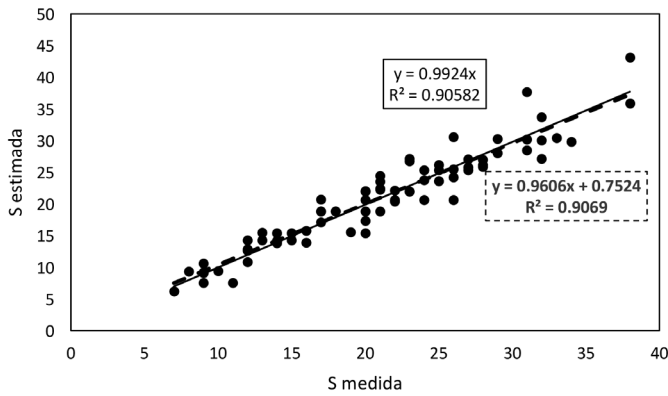


FIGURA 12. Estimación de S de la relación A- S_g para estimar el exponente de la relación S- S_g . La línea de ajuste continua representa el caso de la regresión forzada a pasar por el origen y la punteada el caso contrario.

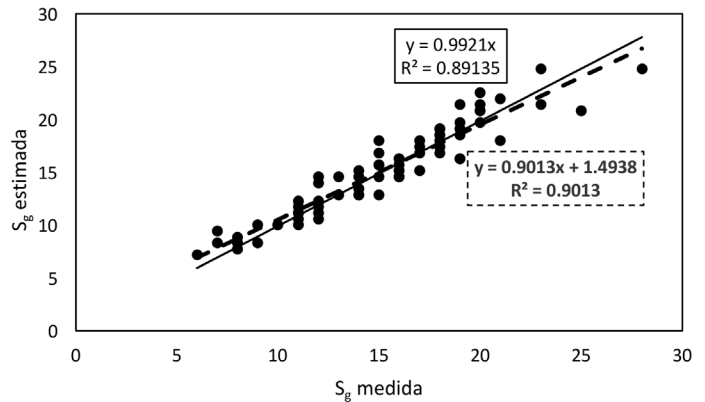


FIGURA 13. Estimación de S_g de la relación entre S y S_g medidos. La línea de ajuste continua representa el caso de la regresión forzada a pasar por el origen y la punteada el caso contrario.

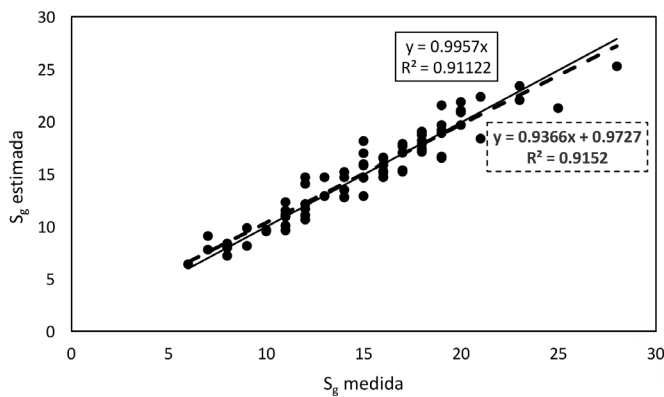


FIGURA 14. Estimación de S_g de la relación A-S para estimar el exponente de la relación S- S_g . La línea de ajuste continua representa el caso de la regresión forzada a pasar por el origen y la punteada el caso contrario.

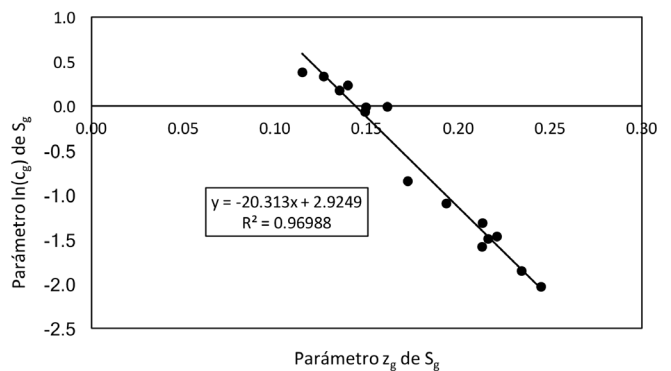


FIGURA 15. Relación entre los parámetros de S_g -A, con un factor de escala de $q = 1\ 000\ 000$ para las áreas de muestreo.

DISCUSIÓN

La interpretación teórica de la relación riqueza de especies-área se ha enfocado en diferentes hipótesis (Connor y McCoy, 1979; McGuinness, 1984; Turner y Tjørve, 2005), sin obtener evidencia contundente de su validez generalizada (Connor y McCoy, 1979). Aunque el problema teórico de la comprensión de la relación entre riqueza y área permanece, las relaciones empíricas desarrolladas tienen limitaciones en la parte de los ajustes estadísticos y en la complejidad de hacer operativos sus resultados (Wright, 1981; McGuinness, 1984).

Los resultados obtenidos al usar las relaciones entre el número de tipos funcionales y el de especies vasculares podrían permitir métodos alternativos para obtener indicadores de diversidad (Gillison *et al.*, 2003 y 2013; Gillison y Liswanti, 2004), dado que la estimación de la riqueza de tipos funcionales tiene requerimientos mínimos de entrenamiento profesional, haciendo el uso de S_g costo-efectivo para enfoques de inventarios comunitarios o similares.

Desde un enfoque estrictamente matemático, independientemente de su interpretación ecológica, el uso de los patrones entre los parámetros de las relaciones funcionales $S-A$, S_g-A y $S-S_g$, y sus relaciones inversas, permite simplificar el problema de estimación conjunta de S y S_g . Los resultados obtenidos muestran que el enfoque utilizado permite estimaciones comparables, o mejores, que los ejercicios directos de medición.

Un problema asociado a las estimaciones directas de S dado S_g , o de S_g dado S , es el requerimiento de generalización en su aplicabilidad en un tipo de vegetación o ecosistema. La figura 15 muestra que, al elegir unidades de medida adecuadas (factores de escala), es posible utilizar el marco teórico presentado en forma robusta y con reducción de incertidumbres importantes, haciendo uso de “artefactos” del método, a favor del investigador.

La propuesta de la relación entre los exponentes de las relaciones $A-S$, $A-S_g$ y $S-S_g$ permite la simplificación de estimaciones de la riqueza estableciendo un vínculo entre sus exponentes, de manera que, con el conocimiento de una de ellas, el resto pueden ser calculadas directamente.

CONCLUSIONES

El marco teórico presentado permite relacionar los parámetros de las curvas de riqueza y áreas de muestreo (anidadas) con base en las propiedades matemáticas de un conjunto de rectas que se interceptan en una zona común. Este análisis generó estimaciones de riqueza de especies equiparables con las mediciones directas, a partir del número de tipos funcionales, caracterizados con un método que no requiere conocimientos taxonómicos.

Los hallazgos obtenidos pueden simplificar considerablemente la obtención de indicadores de diversidad en inventarios de plantas vasculares. Sin embargo, los alcances de esta investigación están orientados a la vegetación sucesionalmente madura, por lo tanto, su aplicación en bosques bajo disturbio o en otras etapas sucesionales, requerirá de evidencia experimental adicional, particularmente para la relación entre la riqueza de plantas vasculares y otros taxa de interés.

REFERENCIAS

- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9(1), 95-99. doi:10.2307/2255763
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forestry*, 2(1), 49-53.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., daFonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, G. (2001). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16, 909-923.
- Byng, J., Chase, M., Christenhusz, M., Fay, M., Judd, W., Mabberley, D., Sennikov, A., Soltis, D., Soltis, P., & Stevens, P. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1-20. doi:10.1111/boj.12385
- Connor, E. F., & McCoy, E. D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, 113(6), 791-833.



- Convention on Biological Diversity [CBD]. (2010). *Global Biodiversity Outlook 3*. Montreal, Quebec, Canada: Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Cooper, H. D., & Noonan-Mooney, K. (2013). Convention on Biological Diversity. In S. A., Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2nd ed.) (pp. 306-319). Waltham, MA: Academic Press.
- Cresswell, J. E., Vidal-Martinez, V. M., & Crichton, N. J. (1995). The investigation of saturation in the species richness of communities: some comments on methodology. *Oikos*, 72(2), 301-304.
- Croezen, H., Bergsma, G., Clemens, A., Sevenster, M., & Tulleners, B. (2011). *Biodiversity and land use. A search for suitable indicators for policy use*. Delft: CE Delft.
- Dengler, J. (2008). Pitfalls in Small-Scale Species-Area Sampling and Analysis. *Folia Geobotanica*, 43, 269-287. doi:10.1007/s12224-008-9014-9
- Dengler, J. (2009). Which function describes the species-area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography*, 36: 728-744. doi:10.1111/j.1365-2699.2008.02038.x
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655.
- Dobson, A. (2005). Monitoring global rates of biodiversity change: challenges that arise in meeting the Convention on Biological Diversity (CBD) 2010 goals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 360(1454): 229-241.
- Drakare, S., Lennon, J. L., & Hillebrand, H. (2006). The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecology Letters*, 9(2), 215-227.
- Dumortier, M., Butaye, J., Jacquemyn, H., Van-Camp, N., Lust, N., & Hermy, M. (2002). Predicting vascular plant species richness of fragmented forests in agricultural landscapes in central Belgium. *Forest Ecology and Management*, 158(1-3), 85-102.
- Franklin, J. F. (1988) Structural and functional diversity in temperate forests. In E. O. Wilson, & F. M. Peter (Eds.) *Biodiversity* (pp. 166-175). Washington, D.C.: National Academy Press.
- Gao, T., Nielsen, A. B., & M. Hedblom. (2015). Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe. *Ecological Indicators*, 57, 420-434. doi:10.1016/j.ecolind.2015.05.028
- Gillison A. N., Bignell, D. E., Brewer, K. R. W., Fernandes, E. C. M., Jones, D. T., Sheiz, D., May, P. H., Watt, A. D., Constantino, R., Couto, E. G., Hairiah, K., Jepson, P., Kartono, A. P., Maryauto, I., Neto, G. G., van Noordwisk, M., Silveira, E. A., Susilo, F. X., Vosti, S. A., & Nunes, P. C. (2013). Plant functional types and traits as biodiversity indicators for tropical forests: two biogeographically separated case studies including birds, mammals and termites. *Biodiversity and Conservation*, 22(9), 1909-1930. doi:10.1007/s10531-013-0517-1
- Gillison, A. N. (1981). Towards a functional vegetation classification. In A. N. Gillison, & D. J. Anderson (Eds). *Vegetation classification in Australia* (pp. 30-41). Canberra, Australia: CSIRO and Australian National University Press.
- Gillison, A. N. (2002). A generic, computer assisted method for rapid vegetation classification and survey: tropical and temperate case studies. *Conservation Ecology*, 6(2), 1-17.
- Gillison, A. N. (2006). *A field manual for rapid vegetation classification and survey for general purposes*. Jakarta, Indonesia: Center for International Forestry Research.
- Gillison, A. N. (2016). Vegetation functional types and traits at multiple scales. In E. O. Box (Ed.), *Vegetation Structure and Function at Multiple Spatial, Temporal and Conceptual Scales, Geobotany Studies* (pp. 53-97). Switzerland: Springer International Publishing.
- Gillison, A. N., & Carpenter, G. (1997). A generic plant functional attribute set and grammar for dynamic vegetation description and analysis. *Functional Biology*, 11, 775-783.
- Gillison, A. N., & Liswanti, N. (2004). Assessing biodiversity at landscape level in northern Thailand and Sumatra (Indonesia): the importance of environmental context. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 104(1), 75-86.

- Gillison, A. N., Jones, D. T., Susilo, F. X., & Bignell, D. E. (2003). Vegetation indicates diversity of soil macroinvertebrates: a case study with termites along land-use intensification gradient in lowland Sumatra. *Organisms Diversity & Evolution*, 3(2), 111-126.
- Gitay, H., & Noble, I. R. (1997). What are plant functional types and how should we seek them? In T. M. Smith, H. H. Shugart, & F. I. Woodward (Eds.), *Plant Functional Types* (pp. 3-19). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Gleason, H. A. (1922). On the relationship between species and area. *Ecology*, 3(2), 158-162. doi:10.2307/1929150
- Gould, S. J. (1979). An allometric interpretation of species-area curves: the meaning of the coefficient. *The American Naturalist*, 114(3), 335-343.
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35. doi:10.1890/04-0922
- Hopkins, B. (1955). The species-area relations of plant communities. *Journal of Ecology*, 43, 409-426.
- Koh, L. P., & Ghazoul, J. A. 2010. Matrix-calibrated species-area model for predicting biodiversity losses due to land-use change. *Conservation Biology*, 24(4), 994-1001.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474-478. doi:10.1016/s0169-5347(97)01219-6
- Lawton, J. H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84(2), 177-192.
- Lewandowski, A. S., Noss, R. F., & Parsons, D. R. (2010). The Effectiveness of Surrogate Taxa for the Representation of Biodiversity. *Conservation Biology*, 24(5), 1367-1377. doi:10.1111/j.1523-1739.2010.01513.x
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E., McGuire, A. D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de Miguel, S., Paquette, A., Hérault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C. B., Glick, H. B., Hengveld, G. M., Nabuurs, G., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A. C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchekbakova, N., Fischer, M., Watson, J. V., Chen, H. Y. H., Lei, X., Schelhaas, M., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E. I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H. S., Bruelheide, H., Coomes, D. A., Piotto, D., Sunderland, T., Schmid, B., Gourlet-Fleury, S., Sonké, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E. B., Neldner, V. J., Ngugi, M. R., Baraloto, C., Frizzera, L., Balazy, R., Oleksyn, J., Zawila-Niedzwiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A. M., Peri, P. L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E. H., Marshall, A. R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P. A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N. L., Ferreira, L. V., Odeke, D. E., Vasquez, R. M., Lewis, S. L., & Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309): 196-208. doi: 10.1126/science.aaf8957
- Lindenmayer, D. B., & Likens, G. E. 2011. Direct Measurement Versus Surrogate Indicator Species for Evaluating Environmental Change and Biodiversity Loss. *Ecosystems*, 14, 47-59. doi:10.1007/s10021-010-9394-6
- Loehle, C. (1990). Proper statistical treatment of species-area data. *Oikos*, 57(1), 143-145.
- Lomolino, M. V. (2000). Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, 27(1), 17-26.
- Lomolino, M. V. (2001). The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography*, 25(1), 1-21.
- Lot, A., & Chiang, F. (Eds.). (1986). *Manual de herbario: Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. D.F., México: Consejo Nacional de Flora de México.
- Lumer, H. (1936). The relation between b and k in systems of relative growth functions of the form $Y = bX^k$. *The American Naturalist*, 70(727), 188-191.



- Lumer, H., Anderson, B. G., & Hersh, A. H. (1942). On the significance of the constant b in the law of allometry $Y=bx^k$. *American Naturalist*, 76, 364-375. doi:10.1086/281053
- MacArthur, R. H., & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N. J. Princeton University Press.
- Mace, G. M., & Baillie, J. E. M. (2007). The 2010 biodiversity indicators: challenges for science and policy. *Conservation Biology*, 21(6), 1406-1413.
- McGuinness, K. (1984). Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biological Reviews*, 59, 423-440. doi:10.1111/j.1469-185X.1984.tb00711.x
- Missouri Botanical Garden [MBG] (2018). *Herbario virtual del Jardín Botánico de Missouri*. Recuperado de: <http://www.tropicos.org>.
- National Research Council [NRC]. 2000. *Ecological Indicators for the Nation*. Washington, DC: The National Academies Press. doi:10.17226/9720.
- Newton, A. C., & Kapos, V. (2002). *Biodiversity indicators in national forest inventories*. Recuperado de: <http://www.fao.org/forestry/3946-0e7f052eeb-66d8935170504e3d01ab348.pdf>
- Noss, R. F. (1990). Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology*, 4(4), 355-364. doi:10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x.
- Ohlemüller, R., Bannister, P., Dickinson, K. J. M., Walker, S., Anderson, B. J., & Wilson, J. B. (2004). Correlates of vascular plant species richness in fragmented indigenous forests: assessing the role of local and regional factors. *Community Ecology*, 5(1), 45-54. doi:10.1556/ComEc.5.2004.1.5
- Palmer, M. W., McGlenn, D. J., & Fridley, J. D. (2008). Artifacts and Artificions in Biodiversity Research. *Folia Geobotanica*, 43(3), 245-257. doi:10.1007/s12224-008-9012-y
- Paz-Pellat, F., Odi-Lara, M., Cano-González, A., Bolaños-González, M. A., & Zarco-Hidalgo, A. (2009). Equivalencia ambiental en la productividad de la vegetación. *Agrociencia*, 43(6), 635-648.
- Pearson, T. R. H., Brown, S. L., & Birdsey, R. A. (2007). *Measurement guidelines for the sequestration of forest carbon*. Gen. Tech. Rep. NRS-18. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station.
- Pereira, H. M., & Daily, G. C. (2006). Modeling biodiversity dynamics in countryside landscapes. *Ecology*, 87(8), 1877-1885. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1877:mbdicl]2.0.co;2
- Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A., & Vásquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(7), 2805-2809. doi:10.1073/pnas.91.7.2805
- Preston, F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43(2), 185-215.
- Price, C. A., Enquist, B. J., & Savage, V. M. (2007). A general model for allometric covariation in botanical form and function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(32), 13204-13209. doi:10.1073/pnas.0702242104
- Programa Mexicano del Carbono [PMC] (2015). *Una REDD para SALVAR la SOMBRA de la Sierra Madre de Chiapas. Manual de Procedimientos Inventario de Biodiversidad*. Recuperado de: http://pmcarbono.org/pmc/descargas/proyectos/redd/MANUAL_Inventario_de_Biodiversidad_1.0_Cafetales.pdf
- Raunkjær, C. (1934). *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford: Clarendon Press.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Rybicki, J., & Hansi, I. (2013). Species-area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, 16, 27-38. doi:10.1111/ele.12065
- Saetersdal, M., & I. Gjerde, (2011). Prioritising conservation areas using species surrogate measures: consistent with ecological theory? *Journal of Applied Ecology*, 48, 1236-1240. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02027.x
- Sala, O. E., van Vuuren, D., Pereira, H. M., Lodge, D., Alder, J., Cumming, G., Dobson, A., Volters, W., Xenopoulos, M., & Zaetsev, A. S. (2005). Biodiversity across scenarios. In S. Carpenter, L. P. Prabhu, E. M. Bennet & M. B. Zurek (Eds.), *Ecosystem and Human Well-Being Scenarios* (pp. 375-408). Washington, DC: Island Press.

- Sánchez-González, A. y López-Mata, L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 74(1), 43-71.
- Santi, E., Maccherini, S., Rocchini, D., Bonini, I., Brunialti, G., Favilli, L., Perini, C., Pezzo, F., Piazzini, S., Rota, E., Salerni, E., & Chiarucci, A. (2010). Simple to sample: vascular plants as surrogate group in a nature reserve. *Journal for Nature Conservation*, 18(1), 2-11. doi:10.1016/j.jnc.2009.02.003
- Scheiner, S. M. (2003). Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 441-447. doi:10.1046/j.1466-822X.2003.00061.x
- Schoener, T. W. (1976). *The species-area relationship within archipelagoes: models and evidence from island birds.* (pp. 629-642). Proceedings of the XVI International Ornithological Congress 6.
- Shugart, H. H. (1996). Plant and ecosystem functional types. In T. M. Smith, H. H. Shugart, & F. I. Woodward (Eds.), *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change* (pp. 20-43). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Smith, A. B. (2010). Caution with curves: caveats for using the species-area relationship in conservation. *Biological Conservation*, 143(3), 555-564. doi:10.1016/j.biocon.2009.11.003
- Smith, T. M., Shugart, H. H., Woodward, F. I. & Burton, P. J. 1993. Plant functional types. In Solomon, A. M. & Shugart, H. H. (Eds.), *Vegetation dynamics and global change* (pp. 272-292). New York, NY: Chapman and Hall.
- Specht, A., & Specht, R. L. (1993). Species richness and canopy productivity of Australian plant communities. *Biodiversity and Conservation*, 2, 152-167.
- Specht, R. L. & A. Specht. (2013). Australia, biodiversity of ecosystems. In S. A. Levin, (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 291-306). Amsterdam: Elsevier/Academic Press.
- Specht, R. L. (1972). Water use by perennial evergreen plant communities in Australia and Papua New Guinea. *Australian Journal of Botany*, 20(3) 273-299. doi:10.1071/BT9720273
- Specht, R. L. (1994). Species richness of vascular plants and vertebrates in relation to canopy productivity. In: M. Arianooutsou, & R. H. Groves, *Plant-Animal Interactions in Mediterranean-Type Ecosystems* (pp. 15-24). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Specht, R. L. (2012). Biodiversity of Terrestrial Ecosystems in Tropical to Temperate Australia. *International Journal of Ecology*, 1-15. doi:10.1155/2012/359892
- Specht, R. L., & A. Specht. (1989). Species richness of sclerophyll (heathy) plant communities in Australia—the influence of overstorey cover. *Australian Journal of Botany*, 37, 337-350. doi:10.1071/bt9890337
- Sprugel, D. G. (1983). Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64(1), 209-210. doi:10.2307/1937343
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S., & Mosseler, A. (2009). *Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems.* Montreal, Canada: Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Tilman, D., & Lehman, C. L. (1997). Habitat destruction and species extinctions. In D. Tilman, & P. Kareiva (Eds.), *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (pp. 233-249). New Jersey: Princeton University Press.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., & Reich, P. 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. In: M. Loreau, S. Naeem, & P. Inchausti (Eds.) *Biodiversity and Ecosystem Functionals* (pp. 21-35). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65-66. doi:10.1038/371065a0



- Tjørve, E. (2003). Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, 30, 827-835. doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00877.x
- Tjørve, E. (2009). Shapes and functions of species-area curves (II): a review of new models and parameterizations. *Journal of Biogeography*, 36, 1435-1445. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02101.x
- Tjørve, E. (2010). How to resolve the SLOSS debate: lessons from species-diversity models. *Journal of Theoretical Biology*, 264(2):604-12. doi: 10.1016/j.jtbi.2010.02.009
- Triantis, K. A., Guilhaumon, F., & Whittaker, R. J. (2012). The island species-area relationship: biology and statistics. *Journal of Biogeography*, 39, 215-231. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02652.x
- Turner, W. R., & Tjørve, E. (2005). Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography*, 28(6), 721-730.
- United Nations, Treaty Series [UNTC]. 1992. *Convention on Biological Diversity*. Rio de Janeiro: UNTC.
- White, J. F., & Gould, S. J. (1965). Interpretation of the coefficient in the allometric equation. *The American Naturalist*, 99(904), 5-18.
- Williamson, M., Gaston, K. J., & Lonsdale, W. M. (2001). The species-area relationship does not have an asymptote! *Journal of Biogeography*, 28, 827-830. doi:10.1046/j.1365-2699.2001.00603.x
- Williamson, M., Gaston, K. J., & Lonsdale, W. M. (2002). An asymptote is an asymptote and not found in species-area relationships. *Journal of Biogeography*, 29(12), 1713-1713. doi:10.1046/j.1365-2699.2002.00798.x
- Wright, S. J. (1981). Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of the species-area relation. *The American Naturalist*, 118(5), 726-748.
- Zhang, Z., Zhong, Q., Niklas, K. J., Cai, L., Yang, Y., & Cheng, D. (2016). A predictive nondestructive model for the covariation of tree height, diameter and stem volume scaling relationships. *Scientific Reports*, 6(1), 1-9. doi:10.1038/srep31008

Manuscrito recibido el 14 de agosto de 2018

Aceptado el 09 de noviembre de 2020

Publicado el 29 de octubre de 2021

Este documento se debe citar como:

Sánchez-Sánchez, C., Paz-Pellat, F., Hernández-de la Rosa, P., Velázquez-Rodríguez, A., Vibrans, H., Vargas-Hernández, J., Valdez-Hernández, J. I., & Valdez-Lazalde, J. R. (2021). Riqueza de especies y tipos funcionales: su relación en bosques de oyamel del Monte Tláloc, Estado de México. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742427. doi: 10.21829/myb.2021.2742427



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.



Estimación **alométrica** de **biomasa arbórea** mediante un enfoque generalizado a nivel de especie y multiespecie

Allometric estimation of tree biomass through a generalized approach at species and multispecies level

Fernando Paz Pellat^{*}, Víctor Salas Aguilar², Alma Velázquez Rodríguez³ y Cristóbal Sánchez Sánchez⁴

¹ GRENASER, Colegio de Postgraduados. *Campus* Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

² Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Geoinformática. Cuauhtémoc, Chihuahua, México.

³ Universidad Autónoma del Estado de México. Facultad de Ciencias. *Campus* El Cerrillo. Toluca, Estado de México, México.

⁴ Colegio de Postgraduados. Postgrado en Ciencias Forestales. *Campus* Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

* Autor de correspondencia: ferpazpel@gmail.com

RESUMEN

Los ecosistemas terrestres tienen almacenes en la biomasa aérea (B) de alta importancia para acciones de mitigación del cambio climático a través de mecanismos tales como REDD+. Para obtener posibles compensaciones financieras por evitar deforestar o degradar los bosques, además de la conservación, incrementar los almacenes de carbono y manejo forestal sustentable, es necesario evaluar los errores de estimación de biomasa y carbono, que generalmente están asociados al modelo alométrico usado. Los modelos alométricos sobre las relaciones entre diámetro normal (D) y altura total (H) con la biomasa usan técnicas estadísticas que no aprovechan las relaciones entre los parámetros de los modelos, ni las relaciones entre las constantes y exponentes de cada modelo, por lo que en este trabajo se presenta un marco teórico generalizado aplicable a nivel de monoespecies y multiespecies, el cual fue aplicado a un conjunto de 684 mediciones de D, H y B, provenientes de 23 bases de datos de especies individuales. Los resultados obtenidos, cuando se cuenta con datos, prácticamente no presentaron error cuando se consideraron todos los parámetros. Cuando faltó información de un parámetro, las estimaciones realizadas con diferentes aproximaciones mostraron errores de estimación comparables con los obtenidos por los métodos clásicos de generación de modelos alométricos generalizados. El proceso metodológico desarrollado sirve de base para plantear cambios en los enfoques de generación de información alométrica, para simplificar modelos y para reducir los errores en la estimación de la biomasa y el carbono.

PALABRAS CLAVE: carbono, ecosistemas terrestres, estimaciones específicas y generalizadas, relación entre exponentes alométricos, punto común de intersección.

ABSTRACT

The total aboveground biomass (B) of terrestrial ecosystems has carbon stocks of high importance for mitigation actions of climate change through mechanisms such as REDD+. To be able to access possible financial compensation to avoid deforestation or degradation of forests, in addition to conservation, increase of stocks and sustainable forest management, it is necessary to evaluate biomass and carbon estimation errors, which are generally associated with the allometric model used. The common allometric models, relationships between normal diameter (D) and total height (H) with biomass, use statistical techniques that do not take advantage of the relations between the exponents of the models, nor the relationships between the constants and exponents of each model. This work presents a generalized theoretical framework applicable at the level of monospecies and multispecies, which is applied to a set of 684 measurements of D, H and B, from 23 databases of individual species. The results obtained, when all the parameters were available, were practically without error. In the cases of lack of information of a parameter, the estimations made under different approximations showed estimation errors comparable with those obtained by the classical methods of development of generalized allometric models. The methodological process presented serves as the basis for the proposal of changes in the allometric information generation approaches, to simplify and reduce errors in estimating biomass and carbon.

KEYWORDS: carbon, terrestrial ecosystems, specific and generalized estimates, allometric exponents relationships, common point intersection.

INTRODUCCIÓN

Los almacenes y flujos de carbono de la biomasa aérea en los ecosistemas terrestres son de alto interés, dado su potencial de secuestro de carbono con relación al cambio climático (Ruesch y Gibbs, 2008; Carré, Hiederer, Blujdea y Koeble, 2010). En lo general, las estimaciones de la biomasa aérea de comunidades arbóreas son realizadas con el uso de ecuaciones alométricas (tipo $Y = kX^z$) que relacionan el diámetro normal o D (medido a 1.3 m de altura) y la altura o H (variables X), principalmente, de las especies arbóreas con la biomasa o B (variable Y) (Brown, 1997). Las estimaciones del carbono forestal muestran una dependencia del medio ambiente (Clark, Clark y Read, 1998; de Castilho *et al.*, 2006) que se reflejan en los parámetros de las ecuaciones alométricas utilizadas, por lo que es necesario comprender estos controles.

En el contexto de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático, el mecanismo REDD+ (Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación evitada más conservación, incremento de almacenes y manejo forestal sustentable) plantea posibles compensaciones financieras por evitar la deforestación y degradación forestal (Gibbs, Brown, Niles y Foley, 2007; Miles y Kapos, 2008), por lo que resulta muy importante evaluar la incertidumbre asociada a las estimaciones de la biomasa y el carbono (Pelletier, Kirby y Potvin, 2010; Nickless, Scholes y Archibald, 2011). Entre los errores de estimación de la biomasa (Parresol, 1999; Chave *et al.*, 2004), la principal fuente de incertidumbre es la asociada a la selección de un modelo alométrico para estimar la biomasa y el carbono de los árboles (Pelletier *et al.*, 2010; Molto, Rossi y Blanc, 2013).

Las principales relaciones alométricas usadas en las estimaciones de biomasa (Brown Gillespie y Lugo, 1989; Chave *et al.*, 2005; Vargas *et al.*, 2017) son: (1) $B = a_d D^{bd}$ y (2) $B = a_v (D^2 H)^{bv}$; aunque existen funciones más complejas. Se ha argumentado que la inclusión de la altura de los árboles en las ecuaciones alométricas contribuye a la disminución de los errores de estimación (Feldpausch *et al.*, 2012; Chave *et al.*, 2005 y 2014). La relación entre la altura y el diámetro normal es generalmente del tipo potencial

(3) $H = a_{hd} D^{bhd}$ (Niklas, 1994; O'Brien, Hubbell, Spiro, Condit y Foster, 1995; Feldpausch *et al.*, 2011; 2012; Hulschof, Swenson y Weiser, 2015), aunque los modelos asintóticos se ajustan bien a la relación H-D, H en función de D (Thomas, 1996; Feldpausch *et al.*, 2012; Hulschof *et al.*, 2015; Fayolle *et al.*, 2016).

Al considerar que los parámetros de las ecuaciones alométricas varían en forma intra e interespecífica (Pretzsch y Dieler, 2012) y que son dependientes del tipo de bosque o sitio (Fayolle *et al.*, 2016), entre otros factores, se han realizado compendios a escalas regionales y nacionales de estos para realizar estimaciones de biomasa y carbono en inventarios forestales o de vegetación (Henry *et al.*, 2011; Nívar, Ríos, Pérez, Rodríguez y Domínguez, 2013; Rojas-García, de Jong, Martínez y Paz, 2015), donde predomina el modelo de la ecuación (1). Dadas las limitaciones de compilar ecuaciones alométricas de todas las especies de una región o país y la dependencia de los parámetros a nivel de sitio, zona o región, se han propuesto ecuaciones generalizadas para su uso en términos multiespecies y por tipo de bosque o vegetación (Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012). Estas ecuaciones usan datos de muestreos destructivos para extraer información de D, H y B, además de la densidad de la madera. Un enfoque alternativo en la construcción de ecuaciones alométricas generalizadas, modelo de la relación (1), es usar las ecuaciones específicas o locales para generar puntos artificiales a los que se les ajusta una ecuación general (Pastor, Aber y Melillo, 1984; Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2003)

En términos empíricos, la relación entre los parámetros a_d y b_d de la ecuación (1) ha sido analizada con el uso de un conjunto de ecuaciones alométricas para la misma especie (diferentes sitios de muestreo) o para un conjunto de especies diferentes para establecer una relación potencial $a_d = A b_d^{-B}$ (Zianis y Mencuccini, 2004; Nívar, 2010a; Méndez, Turlan, Ríos y Nájera, 2012; Sileshi, 2014), donde A y B son constantes del ajuste estadístico. Adicionalmente se ha establecido una relación exponencial $a_d = A \exp(-B b_d)$ (Fehrmann y Kleinn, 2006; Pilli, Anfodillo y Carrer, 2006; Zapata-Cuartas, Sierra y Alleman, 2012; Zhang *et al.*,



2016). En el caso de la relación entre H y D, ecuación (3), se han establecido también relaciones entre los parámetros a_{hd} y b_{hd} (Djomo, Ibrahima, Saborowski y Gravenhorst, 2010; Lines, Zavala, Purves y Coomes, 2012; Zhang *et al.*, 2016; Fayolle *et al.*, 2016). La interpretación de los parámetros k y z de la ecuación alométrica $Y = kX^z$ ha sido discutida desde hace tiempo (Lumer, 1939; Lumer, Anderson y Hersh, 1942; White y Gould, 1965), concluyéndose que el parámetro z está relacionado con el proceso en análisis, pero la constante k no tiene una interpretación biológica y su valor es dependiente de las unidades de medida utilizadas. El conocimiento de la relación entre a_d y b_d (u otros parámetros de otras relaciones alométricas) permitiría reducir la dimensionalidad del problema de estimación a solo un parámetro (Návar, 2010b).

En otra perspectiva, el establecimiento de una relación entre los parámetros de las ecuaciones (1) a (3), adicionalmente permite simplificar el proceso de estimación ya que solo se requiere un parámetro (constante o exponente) para estimar el otro. En el caso de los parámetros de las relaciones alométricas, Ketterings, Coe, vanNoordwijk, Ambagau' y Palm (2001), Zianis y Mencuccini (2004), Price, Enquist y Savage (2007), Návar (2010b) y Zhang *et al.* (2016) han mostrado relaciones entre ellos, con base en diferentes argumentos teóricos.

OBJETIVOS

El principal objetivo de este trabajo es desarrollar el marco teórico general para analizar ecuaciones alométricas a nivel de especies individuales y multiespecies o especies en multisitios con la consideración de incorporar relaciones que simplifiquen el problema de estimación. Para esto, se analizan datos analíticos de múltiples especies a nivel nacional e internacional para validar el enfoque propuesto.

MATERIALES Y MÉTODOS

Relación entre constantes y exponentes de atributos de los árboles

Una de las relaciones alométricas más utilizadas ha sido (Feldpausch *et al.*, 2012; Chave *et al.*, 2005 y 2014):

$$B = a_v(D^2H)^{b_v} \quad (1)$$

donde a_v y b_v se interpretan como parámetros del ajuste empírico por regresión estadística. El exponente b_v habitualmente tiene valores menores o iguales a 1.0 (Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012).

Adicionalmente, las siguientes relaciones pueden aplicarse:

$$B = a_d D^{b_d} \quad (2)$$

$$B = a_h H^{b_h} \quad (3)$$

La relación entre D y H puede ser establecida como:

$$H = a_{hd} D^{b_{hd}} \quad (4)$$

La ecuación (4) puede ser reformulada para D como:

$$D = a_{dh} H^{b_{dh}} = \left(\frac{a_d}{a_v}\right)^{\frac{1}{b_v}} H^{\frac{b_d}{b_v}} \quad (5)$$

La relación entre los exponentes de las ecuaciones (1), (2) y (4) puede ser establecida de la siguiente manera: al sustituir la ecuación (3) en la (1) se obtiene:

$$B = a_v (a_{hd})^{b_v} D^{b_v(2+b_{hd})} \quad (6)$$

la cual, al compararla con la ecuación (2), permite establecer:

$$a_d = a_v (a_{hd})^{b_v} \quad (7)$$

$$\ln(a_d) = \ln(a_v) + b_v \ln(a_{hd}) \quad (8)$$

$$b_d = b_v(2 + b_{hd}) \quad (9)$$

Algo similar puede ser establecido para la relación entre los exponentes de las ecuaciones (1), (3) y (5), al sustituir la ecuación (5) en la (1):

$$B = \left[a_v \left(\frac{1}{a_{hd}} \right)^{\frac{2b_v}{b_{hd}}} \right] H^{\left(\frac{2}{b_{hd}} + 1 \right)} \quad (10)$$

por lo que al compararla con la ecuación (3) se puede establecer:

$$a_h = a_v \left(\frac{1}{a_{hd}} \right)^{\frac{2b_v}{b_{hd}}} \quad (11)$$

$$b_h = b_v \left(\frac{2}{b_{hd}} + 1 \right) \quad (12)$$

Si el objetivo es estimar B con la ecuación (1) o (2), las relaciones (7) u (8) y (9) establecen que para el caso $b_v = 1$ es posible obtener el valor del coeficiente b_d del coeficiente b_{hd} . Si se desconocen a_v y b_v , entonces no es posible establecer una relación simple con a_d y b_d . Price *et al.* (2007), Nívar (2010) y Zhang *et al.* (2016) encontraron las mismas relaciones en el contexto del modelo WBE (West, Brown y Enquist) de ramificación fractal de plantas vasculares (West, Brown, Enquist, 1999) y, bajo la consideración de $b_v = 1$. A diferencia de este enfoque teórico, los desarrollos que se presentan son consecuencia directa del sistema de ecuaciones definido, sin ninguna consideración de tipo teórico, solo derivaciones matemáticas simples.

Solamente usando la información de datos D y H es posible establecer relaciones de (D^2H) con D y H al igualar las relaciones (1) y (2), y (1) y (3):

$$(D^2H) = \left(\frac{a_d}{a_v} \right)^{\frac{1}{b_v}} D^{\frac{b_d}{b_v}} = a_{hd} D^{(2+b_{hd})} = a_{vd} D^{b_{vd}} \quad (13)$$

$$(D^2H) = \left(\frac{a_h}{a_v} \right)^{\frac{1}{b_v}} H^{\frac{b_h}{b_v}} = \left(\frac{1}{a_{hd}} \right)^{\frac{2}{b_{hd}}} H^{\left(\frac{2}{b_{hd}} + 1 \right)} = a_{vh} H^{b_{vh}} \quad (14)$$

Relación entre los parámetros de una relación alométrica

Para establecer una relación entre la constante (a_d) y el exponente (b_d) para un conjunto de parámetros del modelo alométrico de la relación (2) de diferentes especies de arboles o de la misma especie y diferentes sitios de muestreo, se puede partir de la propiedad de que los parámetros de un conjunto de líneas rectas que se intersectan en un punto común tienen una relación lineal entre ellos (Paz, Odi, Cano, Bolaños y Zarco, 2009). En el caso de las relaciones alométricas discutidas previamente, particularmente la ecuación (2), se tiene que con una transformación logarítmica se consigue:

$$\ln(B) = \ln(a_d) + \ln(D)b_d \quad (15)$$

que es una línea recta en el espacio log-log. En este espacio transformado, para un conjunto de líneas rectas con intersección en un punto común, los parámetros se relacionan como (Lumer, 1936):

$$a_d = B_{od} \exp [-\ln(D_{od}) b_d] \quad (16)$$

$$\ln(a_d) = \ln(B_{od}) - \ln(D_{od}) b_d \quad (17)$$

donde el punto de intersección en el espacio log-log estará dado por $[\ln(D_{od}), \ln(B_{od})]$ y en el aritmético por (D_{od}, B_{od}) .

La relación (16) o (17) se observó desde hace tiempo en el campo de la alometría (Hersh, 1931) y se ha discutido ampliamente (Lumer *et al.*, 1942; White y Gould, 1965). Fehrmann y Kleinn (2006) y Picard, Rutishauser, Ploton, Ngomanda y Henry (2015b) discuten estas correlaciones en el marco teórico adecuado, pero sin investigar sus propiedades para reducir la dimensionalidad del problema de ajustes en alometría.

En la relación (17), el signo de $\ln(D_{od})$ es positivo si $D_{od} < 1$, dado que $\ln(D_{od}) < 1$; negativo si $D_{od} > 1$, dado que



$\ln(D_{od}) > 1$ y, para $D_{od} = 1$, $\ln(D_{od}) = 0$, por lo que $\ln(a_d)$ es constante para cualquier valor de B_{od} ; es decir, a_d es independiente de b_d . La figura 1 muestra las relaciones para los tres casos, las cuales se basan, parcialmente, en White y Gould (1965).

Para el caso de la relación (1), con líneas rectas en el espacio log-log que se intersectan en un punto, se tiene:

$$\ln(a_v) = \ln(B_{ov}) - \ln[(D^2H)_{ov}]b_v \quad (18)$$

donde $[\ln(D^2H)_{ov}, \ln(B_{ov})]$ representa el punto de intersección en el espacio $D^2H - B$ transformado logarítmicamente. Algo similar se obtiene para la relación (3) entre H y D:

$$\ln(a_{hd}) = \ln(H_o) - \ln[D_{oh}]b_{hd} \quad (19)$$

Al sustituir $\ln(a_{hd})$ de la relación (8) en la (19) se obtiene:

$$\frac{1}{b_v} [\ln(a_d) - \ln(a_v)] = \ln(H_o) - \ln[D_{oh}]b_{hd} \quad (20)$$

por lo que el coeficiente b_v y a_v puede obtenerse de:

$$b_v = \frac{[\ln(a_d) - \ln(a_v)]}{\ln(H_o) - \ln[D_{oh}]b_{hd}} = \frac{[\ln(a_d) - \ln(a_v)]}{\ln(a_{hd})} \quad (21)$$

$$\begin{aligned} \ln(a_v) &= \ln(a_d) - b_v[\ln(H_o) - \ln[D_{oh}]b_{hd}] = \\ &= \ln(a_d) - b_v \ln(a_{hd}) \end{aligned} \quad (22)$$

Relaciones similares entre los parámetros de las relaciones alométricas pueden ser obtenidas al sustituir las relaciones (8) y (9) en las relaciones (17) y (18).

La figura 1 muestra el caso de un conjunto de ecuaciones alométricas para la misma especie y diferentes sitios o para varias especies, indicando patrones en fun-

ción de la localización del punto de intersección de las líneas rectas. Una formulación alternativa para el caso de los datos de una especie es suponer que cada par de datos medidos (H o D, B o D^2H , B o H, D) corresponde a una ecuación alométrica particular, además de que todas las relaciones tienen un punto en común "virtual", tal como se muestra esquemáticamente en la figura 2. Los desarrollos siguientes se aplican a esta situación.

Efecto de las unidades de medida en las relaciones alométricas

En los ajustes a los datos experimentales, la relación (16) o (17) generalmente muestra dispersión ($R^2 < 1$), lo que denota que el punto de intersección de las líneas rectas es una zona común (Lumer *et al.*, 1942; White y Gould, 1965). Dadas las unidades generalmente usadas en las relaciones alométricas (p.ej. cm para D), la intersección (zona) es para valores mayores que 1, por lo que el signo de la relación (16) o (17) es negativo.

Lumer *et al.* (1942) y White y Gould (1965), observaron que al cambiar las unidades de medida (incremento; p.ej. de cm a dm) la correlación de las relaciones (16) o (17) se incrementa, destacando su dependencia. La relación alométrica general $Y_o = k_o(X_o)^z$, con unidades originales X_o , Y_o y constante k_o (z es independiente de las unidades de medida), puede plantearse como función de las unidades de medida de X y Y (Lumer, 1939; Lumer *et al.*, 1942; White y Gould; 1965). Un cambio en las unidades de X y Y puede presentarse como un cambio de X_o a $q_x X_o$ ($= X_q$) y de Y_o a $q_y Y_o$ ($= Y_q$), por lo que se obtiene:

$$\frac{q_y Y_o}{q_y} = k_o \left(\frac{q_x X_o}{q_x} \right)^z \Rightarrow Y_q = q_y \left(\frac{k_o}{q_x^z} \right) X_q^z = k_q X_q^z \quad (23)$$

Al usar $q_x > 1$ en la ecuación (16) o (17), por ejemplo, el coeficiente de determinación R^2 se incrementa. Para valores de $q_x < 1$, para el punto o zona de intersección negativa (Fig. 1), el signo de la relación (16) o (17) se vuelve positivo.

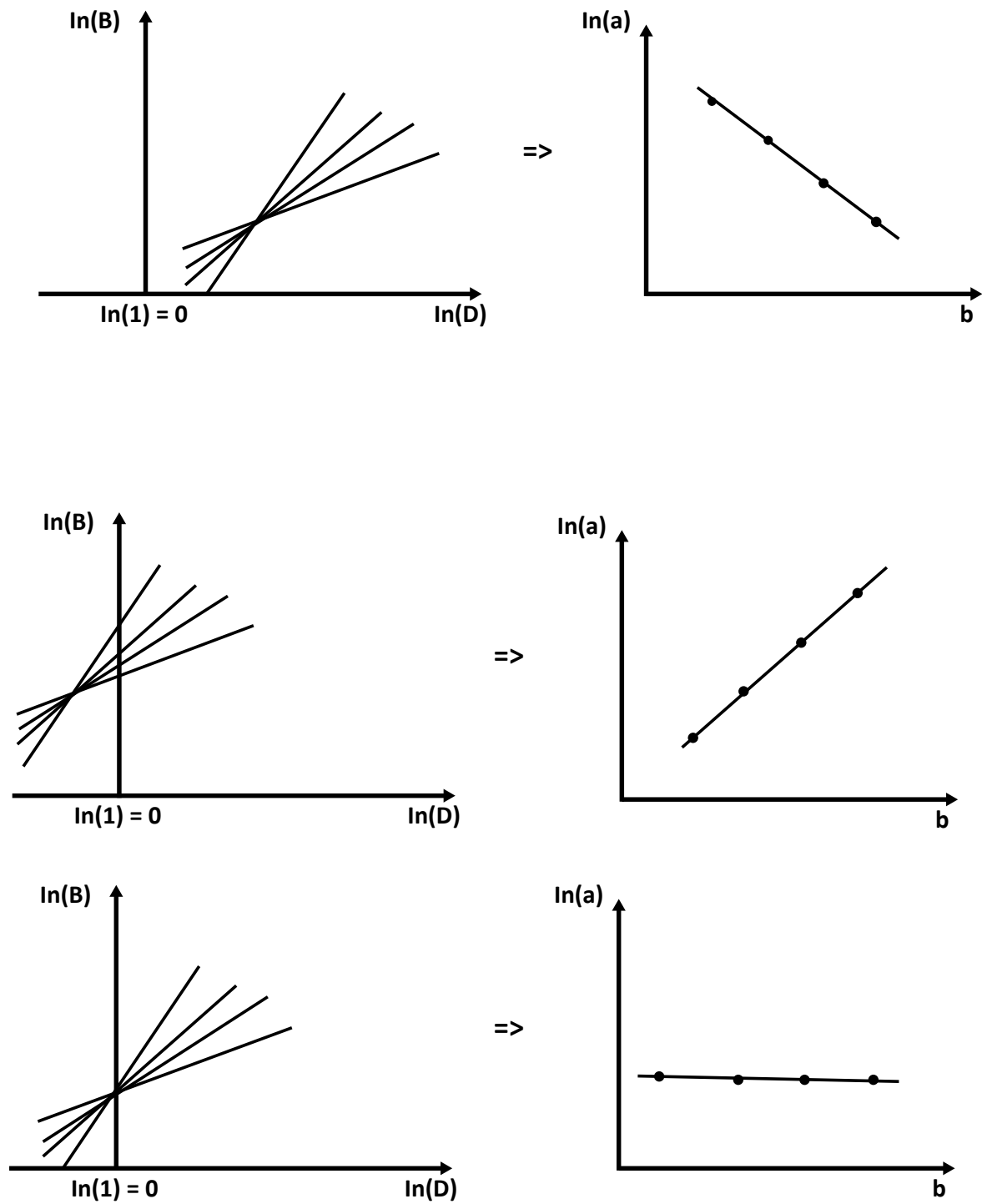


FIGURA 1. Patrones de intersección de un conjunto de líneas rectas en función de la localización del punto de intersección en el espacio log-log con relación a $\ln(1) = 0$ y relación entre los parámetros de la recta $\ln(B) = \ln(a) + \ln(D)b$.

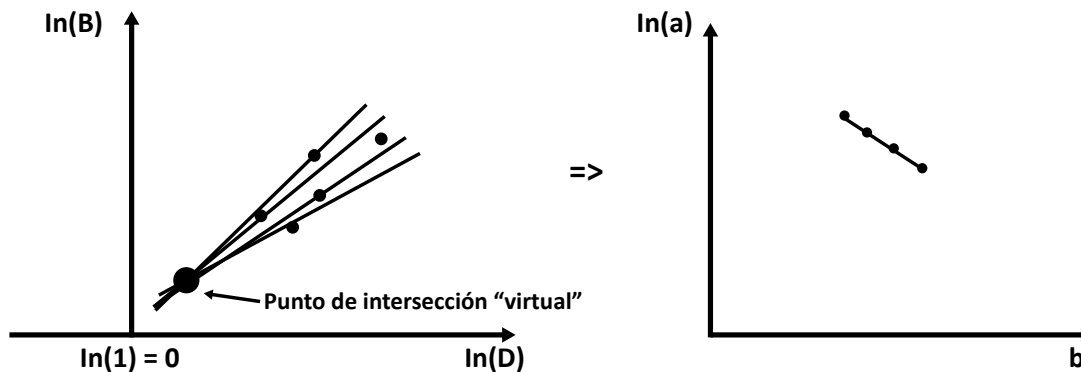


FIGURA 2. Espacio log-log de D-B para el caso de una sola especie donde las líneas generadas pasan por cada punto muestral y se interceptan en un punto común “virtual”.

Ajuste estadístico del modelo alométrico y métricas de error

El modelo potencial $Y = kX^z$ generalmente se ajusta mediante el uso de una transformación logarítmica:

$$\ln(Y) = \ln(k) + z\ln(X) \tag{24}$$

El espacio de la transformación logarítmica será usado en lo siguiente para analizar los métodos de estimación planteados, para evitar el problema de sesgos en las transformaciones inversas (Baskerville, 1972; Sprugel, 1983; Crow y Shimizu, 1988).

El modelo alométrico ajustado en el espacio log-log puede ser analizado en función de su pendiente e intersección (sesgo):

$$\ln(Y)_{estimado} = c + d \ln(Y)_{medido} \tag{25}$$

Adicional al uso del coeficiente de determinación R^2 en el espacio logarítmico, el ajuste estadístico de los modelos puede analizarse usando la raíz del error cuadrático medio (RECM), $S = \ln(Y)$:

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - \hat{S}_i)^2} \tag{26}$$

y por el error absoluto medio (EAM), en porcentaje:

$$EAM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{S_i - \hat{S}_i}{S_i} \right| \right\} \tag{27}$$

Bases de datos de mediciones de atributos de los árboles

En la tabla 1 se muestran las características de las bases de datos de D, H y B de las especies analizadas. Los datos fueron obtenidos de publicaciones en la literatura.

Las especies analizadas fueron seleccionadas para tener un nivel mínimo de diversidad de especies de diferentes tipos de bosques; aunque resulta claro que esto es solo una aproximación. Se buscó que las bases de datos seleccionadas cumplieran con el objetivo de tener un número de mediciones adecuado o cubrir un intervalo de medición representativo de los atributos de la especie.

En el caso de *Quercus phellus* L. (Parresol, 1999), los datos publicados de biomasa estaban en términos de materia verde, por lo que utilizaron los contenidos de humedad de Schlaegel (1981) para convertirlos a materia seca.

De las 690 mediciones disponibles, se eliminaron seis datos: cuatro por estar muy cercanos al punto de intersección “virtual” utilizado ($D = 0.6$ cm) y dos por ser considerados como datos anómalos (“outliers”).

TABLA 1. Bases de datos utilizadas para los análisis.

No.	Especie	Sitio	Lugar	No. Datos	D min (cm)	D max (cm)	H min (m)	H max (m)	B min (kg)	B max (kg)	Autor
1	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	Superior National Forest	Minnesota, USA	32	0.90	35.40	2.20	23.80	0.11	559.05	Woods, Feiveson y Botkin (1991)
2	<i>Picea mariana</i> (Mill.) B.S.P.	Superior National Forest		31	2.90	23.00	2.90	19.95	0.96	204.61	Woods <i>et al.</i> (1991)
3	<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	Cloquet Forestry Center	Minnesota, USA	15	7.10	23.10	10.10	20.00	6.55	121.19	Jokela, Shannon y White (1981)
4	<i>Abies religiosa</i> (H.B.K.) Schl. <i>et</i> Cham.	San Felipe Hidalgo Nanacamilpa	Tlaxcala, México	26	5.70	79.00	6.79	45.46	5.39	3,600.77	Avendaño Hernández, Acosta Mireles, Carrillo Anzures y Etchevers Barra (2009)
5	<i>Quercus magnoliaeformis</i> Née	R.B. Sierra de Huautla	Morelos, México	12	6.50	31.50	5.00	16.40	9.00	863.70	Gómez-Díaz, Etchevers-Barra, Monterrosos-Rivas, Campos-Alez y Tinoco-Rueda (2011)
6	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	Chicken Creek	Utah, USA	14	3.00	27.40	3.80	17.70	1.67	269.65	Johnston y Bartos, (1977)
7	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	Gros Ventre	Wyoming, USA	6	13.50	36.00	6.30	20.40	17.84	399.74	Johnston y Bartos, (1977)
8	<i>Quercus phellos</i> L.	Mississippi Delta	Mississippi, USA	39	21.80	80.50	18.30	35.10	196.29	3,709.89	Parresol, (1999) y Schlaegel, (1981)
9	<i>Pinus montezumae</i>	Sierra Nevada	Estado de México, México	15	7.20	65.90	3.99	36.05	5.25	4,485.98	Carrillo Anzúres, Acosta-Mireles, Flores-Ayala, Juárez-Bravo y Bonilla (2014)
10	<i>Rhamnus cathartica</i>	Southern and Southeastern Wisconsin	Wisconsin, USA	15	1.20	24.70	2.90	13.00	0.26	230.14	Mascaro y Schnitzer, (2011)
11	<i>Endospermum chinensis</i>	Kalimantan	Borneo Indone-siano	34	3.20	100.50	5.30	36.00	1.46	7,085.56	Manuri <i>et al.</i> (2016)



TABLA 1. Bases de datos utilizadas para los análisis. Continuación...

No.	Especie	Sitio	Lugar	No. Datos	D min (cm)	D max (cm)	H min (m)	H max (m)	B min (kg)	B max (kg)	Autor
12	<i>Paramichelia braianensis</i>	Kalimantan	Borneo Indone-siano	36	3.10	98.00	5.70	39.00	2.02	8,628.90	Manuri et al. (2016)
13	<i>Garuga pierrei</i>	Kalimantan	Borneo Indone-siano	40	4.20	93.00	5.90	38.00	2.55	9,658.18	Manuri et al. (2016)
14	<i>Schima superba</i>	Kalimantan	Borneo Indone-siano	33	3.40	84.50	3.40	33.00	1.84	8,315.20	Manuri et al. (2016)
15	<i>Parashorea stellata Kurz</i>	Kalimantan	Borneo Indone-siano	30	1.90	115.00	4.20	46.20	0.96	11,197.39	Manuri et al. (2016)
16	<i>Sinosideroxlon Bonii.</i>	Kalimantan	Borneo Indone-siano	30	1.80	114.30	3.30	33.80	0.60	8,879.06	Manuri et al. (2021)
17	<i>Pinus mono-phylla</i>	Nevada and Eastern California	Nevada y California, USA	76	0.40	115.60	1.40	14.00	0.33	3,137.20	Miller, Meeuwig y Budy (1981)
18	<i>Juniperus osteosperma</i>	Nevada and Eastern California	Nevada y California, USA	33	4.10	50.50	2.70	9.40	11.70	956.30	Miller et al. (1981)
19	<i>Olea euro-paea L.</i>	Manu Angetu Forest	Etiopia	30	3.00	80.00	3.00	18.00	9.08	1,971.39	Kebede y Soromessa (2018)
20	<i>Laguncularia racemosa</i>	Bertioga	Sao Paulo, Brazil	46	0.60	20.00	1.20	12.10	0.10	193.25	Gomez Soares y Schaeffer-Novelli (2005)
21	<i>racemosa</i>	Guaratiba	Rio de Janeiro, Brazil	32	1.10	22.20	1.94	10.80	0.28	212.85	Gomez Soares y Schaeffer-Novelli (2005)
22	<i>Rhizophora mangle</i>	Bertioga	Sao Paulo, Brazil	33	1.30	19.40	1.80	11.40	0.32	310.23	Gomez Soares y Schaeffer-Novelli (2005)
23	<i>Rhizophora mangle</i>	Guaratiba	Rio de Janeiro, Brazil	32	1.50	22.00	1.90	15.10	0.35	279.71	Gomez Soares y Schaeffer-Novelli (2005)

RESULTADOS

Ajustes específicos

Cada base de datos (Tabla 1) se procesó para estimar los parámetros de las relaciones B-D, H-D y B-D²H, ecuaciones en el espacio transformado log-log. La tabla 2 muestra los parámetros estimados por regresión lineal ordinaria en el espacio log-log con sus coeficientes de determinación asociados a este espacio.

En la tabla 2 se muestran los parámetros de la relación (9) entre los exponentes, la cual se cumple bien (Fig. 3).

Para estimar los parámetros de las relaciones B-D²H, B-D y H-D, ecuaciones (1), (2) y (4), se definió un punto de intersección de las líneas ajustadas (ver esquema en la Fig. 2). El valor seleccionado fue $D = 0.6$, $\ln(D=0.6) = -0.511$, mismo valor usado también para D²H. El valor de B, relación (2), se estimó de la ecuación ajustada (Tabla 2) para cada base de datos, cuyos parámetros siguen el patrón mostrado en la figura 2. El valor de intersección $[\ln(0.6), \ln(a_d) + b_d \ln(0.6)]$, espacio B-D, fue usado para estimar los parámetros de las líneas analizadas en el espacio log-log al

usar cada dato de las bases (especies) analizadas, ya con dos puntos se definió la ecuación de la línea recta. Puesto que se conoció el punto de intersección (constante a_d), entonces solamente es necesario estimar b_d usando la relación (9), figura 3. La figura 4 muestra los resultados obtenidos por este procedimiento, donde el error de estimación es prácticamente nulo.

El problema asociado al proceso de estimación es que se requiere conocer la pendiente b_v , la cual generalmente no está disponible en las compilaciones de ecuaciones alométricas. Aun si se realiza una regresión forzando que $b_v = 1$, generalmente con errores cercanos a utilizar b_v variable, para estimar b_d de la relación (9) sin error, es necesario estimar a_d de la relación (7), por lo que se requiere conocer a_v .

Para tener un contexto de los resultados del uso de las ecuaciones alométricas específicas o locales, cuyos parámetros están mostrados en la tabla 2, la figura 5 muestra los errores de estimación, que en teoría es el mejor resultado posible de ajustes de modelos alométricos que toman en consideración cada caso (especie) en particular.

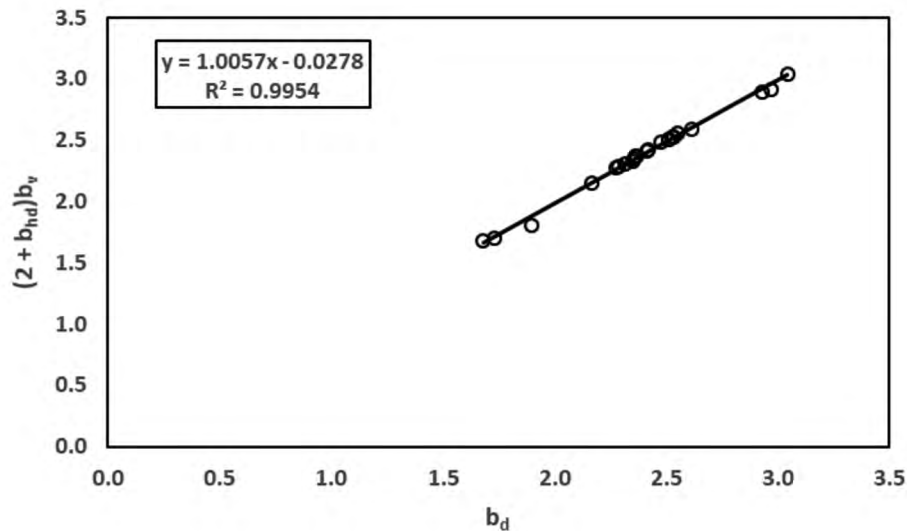


FIGURA 3. Relación (6) entre los exponentes para los datos de la tabla 1.



TABLA 2. Parámetros de las ecuaciones alométricas de las bases de datos de la tabla 1 obtenidos por regresión lineal en espacio log-log.

No.	Especie	$\ln(a_d)$	b_d	R^2	$\ln(a_{hd})$	b_{hd}	R^2	$\ln(a_v)$	b_v	R^2	$(2+b_{hd})b_v$
1	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	-2.2432	2.4151	0.9942	0.8896	0.6847	0.9784	-3.0423	0.8999	0.9953	2.4161
2	<i>Picea mariana</i> (Mill.) B.S.P.	-2.2421	2.3574	0.9835	0.3162	0.8486	0.9071	-2.4748	0.8234	0.9826	2.3455
3	<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	-2.5524	2.3707	0.9724	1.4260	0.4937	0.7649	-3.8972	0.9493	0.9814	2.3673
4	<i>Abies religiosa</i> (H.B.K.) Schl. et Cham.	-2.6404	2.5104	0.9934	0.7669	0.7109	0.9376	-3.3461	0.9256	0.9970	2.5092
5	<i>Quercus magnoliifolia</i> Née	-3.3674	2.9334	0.9764	0.6071	0.7101	0.7462	-3.9201	1.0680	0.9729	2.8944
6	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	-2.2057	2.3511	0.9979	0.6141	0.6458	0.8502	-2.6983	0.8806	0.9903	2.3299
7	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	-4.6386	2.9753	0.9847	0.0560	0.8026	0.6512	-4.5249	1.0414	0.9890	2.9186
8	<i>Quercus phellos</i> L.	-1.3714	2.1683	0.9775	2.2855	0.2595	0.3947	-3.5003	0.9537	0.9850	2.1549
9	<i>Pinus montezumae</i>	-4.3414	3.0466	0.9909	-0.3920	0.9667	0.9400	-3.9261	1.0256	0.9950	3.0426
10	<i>Rhamnus cathartica</i>	-1.7746	2.2899	0.9975	1.0937	0.4490	0.9145	-2.7893	0.9337	0.9976	2.2866
11	<i>Endospermum chinensis</i>	-2.5775	2.5157	0.9900	1.3511	0.4973	0.9011	-3.9190	1.0055	0.9906	2.5110
12	<i>Paramichelia braianensis</i>	-1.9040	2.4230	0.9825	1.4416	0.4766	0.8448	-3.3143	0.9784	0.9892	2.4231
13	<i>Garuga pierrei</i>	-2.2028	2.5313	0.9864	1.2999	0.5064	0.9232	-3.5200	1.0104	0.9907	2.5325
14	<i>Schima superba</i>	-2.2015	2.5343	0.9940	1.0465	0.5922	0.8933	-3.2089	0.9761	0.9970	2.5302
15	<i>Parashorea stellata</i> Kurz	-1.7687	2.3668	0.9882	1.1990	0.5512	0.9457	-2.8930	0.9289	0.9933	2.3698
16	<i>Sinosideroxylon Bonii</i> .	-1.6846	2.3168	0.9954	1.0820	0.5436	0.9118	-2.6448	0.9084	0.9944	2.3106
17	<i>Pinus monophylla</i>	-0.6502	1.8994	0.9500	0.4158	0.4593	0.8362	-0.6714	0.7352	0.9412	1.8081
18	<i>Juniperus osteosperma</i>	-0.2413	1.7348	0.8852	0.5871	0.3803	0.6388	-0.5615	0.7141	0.8619	1.6998
19	<i>Olea europaea</i> L. subsp. <i>cuspidata</i>	0.0856	1.6836	0.9381	0.7974	0.4715	0.7377	-0.4601	0.6815	0.9510	1.6843
20	<i>Laguncularia racemosa</i>	-2.3175	2.5558	0.9630	0.4546	0.7528	0.8411	-2.7431	0.9291	0.9792	2.5576
21	<i>Laguncularia racemosa</i>	-1.6683	2.2792	0.9863	0.8241	0.5705	0.8821	-2.3825	0.8836	0.9859	2.2713
22	<i>Rhizophora mangle</i>	-2.0156	2.6172	0.9911	0.4519	0.7370	0.8411	-2.391	0.9454	0.9821	2.5876
23	<i>Rhizophora mangle</i>	-1.6093	2.4810	0.9897	0.6247	0.7222	0.9370	-2.1785	0.9118	0.9900	2.4821

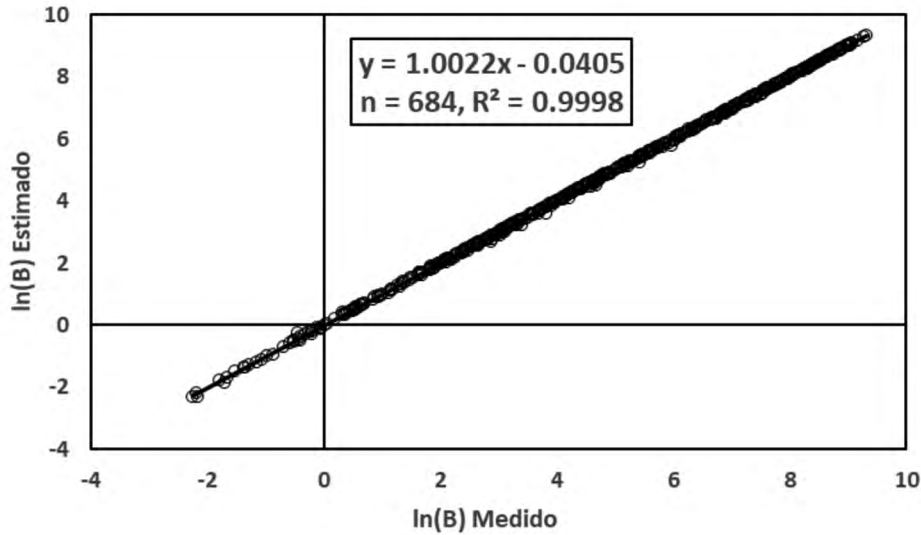


FIGURA 4. Estimaciones obtenidas usando el procedimiento introducido, caso de b_v conocido.

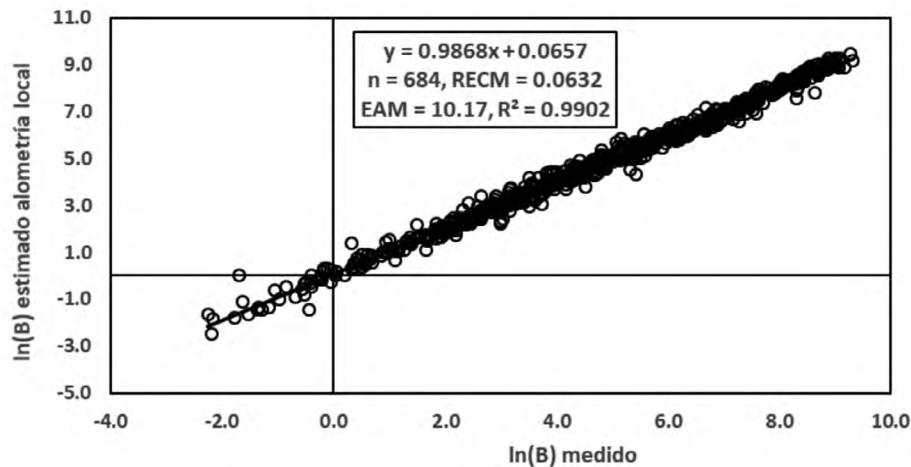


FIGURA 5. Estimaciones obtenidas usando ecuaciones alométricas específicas o locales.

Ajustes específicos con intersección común

Con base en la metodología mostrada en la figura 2, la figura 6 muestra la relación D-H para toda la base de datos, donde se estableció un punto de intersección general en (-2.15, -0.65). Para cada par de datos se determinó su pendiente usando el dato del punto de intersección y los datos fueron ordenados de acuerdo con los valores de las pendientes para establecer líneas rectas $\ln(H) = a_{hd} + b_{hd}\ln(D)$, agrupando valores comunes de pendientes en forma no traslapada. La tabla 3 muestra los parámetros

de las líneas rectas definidas en el proceso, donde los ajustes estadísticos muestran pequeños errores de estimación.

Para cada línea recta entre $\ln(D) - \ln(H)$ ajustada a los datos de la figura 6 se ajustaron a estos datos líneas rectas entre $\ln(D) - \ln(B)$, $\ln(H) - \ln(B)$ y $\ln(D^2H) - \ln(B)$.

La figura 7 muestra la relación entre $\ln(a_d) - b_d$ de la relación $\ln(D) - \ln(B)$, que muestra un patrón con una zona de intersección común definiendo relaciones entre la intersección de las líneas $\ln(D) - \ln(H)$ con las líneas $\ln(D) - \ln(B)$.

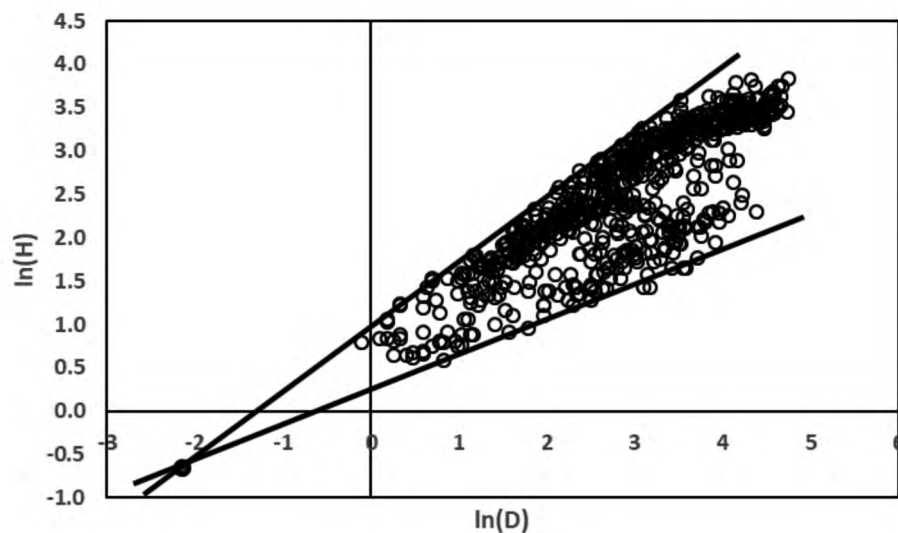


FIGURA 6. Relación $\ln(D) - \ln(H)$ para la base de datos completa, con un punto “virtual” de intersección de las líneas rectas.

TABLA 3. Parámetros de la relación $\ln(D) - \ln(H)$ de la figura 6.

No.	$\ln(a_{dh})$	b_{dh}	R^2
1	-0.2330	0.3960	0.9793
2	-0.2546	0.4271	0.9901
3	-0.2993	0.4606	0.9922
4	0.3633	0.4740	0.9970
5	0.4240	0.4876	0.9979
6	0.5161	0.4775	0.9953
7	0.5076	0.5554	0.9949
8	0.5539	0.5969	0.9945
9	0.6236	0.6450	0.9970
10	0.6324	0.7230	0.9989
11	0.7656	0.6476	0.9981
12	0.7823	0.6691	0.9988
13	0.8175	0.6842	0.9989
14	0.8608	0.6933	0.9988
15	0.9184	0.7030	0.9973
16	0.9675	0.7284	0.9976

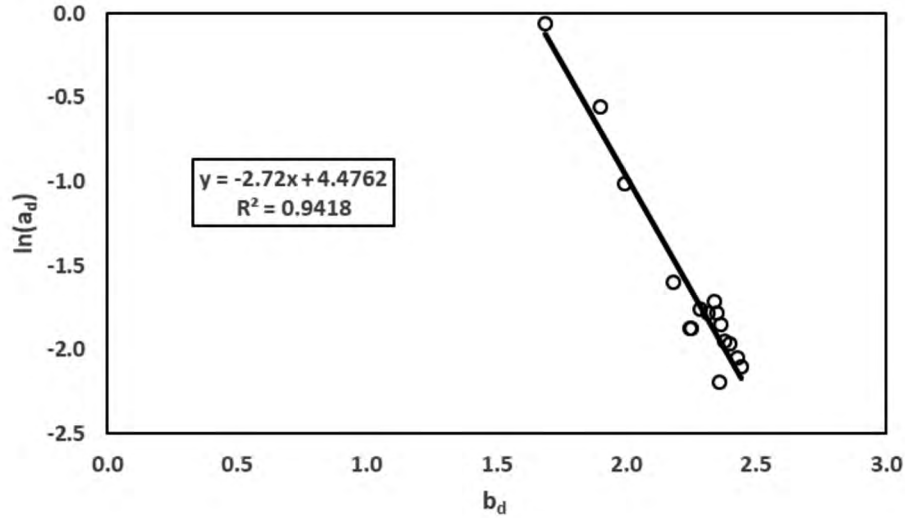


FIGURA 7. Relación entre b_d y $\ln(a_d)$ para las líneas $\ln(D) - \ln(B)$ asociadas a líneas $\ln(D) - \ln(H)$

Con los parámetros estimados de las líneas asociados a cada relación $\ln(D) - \ln(H)$, se realizó un ajuste por regresión multivariada lineal con interacciones para estimar b_d :

$$b_{d\text{est}} = 111.56 + 0.258a_{dh} - 108.35b_{dh} + 43.76\ln(b_{dh}) + 71.84b_{dh}\ln(b_{dh}) \quad (28)$$

con $R^2 = 0.974$, error estándar = 0.0418.

En vez de utilizar los valores de b_d medidos se utilizaron los valores b_d estimados por regresión para estimar $\ln(ad)$:

$$\ln(a_d)\text{est} = 5.411 + 1.998b_{dh} - 3.655b_{d\text{est}} \quad (29)$$

con $R^2 = 0.953$, error estándar = 0.137

La figura 8 muestra los resultados del proceso de estimación con el uso de $\ln(a_d)$ y b_d estimados, donde se observaron errores de estimación dentro del intervalo esperado.

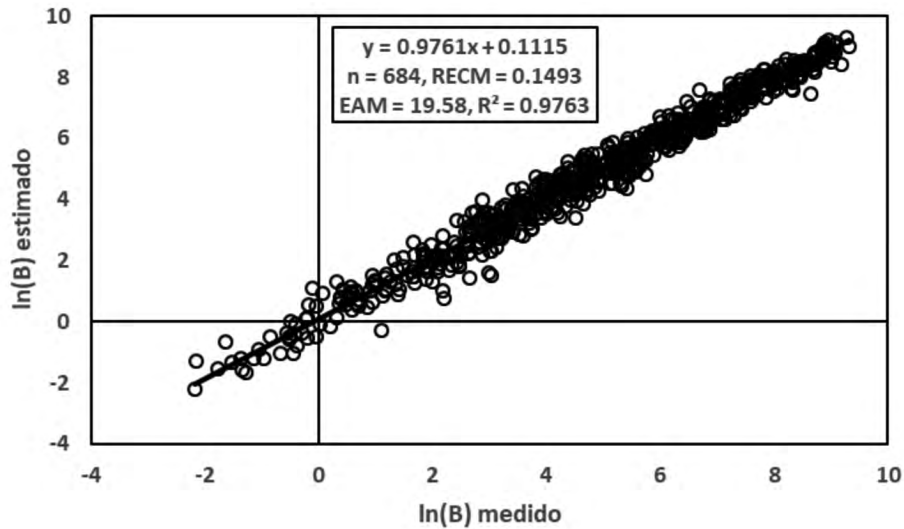


FIGURA 8. Estimación de $\ln(B)$ usando $\ln(a_d)$ y b_d estimados por el proceso del punto de intersección “virtual” en el espacio $\ln(D) - \ln(H)$.



La figura 9 muestra que los coeficientes de determinación (R^2) asociados a las líneas rectas entre $\ln(D)$ y $\ln(H)$ para las relaciones entre $\ln(D) - \ln(B)$, o $\ln(D^2H) - \ln(B)$, y $\ln(H) - \ln(B)$, tuvieron patrones directamente proporcionales. Esto implica que las estimaciones de la figura 8 tienen mayores errores cuando los patrones $\ln(B) = \ln(a_d) + b_d \ln(D)$ o $\ln(B) = \ln(a_h) + b_h \ln(H)$ tuvieron mayores errores en los ajustes. De acuerdo con estos resultados, es necesaria la búsqueda de un punto “virtual” de intersección que permita que las líneas rectas entre $\ln(D)$ y $\ln(H)$ tengan asociadas líneas rectas con valores altos de R^2 .

Para analizar los errores asociados a las líneas rectas $\ln(D) - \ln(H)$, en la figura 10 se muestra el patrón entre

$\ln(H) - \ln(B)$, en donde se definió un punto de intersección “virtual” dado por $(-0.1, -5.7)$. El proceso de selección de datos para estimar los parámetros de las líneas rectas fue similar al caso del patrón $\ln(D) - \ln(H)$. La tabla 4 muestra los parámetros ajustados a las líneas rectas $\ln(H) - \ln(B)$, donde se observan valores de R^2 superiores a 0.99, implicando errores de estimación mínimos.

La figura 11 muestra la relación entre los coeficientes de determinación (R^2) ajustados a los datos de las líneas rectas $\ln(H) - \ln(B)$, donde se observa que los errores en las rectas $\ln(H) - \ln(B)$ son directamente proporcionales a los de las rectas $\ln(D) - \ln(H)$.

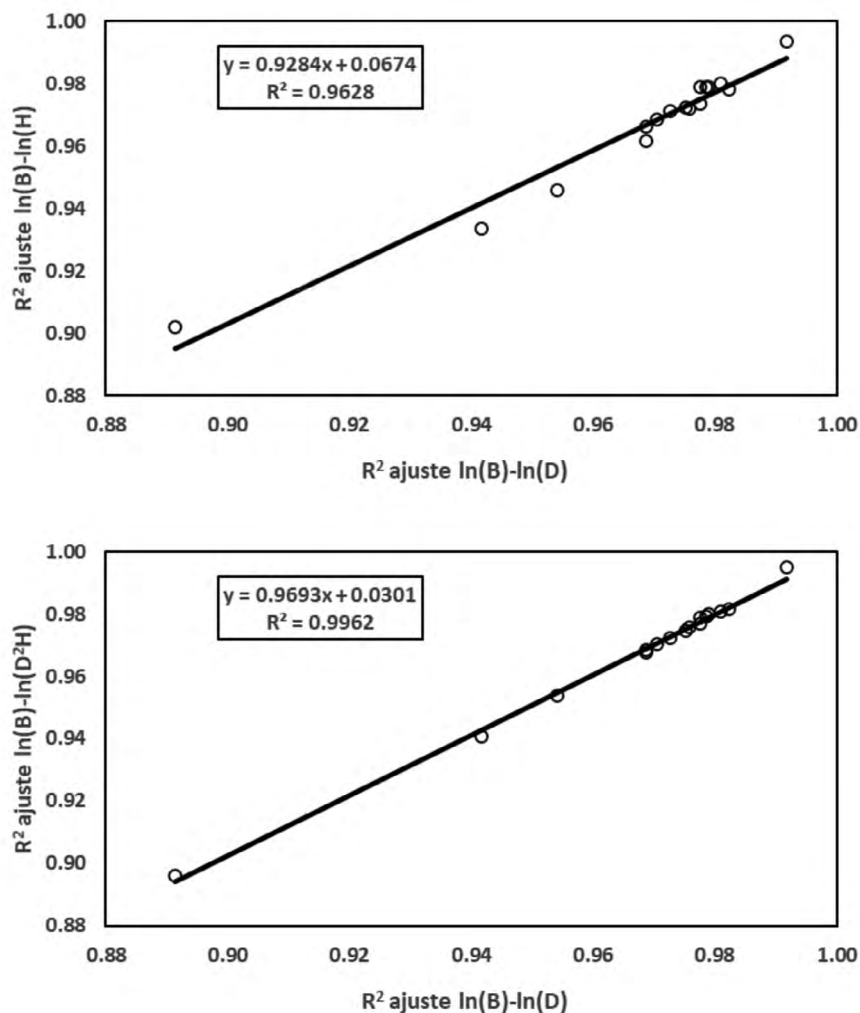


FIGURA 9. Relación entre los coeficientes de determinación (R^2) ajustados a los datos de las líneas rectas $\ln(D) - \ln(H)$.

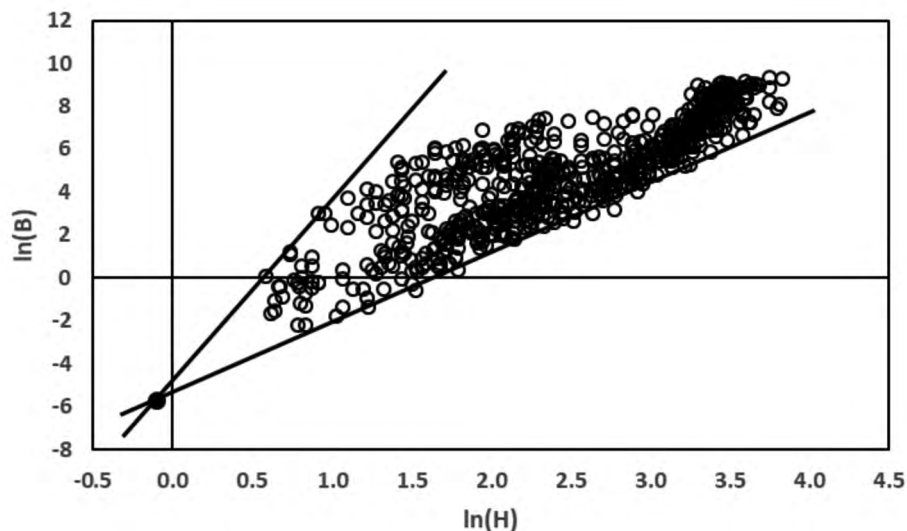


FIGURA 10. Relación $\ln(H) - \ln(B)$ para toda la base de datos con un punto “virtual” de intersección de líneas rectas.

TABLA 4. Parámetros de la relación $\ln(H) - \ln(B)$ de la figura 10.

No.	$\ln(a_p)$	b_h	R^2
1	-5.2416	3.1138	0.9974
2	-5.2853	3.3314	0.9936
3	-5.4226	-3.5267	0.9972
4	-5.3600	3.6450	0.9969
5	-5.3992	3.8109	0.9975
6	-5.2451	3.9096	0.9976
7	-5.2432	4.0539	0.9981
8	-5.1441	4.1616	0.9986
9	-5.1807	4.3577	0.9965
10	-5.1933	4.5428	0.9979
11	-5.1139	4.6436	0.9990
12	-5.0875	4.8021	0.9983
13	-5.1768	5.0193	0.9988
14	-5.1612	5.1602	0.9978
15	-5.1214	5.3039	0.9990
16	-5.0341	5.4199	0.9975
17	-5.1181	5.6134	0.9991
18	-5.1367	5.7809	0.9985
19	-5.2114	6.0145	0.9989
20	-5.1749	6.1769	0.9996
21	-5.1259	6.3103	0.9995
22	-4.9907	6.3088	0.9996
23	-5.3181	6.7818	0.9984
24	-5.1224	6.7715	0.9975
25	-5.0143	6.8791	0.9999
26	-5.1740	7.1756	0.9996
27	-4.5704	7.0984	0.9993
28	-4.2492	7.2721	0.9990
29	-4.8554	8.4007	0.9916

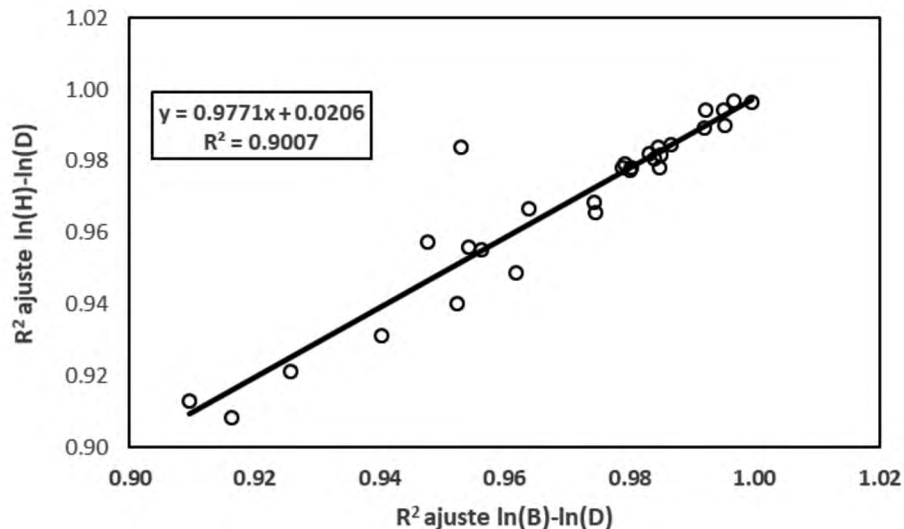


FIGURA 11. Relación entre los coeficientes de determinación (R^2) ajustados a los datos de las líneas rectas $\ln(B) - \ln(D)$ y $\ln(H) - \ln(D)$.

Ajustes generales

La situación de desarrollar una ecuación alométrica general para todas las bases de datos está mostrada en la figura 12 (espacio normal). El uso de la relación de la figura 12 para todos los datos genera estimaciones y errores asociados, tal como se muestra en la figura 12. Es claro que, a menos que la dispersión de datos en el espacio B-D o $B-D^2H$ sea pequeña, el uso de ecuaciones específicas o locales resulta en menores errores de estimación que el caso de usar una ecuación alométrica general para todas las especies.

A partir del punto de intersección (-0.511, -3.4) en el espacio $\ln(D)-\ln(B)$, es posible definir un valor constante para b_d y estimar la biomasa aérea total. El problema de esta aproximación es que los valores óptimos (minimización del error de estimación) tienen diferentes patrones que dependen del valor de b_d . Para valores de b_d mayores de 2 y hasta un valor aproximado de 3, la figura 13 muestra los resultados obtenidos con $b_v = 2.45$, así como las estimaciones usando una ecuación alométrica general caso de las 20 bases de datos que cumplen la restricción en b_d ; (Tabla 2). Se observa en la figura 13 que los errores de estimación del uso de b_d fija (optimizada) fueron similares al caso de uso de un modelo alométrico general.

La figura 14 muestra los resultados de la estimación para el caso de bases de datos con b_d menor que 2 y mayor

a 1.65. El valor de b_d estimado fue de 1.95 minimizando el error de estimación. En la misma figura se muestra el uso de una relación alométrica general donde los errores de estimación son comparables con el caso $b_d = 1.95$.

Ajustes generales con intersección común

Para generalizar el enfoque al considerar un exponente como fijo o variable es necesario replantear el problema de estimación para el uso de la relación entre la constante a_d y el exponente b_d definido por la ecuación (17).

La figura 15 muestra la relación entre $\ln(a_d)$ y b_d para todas las bases de datos de la tabla 2, donde se observa una relación lineal congruente con lo esperado, ecuación (17), usando un valor de $q_x = 1$ (D en cm) en la ecuación (23). En la misma figura 15 se observa el caso de usar $q_x = 10^4$, donde en la relación entre $\ln(a_d)$ y b_d se mejora en su correlación.

Usando la relación de la figura 15 para $q_x = 10^4$ (D en cm multiplicado por 10^4) para estimar $\ln(a_d)$ en función de b_d [$= (2 + b_{hd})b_v$] y con $b_v = 0.915$, valor óptimo de minimizar el error de estimación, la figura 16 muestra los resultados obtenidos, los cuales son mejores que los del uso de una ecuación alométrica generalizada (Fig. 12), esto es alentador, dado que solo se utilizó información de la relación H-D, b_{hd} que considera condiciones locales.

Ajustes generales con relaciones empíricas

Un método alternativo de estimación es la utilización directa de relaciones empíricas para estimar $\ln(a_d)$ y b_d ,

con los parámetros $\ln(a_h)$ y b_{hd} . Para esto, se pueden definir variables que contengan información sobre b_d , b_h y b_v , además de $\ln(a_d)$, $\ln(a_h)$ y $\ln(a_v)$:

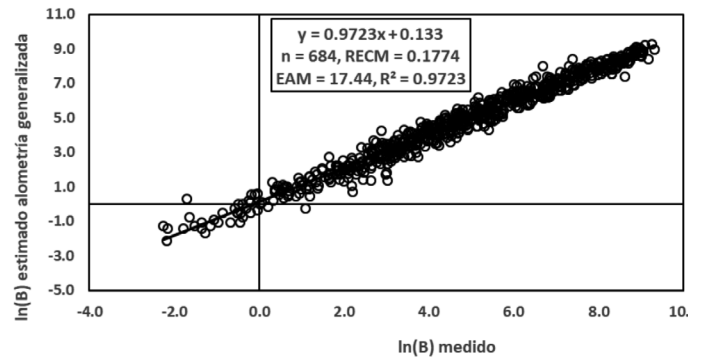
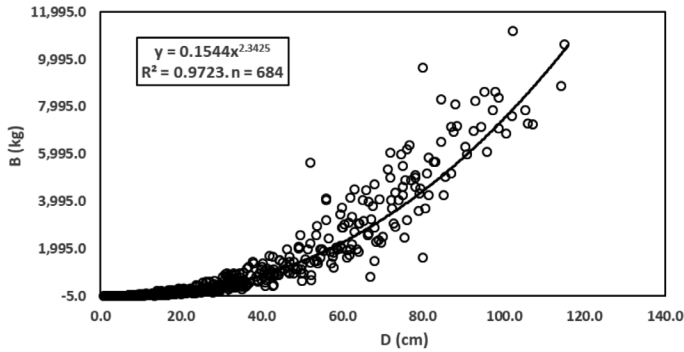


FIGURA 12. Modelo alométrico ajustado a todos los datos (izquierda) y transformación logarítmica con errores de estimación al usar el modelo alométrico generalizado (derecha).

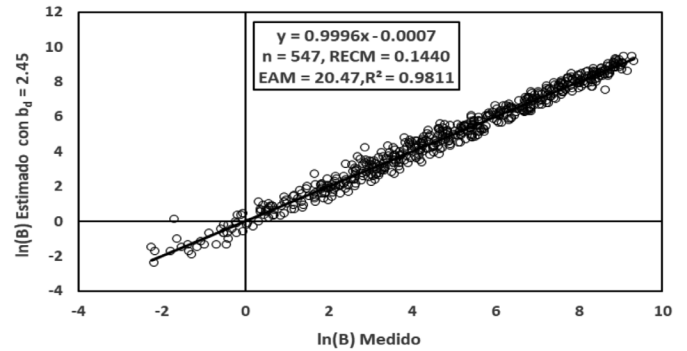
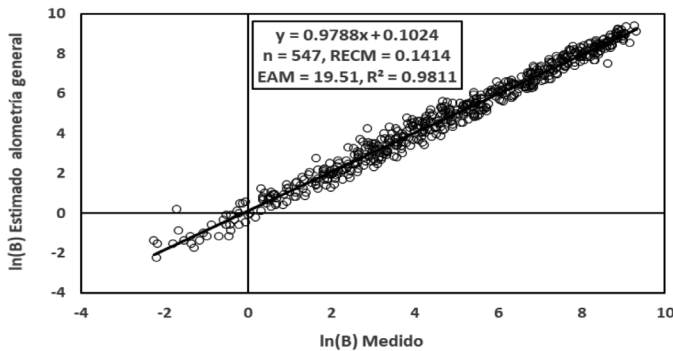


FIGURA 13. Errores de estimación para el caso b_d mayor de 2 y menor a 3.1 para un modelo alométrico general (izquierda) y el uso de $b_d = 2.45$.

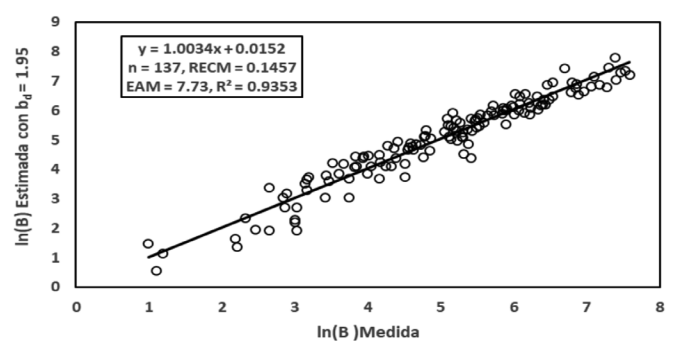
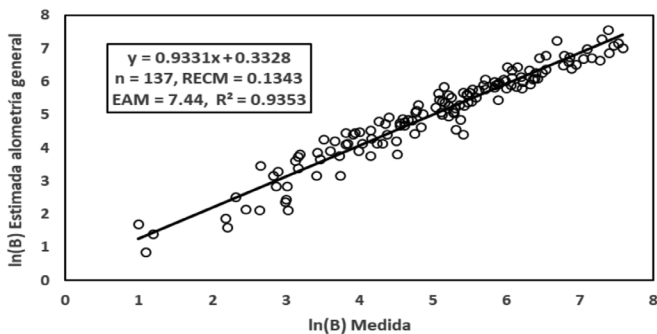


Figura 14. Errores de estimación para el caso b_d menor de 2 y mayor de 1.65 para un modelo alométrico general (izquierda) y el uso de $b_d = 1.95$ (derecha).

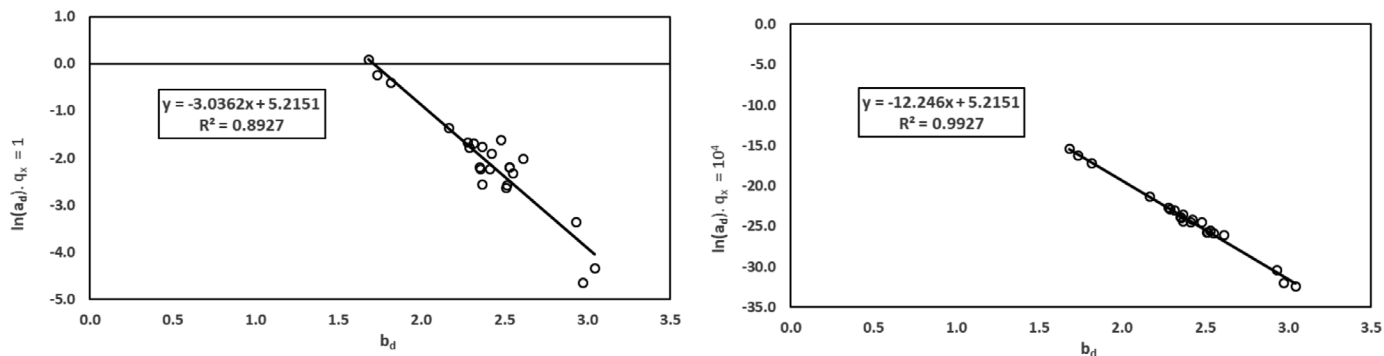


FIGURA 15. Relación entre $\ln(a_d)$ y b_d para $q_x = 1$ (izquierda) y $q_x = 10^4$ (derecha), de la relación (23).

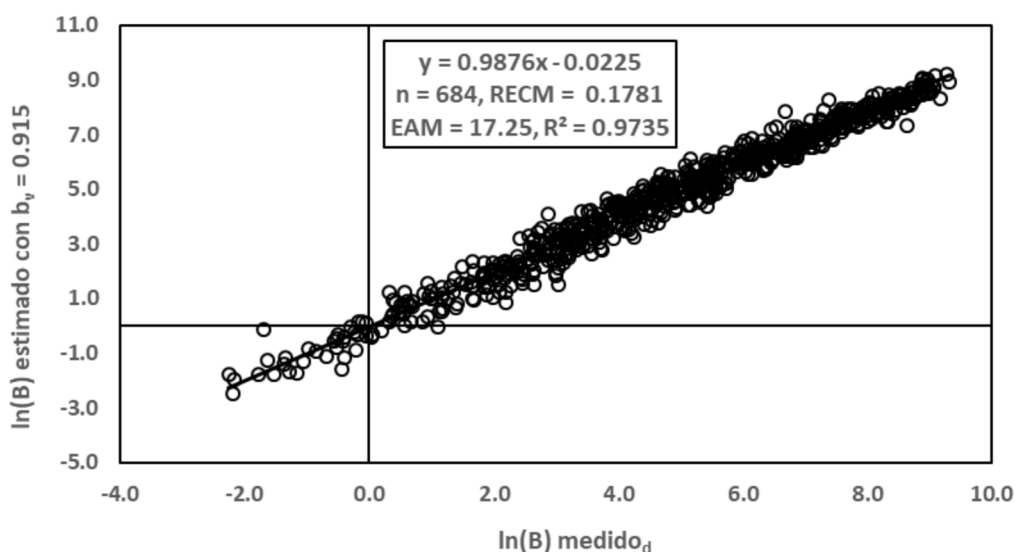


FIGURA 16. Resultado de las estimaciones usando la relación entre $\ln(a_d)$ - b_d para $q_x = 10^4$ y $b_v = 0.915$.

$$A = b_{vd} = \frac{b_d}{b_v} = 2 + b_{hd} \tag{30}$$

$$B = b_{vh} = \frac{b_h}{b_v} = 1 + \frac{2}{b_{hd}} \tag{31}$$

$$C = \frac{b_{vd}}{b_{vh}} = \frac{b_d}{b_h} = b_{hd} \tag{32}$$

$$D = \ln(a_{vd}) = \frac{1}{b_v} [\ln(a_d) - \ln(a_v)] \tag{33}$$

$$E = \ln(a_{vh}) = \frac{1}{b_v} [\ln(a_h) - \ln(a_v)] \tag{34}$$

$$F = \ln(a_{hd}) - \ln(a_{vh}) = \frac{1}{b_v} [\ln(a_d) - \ln(a_h)] \tag{35}$$

Con el uso de estas variables se utilizaron regresiones multivariadas lineales con interacción para estima b_d y $\ln(a_d)$:

$$b_{d\ est} = 4.267 - 0.486B - 0.179F + 0.129B * D - 0.03365E * F \tag{36}$$

con $R^2 = 0.819$, error estándar = 0.16.

$$\ln(a_d)\ est = -7.304 + 1.388B - 0.847E - 0.329B * D + 0.146E * F \tag{37}$$

con $R^2 = 0.858$, error estándar = 0.448

La relación entre ambas variables está dada por $[b_d \text{ est}] = 1.77 - 0.3048[\ln(a_d) \text{ est}]$, $R^2 = 0.9653$, que implica una zona común de intersección.

La figura 17 muestra las estimaciones de $\ln(B)$ utilizando b_d de la ecuación (36) y la relación entre $\ln(a_d)$ - b_d para $q_x = 1$ (Fig. 15), donde se observan estimaciones con

error menor que en el caso de usar una regresión generalizada.

Finalmente, la figura 18 muestra las estimaciones de $\ln(B)$ usando las relaciones (36) y (37) para b_d y $\ln(a_d)$, donde el error de estimación es mejor que el caso anterior.

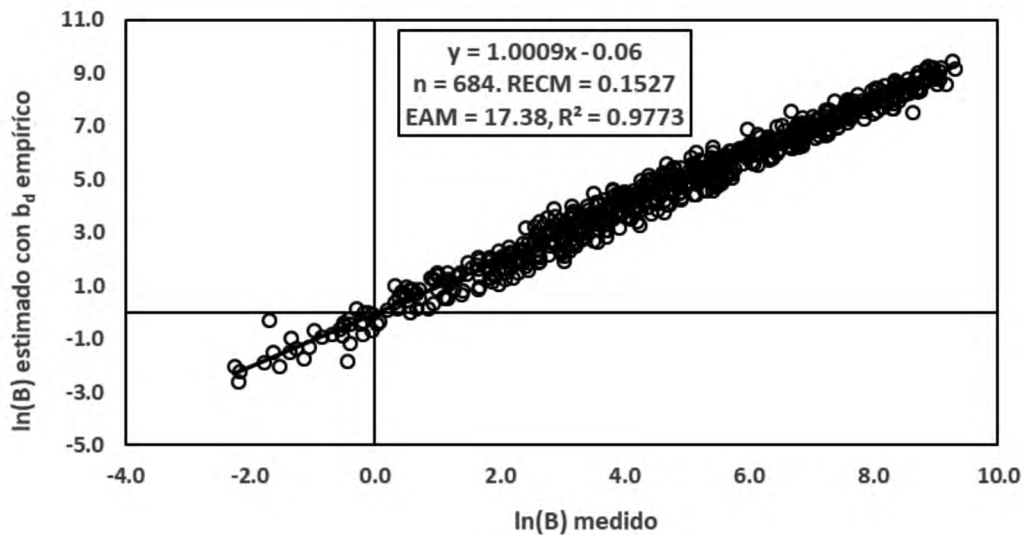


FIGURA 17. Resultado de las estimaciones usando la relación entre $\ln(a_d)$ - b_d para $q_x = 1$ y b_d estimado de la ecuación (36).

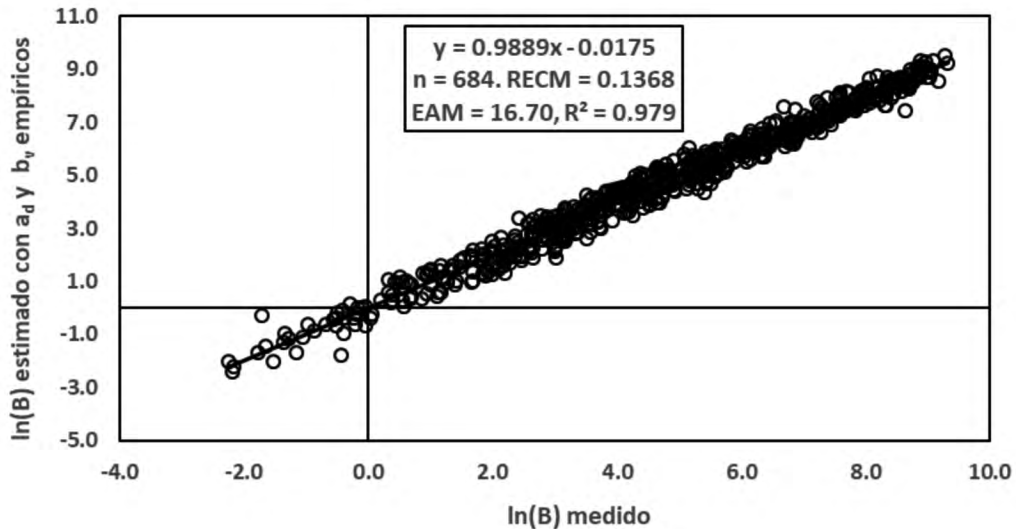


Figura 18. Resultado de las estimaciones usando b_d estimado de la ecuación (36) $\ln(a_d)$ de la ecuación (37).



DISCUSIÓN

El uso de ecuaciones alométricas generalizadas multiespecies o monoespecies con multisitios (Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012) ha sido criticado como no representativo de especies o sitios (zonas) locales (van Breugel, Ransijn, Craven, Bongers y Hall, 2011; Ngomanda *et al.*, 2013; Paul *et al.*, 2016). Del análisis de la figura 12 resulta claro que, si la dispersión del patrón asociado a las mediciones de B y D es alta, las ecuaciones específicas o locales son la mejor opción de estimación.

La variable altura total (H) de los árboles y su relación con el diámetro normal (D) utilizada en el proceso de estimación propuesto muestra alta variabilidad. La relación H-D ha sido discutida como altamente dependiente del medio ambiente (tipo de suelo, topografía, competencia, así como de otros factores del medio ambiente) (Pretzsch y Dieler, 2012; Antin, Pélissier, Vincent y Couteron, 2013; Fayolle *et al.*, 2016), por lo que es importante considerar otras variables que se pueden medir en el campo para establecer relaciones presentadas en este trabajo. En esta perspectiva, el uso de los atributos de la copa de los árboles en lugar de la altura total podría presentar mejores estimaciones de la biomasa aérea total (Goodman, Phillips y Baker, 2014; Ploton *et al.*, 2016). Al respecto, Pretzsch y Dieler (2012) y Antin *et al.* (2013) presentaron evidencia de que los atributos de la copa, principalmente su volumen, son más estables ante variaciones del medio ambiente.

El uso de modelos alométricos generales debe ser orientado a conjuntos de especies con parámetros a_d y b_d similares (Jenkins *et al.*, 2003; Muukkonen, 2007; Chojnacky *et al.*, 2014), lo que implica generar un sistema de clasificación de especies con patrones similares. No obstante este planteamiento, es común encontrar fuerte dispersión en los datos B y D en una misma especie medida en diferentes sitios (Méndez *et al.*, 2012).

La tendencia actual de solo seleccionar modelos alométricos con el menor error de estimación, dependiente de la métrica de error usada (Goodman *et al.*, 2014; Picard, Boyemba y Rossi, 2015a), plantea un escenario con sesgos

en la generalización del proceso de estimación, ya que solo considera un modelo de predicción (B-D o B-D²H). De acuerdo con los desarrollos presentados, es necesario que las compilaciones de ecuaciones alométricas considere modelos B-D, B-D²H y H-D, al menos para poder utilizar el marco teórico desarrollado y hacer estimaciones en función de las relaciones entre los exponentes de los modelos y las constantes y exponentes de un modelo.

CONCLUSIONES

Los métodos introducidos basados en la relación entre los exponentes de los modelos alométricos B-D²H, B-D y H-D, además de la relación entre las constantes y los exponentes de cada modelo, permite aproximar ecuaciones alométricas generalizadas, multiespecies y monoespecies en multisitios con errores de estimación comparables o mejores a los obtenidos con métodos estadísticos convencionales.

El desarrollo de ecuaciones generalizadas puede ser realizado con los métodos presentados basados solo en información de los datos D-H, medidos comúnmente en campo, sin la necesidad de contar con información de la biomasa aérea total (B). Este enfoque permite contar con un modelo aproximado generalmente con errores de estimación iguales o menores que el procedimiento clásico de generar ecuaciones usando ajustes estadísticos (Chave *et al.*, 2014; Feldpausch *et al.*, 2012).

Los resultados obtenidos a partir de las relaciones entre el diámetro normal y la altura total de los árboles plantean la necesidad de considerar variables más estables y con menor dependencia del medio ambiente, tales como los atributos de la corona de los árboles. Este enfoque será explorado en otras contribuciones de los autores.

REFERENCIAS

- Antin, C., Pélissier, R., Vincent, G., & Couteron, P. (2013). Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. *Trees*, 27, 1485-1495. doi: 10.1007/s00468-013-0896-7

- Avendaño Hernández, D. M., Acosta Mireles, M., Carrillo Anzures, F., & Etchevers Barra, J. D. (2009). Estimación de biomasa y carbono en un bosque de *Abies religiosa*. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 32(3), 233-238. doi: 10.35196/rfm.2009.3.233-238
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forestry*, 2(1), 49-53. doi: 10.1139/x72-009
- Brown, S., Gillespie, A. J. R., & Lugo, A. E. (1989). Biomass estimation for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science*, 35(4), 881-902. doi: 10.1093/forestscience/35.4.881
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass change of tropical forests, a primer. Forest Resources Assessment Publication*. Roma: Forestry Papers 134, FAO. 134 p.
- Carré, F., Hiederer, R., Blujdea, V., & Koeble, R. (2010). *Background guide for the calculation of land carbon stocks in the biofuel's sustainability scheme drawing on the 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. EUR 24573 EN*. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. 109 p.
- Carrillo Anzures, F., Acosta-Mireles, M., Flores-Ayala, E., Juárez-Bravo, J. E., & Bonilla, E. P. (2014). Estimación de biomasa y carbono en dos especies arbóreas en La Sierra Nevada, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 5(5), 779-793. doi: 10.29312/remexca.v5i5.901
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 359(1443), 409-420. doi: 10.1098/rstb.2003.1425
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. S., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190. doi: 10.1111/gcb.12629
- Chojnacky, D. C., Heath, L.S. & Jenkins, J.C. (2014). Updated generalized biomass equations for North American tree species. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 87(1), 129-151. doi: 10.1093/forestry/cpt053
- Clark, D. B., Clark, D. A., & Read, J. M. (1998). Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species. *Forest Ecology and Management*, 86(1), 101-112. doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00238.x
- Crow, E. L., & K. Shimizu. (1988). *Lognormal distributions. Theory and applications*. New York: Dekker.
- De Castilho, C. V., Magnusson, W. E., Nazaré, R., Araújo, O., Luizão, R. C. C., Luizão, F., Lima, A. P., & Higuchi, N. (2006). Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian forest: effects of soils and topography. *Forest Ecology and Management*, 234(1), 85-96. doi: 10.1016/j.foreco.2006.06.024
- Djomo, A. N., Ibrahima, A., Saborowski, J., & Gravenhorst, G. (2010). Allometric equations for biomass estimation in Cameroon and pan moist tropical equation including biomass data from Africa. *Forrest Ecology and Management*, 260(10), 1873-1885. doi: 10.1016/j.foreco.2010.08.034
- Fayolle, A., Loubota Panzou, G. J., Drouet, T., Swaine, M. D., Bauwens, S., Vleminckx, J., Biwole, A., Lejeune, P., & Doucet, J. L. (2016). Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *Forest Ecology and Management*, 374, 42-50. doi: 10.1016/j.foreco.2016.04.033
- Fehrmann, L., & Kleinn, C. (2006). General considerations about the use of allometric equations for biomass estimation on the example of Norway spruce in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 236, 4112-421. doi: 10.1016/j.foreco.2006.09.026



- Feldpausch, T. R., L. Banin, O. L. Phillips, T. R. Baker, S. L. Lewis, C. A. Quesada, K. Affum-Baffoe, E. J. M. M. Arets, N. J. Berry, M. Bird, E. S. Brondizio, P. de Camargo, J. Chave, G. Djangbletey, T. F. Domingues, M. Drescher, P. M. Fearnside, M. B. França, N. M. Fyllas, G. Lopez G., A. Hladik, N. Higuchi, M. O. Hunter, Y. Iida, K. A. Salim, A. R. Kassim, M. Keller, J. Kemp, D. A. King, J. C. Lovett, B. S. Marimon, B. H. Marimon Jr., E. Lenza, A. R. Marshall, D. J. Metcalfe, E. T. A. Mitchard, E. F. Moran, B. W. Nelson, R. Nilus, E. M. Nogueira, M. Palace, S. Patiño, K. S. H. Peh, M. T. Raventos, J. M. Reitsma, G. Saiz, F. Schrodte, B. Sonké, H. E. Taedoumg, S. Tan, L. White, H. Wöll and J. Lloyd. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8: 1081-1106.
- Feldpausch, T. R., Lloyd, J., Lewis, S. L., Brienen, R. J. W., Gloor, M., Monteagudo, M., Lopez-Gonzalez, Banin, L., Abu, K. S., Affum-Baffoe, K. B., Alexiades, M., Almeida, S., Amaral, I., Andrade, A., Aragão, L., Araujo Murakami, A., Arets, E. J. M. M., Arroyo, L., Aymard, G. A., Baker, T. R., Bánki, O. S., Berry, N. J., Cardozo, N., Chave, J., Comiskey, J. A., Alvarez, E., de Oliveira, A., Di Fiore, A., Djangbletey, G., Domingues, T. E., Erwin, T. L., Fearnside, P. M., França, M. B., Freitas, M. A., Higuchi, N., Honorio, E., Iida, Y., Jiménez, E., Kassim, A. R., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lovett, J. C., Malhi, Y., Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Lenza, E., Marshall A. R., Mendoza, C., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T. A., Neill, D. A., Nelson, B. W., Nilus, R., Nogueira, E. M., Parada, A., Peh, K. S. H., Pena, A. C., Peñuela, M. C., Pitman, N. C. A., Prieto, A., Quesada, C. A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Reitsma, J. M., Rudas, A., Saiz, G., Salomão, R. P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Sonké, B., Stropp, J., Taedoumg, H. E., Tan, S., Teer Steege, H., Terborgh, J., Torello-Raventos, M., van der Heijden, G. M. F., Vásquez, R., Vilanova, E., Vos, V. A., White, L., Willcock, S., Woell, H., & Phillips, O. L. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9(8), 3381-3403. doi: 10.5194/bg-9-3381-2012
- Gibbs, H. K., Brown, S., Niles, H. O & Foley, J. A. (2007). Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters*, 2(4), 1-13. doi: 10.1088/1748-9326/2/4/045023
- Gómez-Díaz, J. D., Etchevers-Barra, J. D., Monterrosos-Rivas, A. L., Campo-Alvez, J., & Tinoco-Rueda, J. A. (2011). Ecuaciones alométricas para estimar biomasa y carbono en *Quercus magnoliaefolia*. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(2), 261-272. doi: 10.5154/r.rchscfa.2010.11.117
- Gomes-Soares, M. L., & Schaeffer-Novelli, Y. (2005). Above-ground biomass of mangrove species I. Analysis of models. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65(1-2), 1-18. doi: 10.1016/j.ecss.2005.05.001
- Goodman, R. C., Phillips, O. L & Baker, T. R. (2014). The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications*, 24(4), 680-698. doi: 10.1890/13-0070.1
- Henry, M., Picard, N., Trotta, C., Manlay, R. J., Valentini, R., Bernoux, M., & Saint-André, L. (2011). Estimating tree biomass of Sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations. *Silva Fennica*, 45(3B), 477-569. doi: 10.14214/sf.38
- Hersh, A. H. (1931). Facet number and genetic growth constants in bar-eyed stocks of *Drosophila*. *The Journal of Experimental Zoology*, 60(2), 213-248. doi: 10.1002/jez.1400600204
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015). Tree height-diameter allometry across United States. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1193-1204. doi: 10.1002/ece3.1328
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science*, 49(1), 12-35. doi: 10.1093/forestscience/49.1.12
- Johnston, R. S., & Bartos, D. L. (1977). *Summary of nutrient and biomass data from two Aspen sites in Western United States. Research Note INT-227*. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Utah, Ogden: USDA Forest Service. 15 p.

- Jokela, E. J., Shannon, C. A., & White, E. H. (1981). Biomass and nutrient equations for mature *Betula papyrifera* Marsh. *Can. J. For. Res.*, 11(2), 298-304. doi: 10.1139/x81-040
- Kebede, B., & Soromessa, T. (2018). Allometric equations for aboveground biomass estimation of *Olea europaea* L. subsp. *Cuspidate* in Mana Angetu Forest. *Ecosystem Health and Sustainability*, 4(1), 1-12. doi: 10.1080/20964129.2018.1433951
- Ketterings, Q. M., Coe, R., van Noordwijk, M., Ambagau, Y., & Palm, C. A. (2001). Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 146(1-3), 199-209. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00460-6
- Kindermann, G., Obersteiner, M., Sohngen, B., Sathaye, J., Andrasko, K., Rametsteiner, E., Schlamadinger, B., Wunder, S., & Beach, R. (2008). Global cost estimates of reducing carbon emissions through avoided deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(30), 10302-10307. doi: 10302-10307
- Lines, E. R., Zavala, M. A., Purves, D. W., & Coomes, D. A. (2012). Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 1017-1028. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00746.x
- Lumer, H. (1936). The relation between b and k in systems of relative growth functions of the form $Y = bX^k$. *The American Naturalist*, 70, 188-191.
- Lumer, H. (1939). The dimensions and interrelationship of the relative growth constants. *American Naturalist*, 73, 339-345.
- Lumer, H., Anderson, B. G., & Hersh, A. H. (1942). On the significance of the constant b in the law of allometry $Y=bX^a$. *American Naturalist*, 76, 364-375.
- Manuri, S., Brack, C., Noor'an, F., Rusolono, T., Anggraini, S. M., Dotzauer, H., & Kumara, I. (2016). Improved allometric equations for tree aboveground biomass estimation in tropical dipterocarp forests of Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecosystems*, 3(28), 1-10. doi: 10.1186/s40663-016-0087-2
- Mascaro, J., & Schnitzer, S. A. (2011). Dominance by the introduced tree *Rhamnus cathartica* (common buckthorn) may limit aboveground carbon storage in Southern Wisconsin forests. *Forest Ecology and Management*, 261(3), 545-550. doi: 10.1016/j.foreco.2010.11.005
- Méndez, G., J., Turlan, O. A., Ríos, J. C. S., & Nájera, J. A. L. (2012). Ecuaciones alométricas para estimar biomasa aérea de *Prosopis laevigata* (Humb. and Bonpl. Ex Willd.) M. C. Johnst. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(13), 57-72.
- Miller, E. L., Meeuwig, R. O & Budy, J. D. (1981). *Biomass of singleleaf Pinyon and Utah Juniper*. Research Paper INT-273. Intermountain Forest and Range Experimental Station. Utah, Ogden: USDA Forest Service. 19 p.
- Molto, Q., Rossi, V., & Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 175-183. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00266.x
- Muukkonen, P. (2007). Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe. *European Journal of Forest Research*, 126(2), 157-166. doi: 10.1007/s10342-007-0168-4
- Návar, J. J. (2010a). Biomass allometry for tree species of Northwestern Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12(3), 507-517.
- Návar, J. J. (2010b). Measurement and assessment methods of forest aboveground biomass: a literature review and challenges ahead. En: M. Momba & F. Bux. *Biomass. Intech*. Sciyo, Croatia.
- Návar, J., Ríos, J. S., Pérez, G. V., de J. Rodríguez, F., & Domínguez, P. A. (2013). Regional aboveground biomass equations for North American arid and semi-arid forests. *Journal of Arid Environments*, 97, 127-135. doi: 10.1016/j.jaridenv.2013.05.016
- Ngomanda, A., Engone, N. L., Lebamba, J., Moundounga, Q., Gomat, H., Sidoine Mankou, G., Loumeto, J., Midoko, D., Kossi, F., Zinga, R., Botsika, K. H., Mikala, C., Nyangadouma, R., Lépengué, N., Mbatchi, B., & Picard, N. (2013). Site-specific versus pantropical allometric equations: which option to estimate the biomass of a



- moist central African forest? *Forest Ecology and Management*, 312, 1-9. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.029
- Nickless, A., Scholes, R. J., & Archibald, S. (2011). A method for calculating the variance and confidence intervals for tree biomass estimates obtained from allometric equations. *South African Journal of Sciences*, 107(5-6), 86-95. doi: 10.4102/sajs.v107i5/6.356
- Niklas, K. J. (1994). *Plant allometry, the scaling of form and process*. Chicago: University of Chicago Press. 365 p.
- O'Brien, S. T., Hubbell, S. P., Spiro, P., Condit, R., & Foster, R. B. (1995). Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology*, 76(6), 1926-1939. doi: 10.2307/1940724
- Parresol, B. R. (1999). Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparisons. *Forest Science*, 45(4), 573-593.
- Pastor, J., Aber, J. D., & Melillo, J. M. (1984). Biomass prediction using generalized allometric regressions for some north east tree species. *Forest Ecology and Management*, 7(4), 265-274. doi: 10.1016/0378-1127(84)90003-3
- Paul, K. I., Roxburgh, S. H., Chave, J., England, J. R., Zerihun, A., Specht, A., Lewis, T., Bennet, L. T., Baker, T. G., Adams, M. A., Huxtable, D., Montagu, K. D., Falster, D. S., Feller, M., Sochacki, S., Ritson, P., Bastin, G., Bartle, J., Wildy, D., Hobbs, T., Larmour, J., Waterworth, R., Stewart, H. T. L., Jonson, J., Forrester, D. I., Applegate, G., Mendham D., Bradford, M., O'Grady, D. A., Green, D., Sudmeyer, R., Rance, S. J., Turner, J., Barton, C., Wenk, E. H., Grove, T., Attiwill, P. M., Pinkard, E., Butler, D., Brooksbank, K., Spencer, B., Snowdon, P., O'Brien, N., Battaglia, M., Cameron, D. M., Hamilton, S., McAuthur, G., & Sinclair, J. (2016). Testing the generality of above-ground biomass allometry across plant functional types at the continental scale. *Global Change Biology*, 22(6), 2106-2124. doi: 10.1111/gcb.13201
- Paz, F., Odi, M., Cano, A., Bolaños, M. A., & Zarco, A. (2009). Equivalencia ambiental en la productividad de la vegetación. *Agrociencia*, 43(6), 635-648.
- Pelletier, J., Kirby, K. R. & Potvin, C. (2010). Significance of carbon stock uncertainties on emission reductions from deforestation and forest degradation in developing countries. *Forest Policy and Economics*, 24, 3-11. doi: 10.1016/j.forpol.2010.05.005
- Picard, N., Boyemba, F. B., & Rossi, V. (2015a). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, 72(6), 811-823. doi: 10.1007/s13595-014-0434-9
- Picard, N., Rutishauser, E., Ploton, P., Ngomanda, A., & Henry, M. (2015b). Should tree biomass allometry be restricted to power models? *Forest Ecology and Management*, 356, 156-163. doi: 10.1016/j.foreco.2015.05.035
- Pilli, R., Anfodillo, T., & Carrer, M. (2006). Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 237(1), 583-593. doi: 10.1016/j.foreco.2006.10.004
- Ploton, P., Barbier, N., Takoudjou, S. M., Réjou, M., Boyemba, F. B., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Fayolle, A., Goodman, R. C., Henry, M., Kamdem, N. G., Mukirania, J. K., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U., & Pélissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13(5), 1571-1585. doi: 10.5194/bg-13-1571-2016
- Pretzsch, H., & Dieler, J. (2012). Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure for allometric theory. *Oecologia*, 169(3), 637-649. doi: 10.1007/s00442-011-2240-5
- Price, C. A., Enquist, B. J., & Savage, V. M. (2007). A general model for allometric covariation in botanical form and function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(32), 13204-13209. doi: 10.1073/pnas.0702242104
- Rojas-García, F., de Jong, B. H. J., Martínez, P. Z., & Paz, F. (2015). Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Annals of Forest Science*, 72(6), 835-864. doi: 10.1007/s13595-015-0456-y
- Ruesch, A., & Gibbs, H. (2008). *New global biomass carbon map for the year 2000 based on IPCC tier-1 methodology*. Carbon Dioxide Information Analysis Center. USA: Oak Ridge National Laboratory.

- Schlaegel, B. (1981). *Willow Oak volume and weight tables for the Mississippi delta. Research Paper so-1*. Southern Forest Experiment Station. New Orleans: USDA Forest Service. 15 p.
- Sileshi, G. W. (2014). A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes, and corrective measures. *Forest Ecology and Management*, 329, 237-254. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.026
- Sprugel, D. G. (1983). Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64(1), 209-210. doi: 10.2307/1937343
- Ter-Mikaelian, M. T., & Korzukhin, M. (1997). Biomass equations for sixty-five North American tree species. *Forest Ecology and Management*, 97(1), 1-24. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00019-4
- Thomas, S. C. (1996). Asymptotic height as a predictor of growth and biometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany*, 83(5), 556-566.
- van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., & Hall, J. S. (2011). Estimating carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainty associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1648-1657. doi: 10.1016/j.foreco.2011.07.018
- Vargas, B., López, C. A., Corral, J. J., Lopez, J. O., Aguirre, C. G., & Álvarez, J. G. (2017). Allometric equations for estimating biomass and carbon stocks in the temperate forests of North-Western Mexico. *Forests*, 8(269). doi: 10.3390/f8080269.
- West, G. B., Brown, J. H. & Enquist, B. J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular system. *Nature*, 400, 664-667. doi: 10.1038/23251
- White, J. F., & Gould, S. J. (1965). Interpretation of the coefficient in the allometric equation. *American Naturalist*, 99(904), 5-18. doi: 10.1086/282344
- Woods, K. D., Feiveson, A. H., & Botkin, D. B. (1991). Statistical error analysis for biomass density and leaf area index estimation. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(7), 974-989. doi: 10.1139/x91-135
- Zapata-Cuartas, C., Sierra, A., & Alleman, L. (2012). Probability distribution of allometric coefficients and Bayesian estimation of aboveground tree biomass. *Forest Ecology and Management*, 277, 173-179. doi: 10.1016/j.foreco.2012.04.030
- Zhang, Z., Zhong, Q., Niklas, K. J., Cai, L., Yang, Y., & Cheng, D. (2016). A predictive nondestructive model for the covariation of tree height, diameter, and stem volume scaling relationships. *Scientific Reports*, 6(1). doi: 10.1038/srep31008
- Zianis, D., & Mencuccini, M. (2004). On simplifying analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187(2-3), 311-332. doi: 10.1016/j.foreco.2003.07.007

Manuscrito recibido el 07 de diciembre de 2018

Aceptado el 15 de enero de 2021

Publicado el 02 de diciembre de 2021

Este documento se debe citar como:

Paz Pellat, F., Salas Aguilar, V., Velázquez Rodríguez, A., & Sánchez Sánchez, C. (2021). Estimación alométrica de biomasa arbórea mediante un enfoque generalizado a nivel de especie y multiespecie. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742434. doi: 10.21829/myb.2021.2742434



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.



Allometric relationships to estimate aboveground biomass of species in a tropical dry forest of Central Mexico

Relaciones alométricas para estimar la biomasa aérea de especies tropicales de bosques estacionalmente secos del centro de México

Jesús D. Gómez¹, Jorge D. Etchevers², Julio Campo³, Alejandro I. Monterroso^{1*}, Keit Paustian⁴, and Carlos Asensio⁵

¹ Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de Suelos. Chapingo, Estado de México, México.

³ Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Ciudad de México, México.

⁵ Universidad de Almería. Departamento de Agronomía, España

² Colegio de Postgraduados. Laboratorio de Fertilidad de Suelos. Montecillo, Estado de México, México.

⁴ Colorado State University. Natural Resources Ecology Laboratory. Fort Collins, CO, USA

*Corresponding author: aimivas@correo.chapingo.mx

ABSTRACT

The estimation of biomass in seasonally tropical dry forests requires basic information that for some species is scarce. To help solve this deficit, we generated allometric equations for five species of tropical dry forest (TDF). Equations for each tree species studied, for two groups of species, and all species together are reported. The equations were of the power type, based on diameter at breast height (dbh). The allometric model of each species included was fitted resulting in high values of the coefficient of determination using only the variable dbh. The allometric equations for each of the five forest species differed from each other ($p < 0.05$). Species grouped according to similar specific wood density showed a better fit of the model ($p < 0.05$), particularly those with high values for this parameter, than when considering only one species. The biomass of all species was predicted correctly by using only the measures of the basal area. However, the coefficient of determination increased, and the estimated error decreased, when the specific wood density was added to the model. Finally, the best fit of the model is attained by adding the tree height to the equation. The last two characteristics, however, were not significant when determining the individual models for each species.

KEYWORDS: allometry, forest biomass, multiple linear regression, normal diameter, specific wood density.

RESUMEN

La estimación de biomasa en los bosques tropicales estacionalmente secos requiere de información básica que para algunas especies es escasa. Para contribuir a solventar este déficit, se generaron ecuaciones alométricas para cinco especies de bosque seco tropical (TDF). Se presentan las ecuaciones para cada especie arbórea estudiada, para dos grupos de especies y todas las especies juntas. Las ecuaciones generadas fueron del tipo exponencial basadas en el diámetro a la altura del pecho (dap). El modelo alométrico de cada especie incluida se ajustó con valores altos del coeficiente de determinación utilizando únicamente la variable dap. Las ecuaciones alométricas para cada una de las cinco especies forestales difieren entre sí ($p < 0.05$). Las especies agrupadas de acuerdo con una densidad de madera específica similar mostraron un mejor ajuste del modelo ($p < 0.05$), particularmente aquellas con valores altos para este parámetro, más que cuando se considera una sola especie. La biomasa de todas las especies se predijo correctamente utilizando solo las medidas del área basal. Sin embargo, el coeficiente de determinación aumentó y el error estimado disminuyó al agregar la densidad de madera específica al modelo. Finalmente, agregando la altura del árbol a la ecuación se logra el mejor ajuste del modelo. Las dos últimas características, sin embargo, no fueron significativas al momento de determinar los modelos individuales para cada especie.

PALABRAS CLAVE: alometría; biomasa forestal; diámetro normal; densidad específica de la madera; regresión lineal múltiple.

INTRODUCTION

There is considerable interest in estimating forest biomass for several reasons, among which practical topics of forestry and scientific inquiry are outstanding. Forest biomass is essential because of commercial uses, while scientific studies investigate ecosystem productivity, nutrient, and energy flow, and the contribution of forest terrains in the global C cycle (Pan, Birdsey, Phillips, & Jackson, 2013). Thus, vegetation inventories are necessary to estimate variations in the C stock and net emissions of greenhouse gases (GHG) over time (Houghton, 2012).

In the field of measurement methods and analysis of C sequestration, both direct and indirect measurements, generated through modeling, are used. The methods differ in precision, verifiability, cost, and application scale (Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO], 2000). Usually, measuring the C stock variables for a given area increases as the desired precision and landscape heterogeneity increase (MacDicken, 1997; FAO, 2000). In recent decades numerous studies on direct measurements have been conducted to relate the characteristics of trees, such as diameter at breast height and total height, to biomass (Návar, 2009; 2014; De Lima, Alves, de Oliveira, da Silva, & Ferreira, 2017).

The bases of the allometric equations are in the allometry (Huxley, 1932), i. e. in the relationship between the size and shape of live organisms. The premise is that size influences the behavior of structural, mechanical, and chemical systems (Niklas, 2004). These equations are used in studies on forests, to relate the biomass of some components of the tree to easily measured auxiliary variables, such as tree dimensions. This procedure was called initially dimensional analysis (Whittaker, & Woodwell, 1968). Biomass data and tree dimensions are recollected by measuring individual trees covering a representative size range of the population. The relationship between tree's biomass or one component of this biomass derives from a regression analysis, which provides an expected value of the dependent variable (biomass of a component) for a given value of the independent variable (dimension or dimensions measured on the tree). Along with the pre-

diction, an associated error and a test of confidence are obtained (Niklas, 2004).

The peculiar conditions of the sites where the equations are applied must be a consideration. One of these considerations is to use equations generated for species found in similar ecological conditions (Ter-Mikaelian, & Korzukhin, 1997; Litton, & Kauffman, 2008). If there are several equations reported for a given species, the generation of a new equation from available data is possible (De Lima *et al.*, 2017). The implementation of these procedures becomes complex in certain ecological regions, such as the TDF since most of the developments of allometric relationships have been for temperate-cold climate forest species and wet tropical forests (Ter-Mikaelian, & Korzukhin, 1997; Chave *et al.*, 2005; Návar, 2014). Information on TDF is limited (Martínez-Yrizar, Maass, Pérez, & Sarukhan, 1996; Návar, 2014), and generally, the generation of these relationships is more problematic (De Lima *et al.*, 2017).

OBJECTIVES

The specific objectives of this study conducted in TDF were: (1) to generate an allometric model to estimate total aboveground biomass based on the diameter at breast height (dbh) of the dominant species; (2) to compare the models generated for dominant forest species and explore the possibility of using a single equation for the group of analyzed species; and, (3) to generate a multiple linear regression model that would permit predicting aboveground biomass from the basal area (BA), specific wood density (SWD) and height (h) of the different species studied.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The study was conducted in a representative site in Sierra de Huautla Biosphere Reserve located in the southern part of the state of Morelos, Mexico, within the Ejido El Limón. The tree vegetation in the selected experimental site is representative of the entire woody area. The geogra-



phical coordinates of the site are 18° 31' 15" to 18° 32' 12" N, and 98° 55' 20" to 98° 55' 60" W, and the altitudinal range is from 1219 m a.s.l. to 1361 m a.s.l. Native vegetation is characteristic of the tropical dry forest (TDF). The prevailing climate is warm subhumid with summer rains; that is, it is markedly seasonal with a dry season from December to late May. Only 13% of the annual rainfall (900 mm to 1000 mm) falls during this period. The mean annual temperature is 22 °C to 23 °C. Soils are predominantly Haplic Feozems (Hh) with medium to fine textures, rocky on the surface and throughout the profile. The substrate is andesite and rhyolitic volcanic breccias interstratified with volcanic tuffs of medium nature. Dominant topofoms are steep mountains with intermountain valleys.

Species

We selected the following species for the development of allometric equations: *Acacia cochliacantha* Humb. and Bonpl. ex Willd (Mimosaceae), *Lysiloma microphyllum* Benth (Fabaceae), *Ipomoea arborescens* (Humb. & Bonpl. ex Wild.) G. Don (Convolvulaceae), *Conzattia multiflora* Rob Standl (Caesalpinaceae) and *Euphorbia schlechtendalii* Bois (Euphorbiaceae). The relative abundance of these species in the TDF of the Sierra de Huautla Biosphere Reserve was the bases for the selection.

Generation of the allometric equations to estimate biomass

Eight trees per species were selected and measured before felling them. The tree diameter at breast height (dbh) was registered. Small trees (2.5 cm < dbh < 10 cm) were cut at ground level. Species branching out close to the trunk base (*A. cochliacantha* and *E. schlechtendalii*), were also cut at ground level, but the main branches (primary and secondary) were separated, and their diameter also measured at breast height. These branches have an architecture like the mother tree, therefore, they were considered as individual units for conducting the measurements. The base of the main trunk was distributed proportionally among the different units, using the basal area (BA) of

individual branches as a reference. The sum of the dbh from different secondary branches of each tree counted as a single value for each primary branch. Cut and measured material was weighed fresh in the field and later transported to the laboratory where it was dried on greenhouse benches for 30 days to constant weight to obtain biomass dry weight. The largest trees (dbh \geq 10 cm) were cut into sections, both the main trunk and branches, to obtain sub-samples. By following the criteria proposed by Acosta, Vargas, Velásquez and Etchevers (2002), trees total biomass was estimated. Projections of the total biomass and dry weight/fresh weight ratio were obtained from data recollected from seven slices (approximately 5 cm thick) cut at different height positions in the main trunk of individual trees having a dbh \geq 10 cm. The first three slices (P1 to P3) came from the section corresponding to the clean shaft; P1 at 0.30 m above ground level, P2 at 1.3 m (breast height), and P3 mid-point between P2 and the base of the crown. The other four slices were obtained by dividing the crown into four sections from the base to the apex. The slices corresponded to the base of each of these sections.

Each tree individual fresh weight was determined separately from the tree section (trunk and crown) from where slices were collected. In all cases, foliage and small branches corresponding to each tree section were included. All recollected material was dried to constant weight. To obtain the dry weight of each trunk section, we used the ratio dry weight/fresh weight ratio of each slice.

The same procedure was applied to obtain dry weight of branches (including foliage) of each section of the crown from the dry weight/fresh weight ratio of the sample branches. The sum of the trunk and crown sections' dry weights of each tree yielded the total biomass. After obtaining the biomass and dbh for each tree, the model of allometric relationships used by Acosta et al. (2002) and proposed by Ter-Mikaelian and Korzukhin (1997) was applied since it is one of the most frequently used.

$$Y = aX^b \quad (1)$$

Where Y is aboveground biomass (kg), X is dbh (cm), and a and b are the statistical parameters estimated using the minimum squares method.

By expressing model (1) in its linear form using logarithmic transformations of the variables involved and fitting it with the Y and X data as dependent and independent variables, respectively, model (2) is obtained and is expressed by equation 2 (Acosta *et al.*, 2002):

$$\ln(Y) = \ln(a) + b \ln(X) \quad (2)$$

Where Y , X , a and b have the same meaning as in equation (1) and $\ln(Y)$, $\ln(a)$ and $\ln(X)$ are the natural logarithms of Y , a and X , respectively.

The data were analyzed using SAS software (Statistical Analysis System [SAS], 2000). Parameters a and b corresponding to each species were compared to determine whether they belonged to the same model. The null hypothesis established for parameters a and b was the same, regardless of the species, and therefore, a single model would be sufficient to estimate the biomass of the five species. Complementarily, we explored the possibility of grouping the species that fit the same model.

The literature provides a considerable number of equations that are different from the form of equation (1) or that include additional, or different, independent variables, such as tree height, specific wood density, diameter at the crown base, crown dimensions, base diameter, and BA (Návar, 2009; 2014; Fayolle, Doucet, Gillet, Bourland and Lejeune, 2013). To determine whether there is an acceptable statistical correlation with other variables besides dbh and to estimate biomass of the different species, a multiple linear regression was performed based on data transformed from log10 of BA (cm²), SWD (g cm⁻³), and h (m) (Martínez-Yrizar *et al.*, 1996). The SWD values were determined as the ratio of weight (g) of the dry samples from the trees to the volume of displaced water (cm³) when the samples, protected in plastic film, were completely submerged in a recipient filled with water. The multiple linear regressions had the following form (Kleinbaum, Kupper, & Muller, 1988):

$$Y = \beta_0 + \beta_{1i}X_1 + \beta_{12}X_2 + \beta_{13}X_3 + \dots + \beta_{1i}X_i \quad (3)$$

Where Y is log10 of the biomass (kg); X_1 , X_2 , X_3 , X_i are log₁₀ of the independent variables; β_{1i} is the coefficient of regression of Y as a function of the variable X_i , and β_0 is the regression constant at the intercept of Y .

For determining if the participation of each variable in the model was significant, the strategy used was to analyze the contribution of each variable (X_1 , X_2 and X_3) by establishing a simple linear relationship with each of the variables (Kleinbaum *et al.*, 1988):

Comparison of forest species models

A test to compare the parameters a and b of the simple linear regression models adjusted to the five tree species was conducted to establish the possibility of obtaining coincidental lines. This test consisted of the following hypothesis (Kleinbaum *et al.*, 1988; Acosta *et al.*, 2002): if, a simple linear regression where n observations can form M groups, with the m^{th} group with n_m observations, then the complete general model comprises M equations, such that

$$Y = \beta_{0m} + \beta_{1m}X + \varepsilon_m, \quad m = 1, 2, \dots, M \quad (4)$$

Equation (2) can represent the reduced model (RM), considering the data on all species simultaneously

To test the hypothesis $H_0: \beta_{01} = \beta_{02} = \dots = \beta_{0M}; \beta_{11} = \beta_{12} = \dots = \beta_{1M}$, the statistic of the F test was used:

To test the hypothesis:

$$F_0 = \frac{[SS_E(RM) - SS_E(CM)] / (df_{RM} - df_{CM})}{SS_E(CM) / df_{CM}} \quad (5)$$

where F_0 = calculated value of the statistic F; RM = reduced model; CM = complete model; SS_E = sum of the squares of the residuals; df = degrees of freedom.



To obtain the parameters of the complete model (4) the M regression equations were fit for each species, and $SS_E(CM)$ was found by adding the sums of the squares of the residuals of each regression. The degrees of freedom (df) for $SS_E(CM)$ were:

$$df_{CM} = \sum_{m=1}^M (n_m - 2) \quad (6)$$

where n_m = number of observations for species m .

RM was fit using model (2), but the data on the five species were included as one. The sum of squared errors of this model $SS_E(RM)$ was obtained from the regression analysis with $n-2$ df (df_{RM}).

The value of F_0 obtained with equation (5) was compared with the tabulated value $F_{\alpha, df_{RM}-df_{CM}, df_{CM}}$ with an $\alpha = 0.05$; if $F_0 > F_{\alpha, df_{RM}-df_{CM}, df_{CM}}$ is rejected, implying that RM is inadequate (Kleinbaum *et al.*, 1988; Acosta *et al.*, 2002). In this case, the conclusion is that the parameters of the regression model differ among species. If the opposite is exact, it means that a single model is useful for all species.

RESULTS

Dasometric characteristics

Diameter at breast height varied among the sampled trees in the range of 3.5 cm to 32.9 cm (Table 1). The variation in dbh among the species was significant ($p < 0.001$): in descending order, *Ipomoea arborescens*, *Lysiloma microphyllum*, *Conzattia multiflora*, *Euphorbia schlechtendalii* and *Acacia cochliacantha*. The last two of these species branched out less than one meter from the ground. Biomass varied among the species by more than two orders of magnitude: in descending order, *L. microphyllum*, *I. arborescens*, *C. multiflora*, *A. cochliacantha* and *E. schlechtendalii*. The first is a tall tree with high specific wood density, while the last species is a bush with low specific wood density. The variation in biomass between species was also significant ($p < 0.005$). Finally, dbh and biomass were highly variable within each species (CV = 32% to 63% for dbh and CV = 77% to 163% for biomass). The broad sampling range of dbh and biomass of each species can explain such variability.

TABLE 1. Diameter at breast height and biomass of trees sampled by species for generation of allometric equations.

Species	n	dbh (cm)					Biomass (kg DM tree ⁻¹)				
		Mean	Min	Max	SE	CV	Mean	Min	Max.	SE	CV
<i>A. cochliacantha</i>	8(26*)	6.8	3.5	12.0	0.9	33.8	21.1	4.4	76.2	6.2	77.3
<i>C. multiflora</i>	8	12.7	4.9	25.2	2.5	52.0	52.3	2.4	206.3	26.2	132.3
<i>E. schlechtendalii</i>	8(10*)	9.4	5.0	16.0	1.1	31.9	10.3	2.9	34.1	3.7	96.1
<i>I. arborescens</i>	8	16.9	8.0	32.4	3.2	50.9	59.3	5.7	288.8	36.5	163.1
<i>L. microphyllum</i>	8	14.9	4.0	32.9	3.6	63.1	153.3	4.8	538.0	73.4	126.7
F		7.97					4.25				
p		<0.001					0.005				

DM, dry matter; n, number of individuals sampled of each species; SE, standard error; CV, coefficient of variation; *, individual branches; F, statistic F; p, significance level for each estimated parameter

There were trees of all the species considered that had larger dimensions than those sampled in the field, but it was not possible to use them since felling in the reserve is controlled. This previous consideration means that the allometric equation's validity restricts the range of variation of the dimensions of the trees included in the sample. Therefore, the equations can be applied, with reserve, to individuals with larger sizes than those sampled. The previous comment implies that these equations are useful to determine the biomass of the same species in other sites or regions with similar ecological conditions, if there are similar growth characteristics (Ter-Mikaelian, & Korzukhin, 1997; Urquiza, Dolman, & Peres, 2007).

Table 2 presents the sampled tree characteristics to estimate the multiple linear regression models. The specific wood density (SWD) was higher in *L. microphyllum* and *A. cochliacantha*, both with similar values ($p = 0.999$) that were higher ($p < 0.001$) than those of the other tree species by about a factor of 2.0. Specific wood density of *C. multiflora* was also very similar ($p = 0.323$) to *E. schlechtendalii*, and different from those of *I. arborescens* ($p < 0.001$), whose SWD was the lowest of all the species

studied. The variation in SWD within each species was generally below 10% (CV = 7.2, 10.0, 7.0, 12.1 and 9.6, all in percentage, for *A. cochliacantha*, *C. multiflora*, *E. schlechtendalii*, *I. arborescens* and *L. microphyllum*, respectively).

The height of the sampled trees varied among the species studied ($p < 0.005$) in the following order *L. microphyllum* ~ *C. multiflora* > *I. arborescens* > *A. cochliacantha* > *E. schlechtendalii*. Small significant differences between *L. microphyllum* ~ *C. multiflora* and *E. schlechtendalii* allowed the formation of a statistically homogeneous group ($p = 0.939$), ($p = 0.004$ and 0.03 , respectively). The smaller species are those with a structure that branches out near the base (*A. cochliacantha* and *E. schlechtendalii*); they showed minor variations within the species and lower CV (9.7% and 16.4%, respectively). The shorter height within species is attributed to the species' peculiar phenology (Guízar, & Sánchez, 1991). The other three species had a CV above 30% (CV = 30.7%, 39.4% and 35.3% for *L. microphyllum*, *C. multiflora* and *I. arborescens*, respectively).

TABLE 2. Specific wood density and height of trees sampled by species to determine multiple regression models.

Species	n	SWD (g cm ⁻³)					Height (m)				
		Mean	Min	Max	SE	CV	Mean	Min	Max	SE	CV
<i>A. cochliacantha</i>	8(26)*	0.83	0.70	0.92	0.02	7.2	5.80	4.4	6.8	0.21	9.7
<i>C. multiflora</i>	8	0.40	0.34	0.49	0.02	10.0	7.44	3.6	11.0	1.11	39.4
<i>E. schlechtendalii</i>	8(10)*	0.43	0.38	0.51	0.01	7.0	4.39	3.4	5.2	0.27	16.4
<i>I. arborescens</i>	8	0.33	0.26	0.39	0.02	12.1	6.54	4.1	11.0	0.87	35.3
<i>L. microphyllum</i>	8	0.83	0.68	0.97	0.03	9.6	8.22	5.1	12.2	0.95	30.7
F		390.6					4.52				
p		<0.001					0.005				

n, number of individuals sampled of each species; SE, standard error; CV, coefficient of variation; *, individual branches; F, statistic F; p, significance level for each estimated parameter



Models for estimation of biomass

The regression equations generated had coefficients of determination (R^2) of more than 0.93 ($p < 0.001$) for the forest species that branched out above 1.3 m and more

than 0.88 ($p < 0.001$) for species that branch out at lower heights (Table 3). *C. multiflora* and *L. microphyllum* attained the highest R^2 coefficient ($R^2 = 0.99$).

TABLE 3. Values of the parameters in the $\ln(Y) = \beta_0 + \beta_1 \ln(X)$ model fit for each specie.

Species	n	β_0	P	β_1	p	R^2	df
<i>A. cochliacantha</i>	8(26)*	-1.291	2.3×10^{-4}	2.178	6.0×10^{-13}	0.89	24
<i>C. multiflora</i>	8	-3.739	1.5×10^{-5}	2.819	3.8×10^{-7}	0.99	6
<i>E. schlechtendalii</i>	8(10)*	-3.101	1.6×10^{-3}	2.333	5.3×10^{-5}	0.88	8
<i>I. arborescens</i>	8	-4.005	2.4×10^{-3}	2.653	1.0×10^{-4}	0.93	6
<i>L. microphyllum</i>	8	-1.852	5.3×10^{-4}	2.378	5.2×10^{-7}	0.99	6

n, number of individuals sampled of each species; β_0 , value estimated from the ordinate to the intercept; β_1 , value estimated of the slope; df, degree of freedom of the model; p, significance level for each of the estimated parameters; *individual branches

Intercept to the ordinate (β_0) for each species were diverse, with a difference in $\ln(a)$ of 2.714 between extremes. This value is related directly with SWD, decreasing as SWD decreases; factor "a" values were 0.2750, 0.1569, 0.0450, 0.0238 and 0.0182 for *A. cochliacantha*, *L. microphyllum*, *E. schlechtendalii*, *C. multiflora* and *I. arborescens*, while SWD were 0.83, 0.83, 0.43, 0.40 and 0.33, respectively. This result agrees with values reported by Pilli, Anfodillo and Carrer (2006), authors that established a relationship between the "a" parameter and specific wood density, as speculated by Zianis and Mencuccini (2004). The regression slope (β_1) or "b" parameter of equation 1 had a difference of 0.64 between the extreme's values (*C. multiflora* and *A. cochliacantha*) correlating negatively with factor "a", coinciding with reports by Pilli et al (2006). However, the parameter "b" in our study differed slightly for some species from the theoretical value estimated by West, Brown and Enquist (1997) by 2.67 and from that reported by Zianis and Mencuccini (2004) by 2.3679. These differences may be associated with the diverse

growth characteristics, crown form, and specific wood density of the different species (Acosta *et al.*, 2002). The level of significance for the estimated parameters, both from ordinate to intercept (β_0) and slope (β_1) were acceptable ($p < 0.001$ in all cases).

The relationship between the aerial biomass and dbh was heterogeneous (Fig. 1), suggested that the regression parameters cannot easily belong to a single model representing five species. *L. microphyllum* and *A. cochliacantha* showed a more significant increment in biomass when dbh increased than *I. arborescens*, *C. multiflora* and *E. schlechtendalii* since dbh of the former two species was larger. According to the models of table 3, the factor "a" which multiplies the independent variable (dbh), is considerably more prominent in the species with higher SWD. This factor distinguished two more or less well-defined subgroups: (1) *L. microphyllum* and *A. cochliacantha* and (2) *C. multiflora*, *E. schlechtendalii* and *I. arborescens* (CEI).

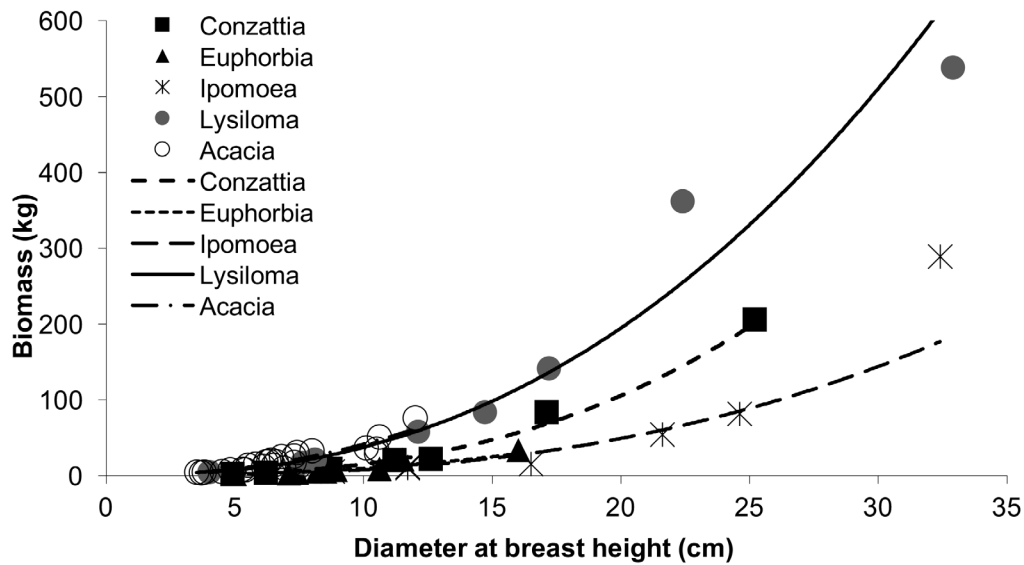


FIGURE 1. Dispersion of the data and trend lines of real values (transformed based on the logarithmic model) for aboveground biomass of the species studied.

Comparison of the allometric models

Comparison of the regression parameter homogeneity of the five species determined rejection of the null hypothesis, and thus, a single model cannot be fit satisfactorily to the database of the species involved in the present study ($F_0 = 45.75$; $F_t = 1.60$, $p = 0.05$) (Table 4).

However, the subgroups formed based on SWD were again subjected to a hypothesis test, assuming that each subgroup's parameters were homogeneous. The first subgroup (subgroup LA) included the species with higher SWD and similarities in biomass increment when dbh increased (*L. microphyllum* and *A. cochliacantha*), while the second subgroup (subgroup CEI) included the species with lower SWD (*C. multiflora*, *E. schlechtendalii* and *I. arborescens*). The results of the new hypothesis test showed that the parameters within subgroup LA were homogeneous ($F_0 = 1.06$; $F_t = 1.82$, $p = 0.05$); however, in subgroup CEI and the model that groups all the species, the parameters were heterogeneous. Thus, it is only possible to use a single equation for the species of the first subgroup, but not for those of the second or all species together (Table 4). Figure 2 presents the tendency of bio-

mass to increase when dbh varies in the three estimated models.

In the subgroup LA of species with higher SWD, β_0 was considerably higher than that of the low SWD subgroup CEI, fitting to the trend described above of the relationship between the "a" statistical parameter and SWD. The $\beta_1(b)$ value also correlated negatively with "a", with a lower "b" value for group LA, whose "a" value was higher (Table 4), coinciding with Pilli *et al.* (2006). The model that groups the five species had the highest β_0 value but had the lowest slope value β_1 . When applying both parameters to the power model, the trend line is intermediate between the two subgroups. Finally, the regression coefficient of the model (R^2) for each subset was above 0.90. In the case of the model that group all the species, this parameter was only 0.67. Significance level was higher in the subgroup LA model for all the parameters than in the subgroup CEI model (1.1×10^{-10} vs 9.5×10^{-9} for β_0 , and 6.8×10^{-29} vs 6.1×10^{-14} β_1 , for LA and CEI, respectively).

It is possible to extrapolate the generated allometric functions in this study for estimating biomass of the tree



stratum of the plant groups found in TDF in localities different from those of this experiment, even though it was not possible to obtain a single equation for the species analyzed. For the latter, a grouping considered subgroups of similar SWD and the equation was applied to the subset (subgroup) with high values for this parameter (*i.e.*, LA), given that it showed good statistical fit and

minimized the level of error of the general model. The model for the low SWD subgroup CEI, which did not fit the probability value studied ($p = 0.05$), reduced the general model's error. The use of other specific models described in the literature to estimate biomass for multiple species of these plant communities (Návar, 2009; De Lima *et al.*, 2017) should not be ruled out.

TABLE 4. Values of the allometric model fit and analysis of variance for the group that includes all tree species and for two subgroups.

Group/ subgroup	<i>n</i>	β_0	<i>P</i>	β_1	<i>p</i>	<i>R</i> ²	<i>df</i>	<i>F</i> ₀	<i>F</i> _t
All the species	60	-1.217	6.8x10 ⁻⁵	1.886	1.5x10 ⁻²⁰	0.668	58	45.75	> 1.60
LA	34	-1.399	1.1x10 ⁻¹⁰	2.225	6.8x10 ⁻²⁹	0.955	32	1.06	< 1.82
CEI	26	-3.515	9.5x10 ⁻⁹	2.652	6.1x10 ⁻¹⁴	0.908	24	6.39	> 2.07

LA subgroup, *L. microphyllum* y *A. cochliacantha*; CEI subgroup, *C. multiflora*, *E. schlechtendalii* and *I. arborescens*; *n*, number of individuals sampled of each species; β_0 , estimated value of the intercept; β_1 , estimated value of the slope; *df*, degree of freedom of the model; *p*, level of significance for the estimated parameters; *F*₀ = estimated value of *F*; *F*_t = *F* value from tables with a probability value of $p = 0.05$.

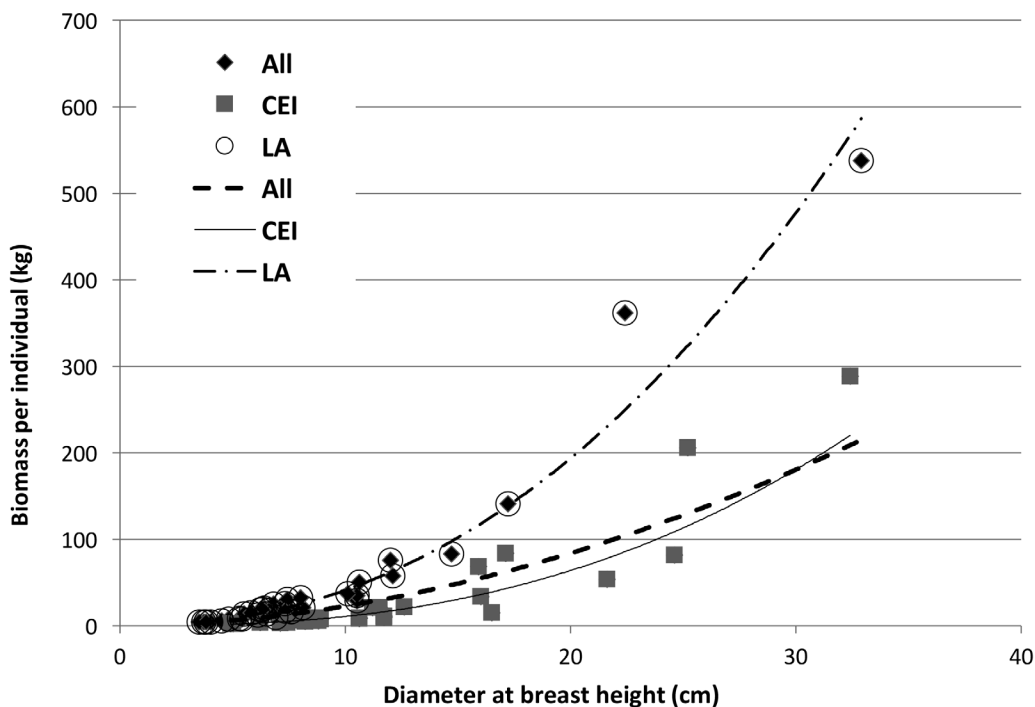


FIGURE 2. Trend of the expected aboveground biomass values based on linear regression models (data transformed from the logarithmic model) for the two subgroups and for the group of all studied species.

Multiple linear regression models for estimating biomass

Table 5 presents multiple linear regression equations based on tree BA to estimate the biomass of each species. Although SWD and tree height increased the precision of predictions, the contribution of these variables, together with BA, was not significant. Contribution of SWD ($p < 0.05$) was significant only in the case of *E. schlechtendalii*. The scarce contribution of these variables, additional to BA, is demonstrated by the variation in the standard error of the \log_{10} estimation of biomass, which in most cases decreased slightly when incorporated into the model.

Rejection of the null hypothesis occurred when comparing the homogeneity of the five species' regression

parameters, for both: the models in which biomass was estimated from BA ($F_0 = 47.23$; $F_t = 1.60$, $p = 0.05$) and in those that included BA and SWD ($F_0 = 5.42$; $F_t = 1.63$, $p = 0.05$). Therefore, a single model cannot satisfactorily fit the database of the species involved in this study using the parameters described (Table 6).

However, in the model that included all the species studied, although BA was the variable that best explained variation in biomass, SWD and tree height (h) increased the prediction of biomass significantly and decreased the standard error (Table 5). In this case, the contribution of the two additional variables was significant ($p < 0.001$) and fit satisfactorily ($F_0 = 1.59$; $F_t = 1.66$, $p = 0.05$) (Table 6).

TABLE 5. Multiple linear regression equations for estimate aboveground biomass as function of the basal area (cm^2), specific wood density (Mg m^{-3}) and the tree height (m) of the studied tree species.

Species	β_0	Regression coefficient of Y in the X (β_{ii}) variables			SE	R^2	F
		Log_{10} BA	Log_{10} SWD	Log_{10} h			
<i>A. cochliacantha</i>	-0.446**	1.089***	-	-	0.302	0.889	192.0
	-0.669 ns	1.180***	-0.890 ns	-	0.301	0.890	92.6
	-0.756 ns	1.087**	-0.277 ns	0.379 ns	0.290	0.893	61.2
<i>C. multiflora</i>	-1.476***	1.409***	-	-	0.033	0.989	557.4
	-0.835 ns	1.309***	1.115 ns	-	0.028	0.991	280.5
	-1.089 ns	1.180*	0.719 ns	0.424 ns	0.026	0.992	160.5
<i>E. schlechtendalii</i>	-1.171**	1.124***	-	-	0.183	0.826	42.8
	7.444*	-0.690 ns	14.560*	-	0.075	0.928	51.9
	7.279*	-0.691 ns	14.377*	0.157 ns	0.075	0.929	30.6
<i>I. arborescens</i>	-1.522**	1.277***	-	-	0.136	0.942	97.0
	-3.418 ns	1.573*	-2.437 ns	-	0.129	0.945	42.7
	-3.504 ns	1.353 ns	-2.299 ns	0.819 ns	0.091	0.961	32.6
<i>L. microphyllum</i>	-0.679**	1.189***	-	-	0.040	0.988	501.7
	0.845 ns	0.743 ns	7.078 ns	-	0.029	0.991	285.9
	1.086 ns	0.237 ns	10.628 ns	1.239 ns	0.015	0.996	303.5
All the species	-0.415*	0.928***	-	-	5.938	0.647	108.1
	-0.306***	1.084***	1.666***	-	1.375	0.918	325.7
	-0.836***	0.843***	1.291***	1.140***	0.814	0.952	373.8

BA, basal area; SWD, specific wood density; h, tree height; β_0 , estimated value of the intercept; β_{ii} , estimated value of the slope; SE, standard error; F= statistical parameter F; R^2 , regression coefficient; ***Level of significance $p < 0.001$; **Level of significance $p < 0.01$; *Level of significance $p < 0.05$; ns, not significant.



TABLE 6. Multiple linear regression model and variance analysis for the Reduced Model that includes all tree species and the Complete Model with the group of equations of each specie.

Variables	Model	SS of the residuals	df	F _o		F _t
BA	Complete	0.694	50	47.23	>	1.60
	Reduced	5.938	58			
BA + SWD	Complete	0.562	45	5.42	>	1.63
	Reduced	1.375	57			
BA + SWD+ h	Complete	0.497	40	1.59	<	1.66
	Reduced	0.814	56			

SS, Square sum; BA, basal area; SWD, specific wood density; h, tree height; df, degree of freedom; F_o= estimated value of the statistic parameter F; F_t= F value from tables with the significance of p = 0.05.

DISCUSSION

The allometric model proposed for predicting the biomass of individual species growing in the Sierra de Huautla Biosphere, Morelos, México, and considered in this study, fitted resulting in high coefficient of determination values using only the variable diameter at breast height. The relationship was much more reliable for trees that branch above breast height. However, because of the variability in the growth pattern, tree architecture, and specific wood density, it was impossible to fit a single biomass estimation model using only the dbh. When formed groups of species with similar SWD, we achieved a model suitable for more than one species using this parameter.

Comparisons of the biomass equation for total aboveground biomass for the tropical seasonally dry forest of this study with other equations developed for other tropical dry forests, considering only dbh as the single predictor variable (Martínez-Yrizar *et al.*, 1996; Brown, 1997; Návar, 2009), produced mixed results (Fig. 3).

The estimated aboveground biomass for each tree was similar up to a dbh of 10 cm employing the different equations analyzed. The algorithm for the group of trees studied in Sierra de Huautla, Morelos, having densities

above 0.6 g cm⁻³, represented by the subgroup LA (*L. microphyllum* and *A. cochliacantha*), obtained the highest biomass per tree as the dbh increases. This data is consistent with results reported as part of a study conducted with pines and oaks in Durango and Chihuahua by Návar (2009). This researcher separated several species of pine with SWD values of 0.39 g cm⁻³ to 0.55 g cm⁻³ from other hardwoods (oaks) with SWD of 0.60 g cm⁻³ to 0.64 g cm⁻³ and explained that similar increases in dbh resulted in more significant gains in biomass in the species with higher SWD (oaks). The aboveground biomass estimated with the equation developed by Brown (1997) for data collected from TDF worldwide were similar the one reported by Návar (2009) for TDF from eastern Sinaloa, however with higher values, than those reported by Martínez-Yrizar *et al.* (1996) for a TDF of Chamela, Jalisco, Mexico, as dbh increases. However, the biomass values estimated with the model for all the species of the present study and group CEI with SWD of 0.3 g cm⁻³ to 0.5 g cm⁻³, represented by *C. multiflora*, *E. schlechten-dalii* and *I. arborescens* was similar. Our results suggest that for selecting the most suitable model, we need to determine SWD and certain characteristics associated

with the conditions of the environment where there are dominant species of TDF (Chave et al, 2005, Fehrmann, & Kleinn, 2006). Brandeis and Suárez (2005) recommended using the equation developed by Martínez-Yrizar et al (1996) to estimate biomass in TDF of the Caribbean zone with < 900 mm/year rainfall, and in areas with higher precipitation, their recommendation was to consider the equation developed by Brown's (1997).

There are published equations that relate the trees dbh, SWD, and their height to predict the biomass of TDF. These relationships developed for several situations refer to species, mixed composition forests, specific sites, biogeographical regions, and climate-related biomes (Martínez-Yrizar et al, 1996; Chave et al, 2005; Návar, 2009; Gomez, Etchevers, Monterroso, Campo, & Tinoco,

2011; Návar, 2014). In the present study, the multiple linear regression equations for the species treated individually and for which BA, SWD, and tree height were jointly used, revealed that biomass estimation was explained significantly by basal area. Only in the joint model for all species, specific wood density, and tree height increased precision, relative to the individual models. The same model had a significant fit, permitting biomass estimation of TDF species for a group.

Comparing biomass equations for total aboveground biomass for the tropical dry forest of this study with other equations developed for other tropical dry forests and considering dbh, SWD and height (Chave et al, 2005; Martínez-Yrizar et al, 1996) produced also mixed results (Fig. 4).

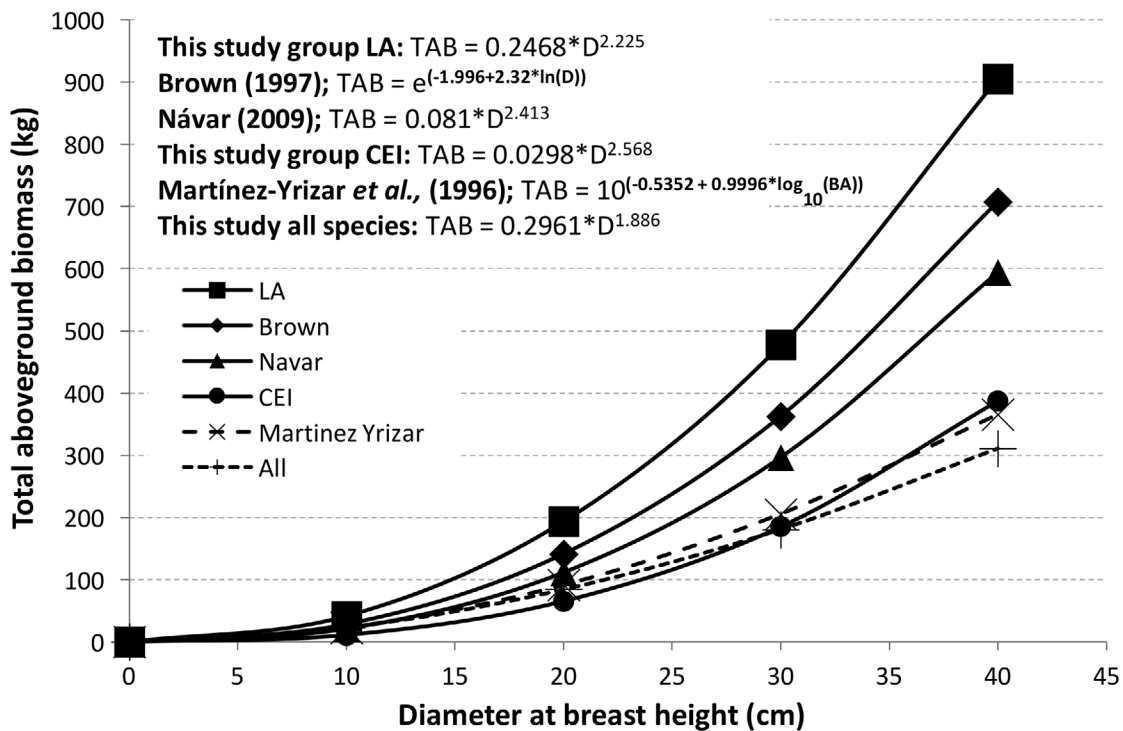


FIGURE 3. Comparison of equations developed to estimate aboveground biomass for tropical dry forests. (TAB, total aboveground biomass; D, diameter at breast height; BA, basal area).

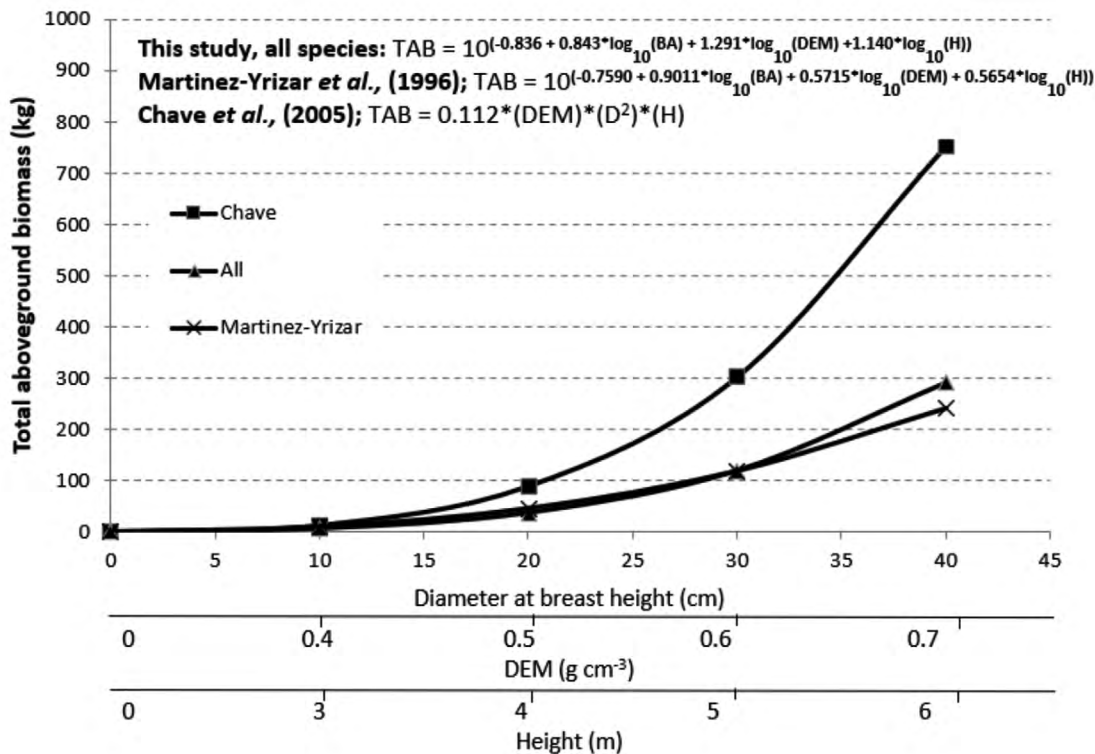


FIGURE 4. Comparison of multiple linear regression equations developed for estimating aboveground biomass for tropical dry forest.

Aboveground biomass estimated with our model gives similar results than estimations produced with the Martínez-Yrizar et al (1996) model developed for a TDF of the coastal region of Jalisco, Mexico. However, biomass estimates resulted in being significantly inferior to the values obtained with the model generated by Chave et al. (2005) for a TDF of Australia, Brazil, French Guiana, Guadeloupe, India, Indonesia, Malaysia, Mexico, and Venezuela.

The SWD varies in function of tree age, site productivity, and individual structure of the species, all of which generate imprecision in biomass estimations (Acosta et al, 2002). Precise height measurements are complicated to obtain and are rarely available in forest inventories. Given that aboveground biomass correlates well with dbh, several authors have suggested that height not be included in estimations of biomass (Chave et al, 2005; Nogueira et al, 2008).

CONCLUSIONS

The allometric model proposed for predicting the biomass of each species growing in the Sierra de Huautla Biosphere Reserve, Morelos, Mexico, and considered in this study was fitted resulting in high coefficient of determination values using only the variable diameter at breast height. The relationship was much stronger for trees that branch above breast height. However, because of the variability in the growth pattern, tree architecture and specific wood density, it was not possible to fit a single biomass estimation model using dbh, but when the species were grouped by similarity in specific wood density, a significant fit of the model was achieved for more than one species, specifically those that had high values for this parameter.

REFERENCES

- Acosta, M., Vargas, J., Velásquez, A., & Etchevers, J.D. (2002). Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia*, 36(6), 725-736.
- Brandeis, T. J., & Suárez R, M. (2005). Effects of model choice and forest structure on inventory-based estimations of Puerto Rican forest biomass. *Caribbean Journal of Science*, 41(2) 250-268.
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass and biomass change in tropical forest. A primer*. FAO Forestry Paper 134. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 55 pp.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forest. *Oecologia*, 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x
- De Lima, R. B., Alves-Júnior, F. T., de Oliveira, C. P., da Silva, J. A. A., & Ferreira, R. L. C. (2017). Predicting of biomass in Brazilian tropical dry forest: a statistical evaluation of generic equations. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89(3), 1815-1828. doi: 10.1590/0001-3765201720170047
- FAO. (2000). *Sistemas de uso de la tierra en los trópicos húmedos y la emisión y secuestro de CO₂*. Informe sobre recursos mundiales de suelos No. 88. Roma, Italia. 118pp. Recuperado de: <http://www.fao.org/3/x4590s/x4590s.pdf>
- Fayolle, A., Doucet, J. L., Gillet, J. F., Bourland, N., & Lejeune, P. (2013). Tree allometry in Central Africa: Testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. *Forest Ecology and Management*, 305, 29-37. doi: 10.1016/j.foreco.2013.05.036
- Fehrmann, L., & Kleinn, C. (2006). General considerations about the use of allometric equations for biomass estimation on the example of Norway spruce in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 236(2-3), 412-421. doi: 10.1016/j.foreco.2006.09.026
- Guízar, E., & Sánchez, A. (1991). *Guía para el reconocimiento de los principales árboles del Alto Balsas*. Chapingo, México, 207 pp.
- Gómez, J. D., Etchevers, J. D., Monterroso, A. I., Campo, J., & Tinoco, J. A. (2011). Ecuaciones alométricas para estimar biomasa y carbono en *Quercus magnoliaefolia* Née. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(2), 261-272. doi: 10.5154/r.chs-cfa.2010.11.117
- Houghton R. (2012). Carbon emissions and the drivers of deforestation and forest degradation in the tropics. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4, 597-603. doi: 10.1016/j.cosust.2012.06.006
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of relative growth*. New York: The Dial Press. 276 pp.
- Kleinbaum, D. G., Kupper, L. L., & Muller, K. E. (1988). *Applied regression analysis and other multivariable methods*. Boston: PWS-Kent Publishing Co. 718 pp.
- Litton, C. M., & Kauffman, J. B. (2008). Allometric models for predicting above-ground biomass in two widespread woody plants in Hawaii. *Biotropica*, 40(3), 313-320. doi: 10.1111/j.1744-7429.2007.00383.x
- MacDicken, K.G. (1997). *A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects*. Winrock International Institute for Agricultural Development. Forest Carbon Monitoring Program. 87pp.
- Martínez-Yrizar, A., Maass, J. M., Pérez-Jiménez, A., & Sarukhán, J. (1996). Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western México. *Journal of Tropical Ecology*, 12(1), 169-175. doi: 10.1017/S026646740000938X
- Návar, C. J. (2009). Allometric equations for tree species and carbon stocks for forests of northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 427-434. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.028
- Návar C. J. (2014). Pan tropical biomass equations for Mexico's dry forests. *Agronomía Colombiana*, 32(3), 367-376. doi: 10.15446/agron.colomb.v32n3.45627
- Niklas, K. J. (2004). Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*, 79, 871-889. doi: 10.1017/S1464793104006499



- Nogueira, E. M., Fearnside, P. M., Nelson, B. W., Barbosa, R. I., & Keizer, E. W. H. (2008). Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: new allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management*, 256, 1853-1867. doi: 10.1016/j.foreco.2008.07.022
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L., & Jackson, R. B. (2013). The structure, distribution, and biomass of the world's forest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 593-622. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914
- Pilli, R., Anfodillo, T., & Carrer, M. (2006). Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 237, 583-593. doi: 10.1016/j.foreco.2006.10.004
- SAS. (2000). *Help and Documentation, SAS 9.1.3*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Ter-Mikaelian, M. T., & Korzukhin, M. D. (1997). Biomass equation for sixty-five North American tree species. *Forest Ecology and Management*, 97, 1-24. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00019-4
- Urquiza-Hass, T., Dolman, P. M., & Peres, C. A. (2007). Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 247, 80-180. doi: 10.1016/j.foreco.2007.04.015
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122-126. doi: 10.1126/science.276.5309.122
- Whittaker, R. H., & Woodwell, G. M. (1968). Dimensions and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York. *Ecology*, 56, 1-25. doi: 10.2307/2258063
- Zianis, D., & Mencuccini, M. (2004). On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187, 311-332. doi: 10.1016/j.foreco.2003.07.007

Received: 06 september 2020

Accepted: 16 november 2020

Published: 06 december de 2021

This paper must be cited as:

Gómez, J. D., Etchevers, J. D., Campo, J., Monterroso, A. I., Paustian, K., & Asensio, C. (2021). Allometric relationships to estimate aboveground biomass of species in a tropical dry forest of Central Mexico. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742441. doi: 10.21829/myb.2021.2742441



Madera y Bosques by Instituto de Ecología, A.C. is distributed under a Creative Commons Licence Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 Internacional.



Alometría generalizada para la estimación de la biomasa aérea total de plantas leñosas: marco teórico general y aplicaciones

Generalized allometry for the estimation of total aerial biomass of woody plants: Theoretical general framework and its applications

Fernando Paz Pellat^{*1}, Alma Velázquez Rodríguez², Cristóbal Sánchez Sánchez³, Víctor Salas Aguilar⁴, Jorge Méndez González⁵, Miguel Acosta Mireles⁶ y Juan Abel Nájera Luna⁷

¹ GRENASER, Colegio de Postgraduados. *Campus* Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

² Universidad Autónoma del Estado de México. *Campus* El Cerrillo. Facultad de Ciencias. Toluca, Estado de México, México.

³ Colegio de Postgraduados. *Campus* Montecillo. Postgrado en Ciencias Forestales. Montecillo, Estado de México, México.

⁴ Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Geoinformática. Cuauhtémoc, Chihuahua, México.

⁵ Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Departamento Forestal, Saltillo, Coahuila, México.

⁶ Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Campo Experimental Valle de México. Texcoco, Estado de México, México.

⁷ Instituto Tecnológico de El Salto. División de Estudios de Posgrado e Investigación. Durango, Durango, México.

* Autor de correspondencia: ferpazpel@gmail.com

RESUMEN

La cuantificación de la biomasa aérea y carbono total es importante en el contexto de los mercados del carbono y la productividad forestal, por lo que es necesario el desarrollo de métodos cuantitativos costo-efectivos que reduzcan la incertidumbre en sus estimaciones. El uso de ecuaciones alométricas entre la biomasa aérea total y volumen del fuste o total y entre el diámetro normal y la altura total es práctica común en la evaluación de recursos forestales, donde se usan modelos específicos y generalizados, con diferentes niveles de incertidumbre. En la literatura se han propuesto diversas metodologías para simplificar el uso de tales relaciones alométricas, sugiriendo algunas con bases correctas, pero sin explorar sus implicaciones y matemáticas asociadas. En este trabajo se presenta un marco teórico general de las relaciones entre constantes y exponentes, así como entre exponentes, de ciertas ecuaciones alométricas, usando bases matemáticas relativamente simples. Seguimiento del desarrollo del marco teórico, se usa una base de parámetros de relaciones alométricas y un conjunto de bases de datos de mediciones de campo. Con lo anterior se obtiene, como resultado las estimaciones que son comparables a las ecuaciones alométricas clásicas, pero con el uso de solo la relación altura total-diámetro normal. Se exploran las consecuencias de la propuesta teórica y se generan recomendaciones para cambiar el paradigma en los desarrollos alométricos tradicionales para plantas leñosas.

PALABRAS CLAVE: carbono, estimaciones locales y generalizadas, relación entre constantes y exponentes, unidades de medida.

ABSTRACT

Estimates of total aerial biomass and carbon are important in relation to carbon markets and forest productivity, so it is important to develop cost-effective methods that reduce the uncertainty in the estimates. The use of allometric equations between total aerial biomass, and trunk or total volume, and normal diameter and total height is common practice in forest inventories, with the use of specific and generalized models, with different levels of uncertainty. In the literature, various methodologies have been proposed to simplify the use of allometric relationships, with some proposals with correct bases, but without exploring their implications and understanding the associated mathematics. In this paper a general theoretical framework of the relations between the exponents and constants and, between exponents of the allometric equations is presented, using as a base simple mathematics. The theoretical framework is applied to a base of parameters of allometric relationships and a set of data bases of field measurements, resulting in estimations comparable to the classic allometric equations, but only with the use of the relationship between total height and normal diameter. The theoretical proposal is explored in its consequences, generating recommendations for a paradigm shift in the allometric developments for woody plants.

KEYWORDS: carbon, local and generalized estimations, relations among constants and exponents, measurement units.

INTRODUCCIÓN

La estimación de la biomasa aérea de los árboles (especies leñosas) es necesaria para evaluar el contenido de carbono aéreo y su dinámica (Brown, 1997; Peterson *et al.*, 2012); además, es crítica para el entendimiento de los ciclos de nutrimentos en la productividad forestal (Hughes, Kauffman y Jaramillo, 1999; Augusto, Ranger, Ponette y Rapp, 2000). Debido a lo anterior, es importante desarrollar métodos costo-efectivos que permitan aprovechar íntegramente la información de los inventarios forestales entre otros esquemas de muestreo.

Con relación a los mercados de carbono, para el mecanismo REDD (Reducción de emisiones por deforestación y degradación forestal evitada), la evaluación de la incertidumbre de los almacenes y flujos de carbono es un factor crítico, sin el cual su implementación no es posible (Nickless, Scholes y Archibald, 2011; Pelletier, Kirby y Potvin, 2010). Los errores de estimación de la biomasa o carbono en los inventarios forestales y otros tipos de muestreo son, principalmente, función de errores de muestreo, de medición, de selección del modelo de estimación, de estimación de los parámetros del modelo y de representatividad espacial (Parresol, 1999; Chave *et al.*, 2004; Picard, Henry, Mortier, Trotta y Saint-Andre, 2012; Picard, Boyemba y Rossi, 2015a; Sileshi, 2014; Temesgen, Affleck, Poudel, Gray y Sessions, 2015). La incertidumbre asociada a la selección de un modelo matemático para estimar la biomasa y carbono de las plantas es la principal fuente de incertidumbre (Pelletier *et al.*, 2010; Molto, Rossi y Blanc, 2013; Picard *et al.*, 2015a).

La biomasa aérea de las plantas leñosas puede estimarse usando el concepto de alometría (Gayon, 2000) que establece relaciones del tipo $Y = kX^z$ (Huxley, 1924, 1932) entre la variable a estimar y la usada en forma indirecta para la estimación, que generalmente es más fácil de medir en campo. En el caso de la biomasa aérea, las variables que se usan para la estimación son el diámetro a la altura del pecho o diámetro normal (D) y la altura total (H) de las plantas, estableciéndose relaciones funcionales para evaluar la biomasa aérea (B) (Brown, Gillespie y Lugo, 1989; Chave *et al.*, 2005; Vargas *et al.*, 2017) en las que

destacan las expresiones: (1) $B = aD^b$; (2) $B = p(D^2H)^q$ y (3) $B = rD^sH^t$. El argumento de la inclusión de la altura de las plantas en las ecuaciones alométricas es porque contribuye a la disminución de los errores de estimación (Feldpausch *et al.*, 2012; Chave *et al.*, 2005 y 2014), aunque otros autores argumentan que la mejora no es significativa (Molto *et al.*, 2013; Paul *et al.*, 2016). La relación entre la altura (H) y el diámetro normal (D) es generalmente del tipo potencial (Niklas, 1994; O'Brien, Hubell, Spiro, Condit y Foster, 1995; Feldpausch *et al.*, 2011 y 2012; Hulschof, Swenson y Weiser, 2015): (4) $H = mD^n$, aunque los modelos asintóticos se ajustan bien a la relación H-D (Thomas, 1996; Feldpausch *et al.*, 2012; Hulschof *et al.*, 2015), reflejando la condición de no crecimiento en H en árboles maduros, con D continuando en crecimiento.

Las ecuaciones alométricas generalmente se desarrollan para especies y lugares específicos, por lo que su uso fuera de este contexto conlleva alta incertidumbre (Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2003; Temesgen *et al.*, 2015), dada la dependencia de los parámetros de las ecuaciones en el tipo de vegetación, clima, estructura de la población, arquitectura de las plantas, condición del sitio, ontogenia, entre otras (Nuno, Tomé, Tomé, Soares y Foster, 2007; Wutzler, With y Schumacher, 2008; Genet *et al.*, 2011; Chave *et al.*, 2014; Paul *et al.*, 2016; Forrester *et al.*, 2017). Para poder realizar inventarios de biomasa y carbono a escala regional o nacional se han realizado compendios de ecuaciones alométricas (Ter-Mikaelian y Korzukhin, 1997; Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2004; Lambert, Ung y Raulier, 2005; Henry *et al.*, 2011; Návar, Ríos, Pérez, Rodríguez y Domínguez, 2013; Rojas-García, de Jong, Martínez y Paz, 2015) susceptibles de usarse en inventarios forestales. En lo general, el modelo de la ecuación $B = aD^b$ es el más usado en las compilaciones nacionales o regionales; aunque existen modelos más complejos que aparentemente fueron seleccionados por tener menores errores de estimación que el potencial. Por lo general, en la práctica de inventarios de biomasa y carbono se selecciona el modelo con menor error de estimación, para realizar las “mejores” estimaciones dada la especie y región de análisis; aunque la selección del



“mejor” modelo depende de la métrica de incertidumbre usada: coeficiente de determinación, raíz del error cuadrático medio, error estándar de los residuales, entre otros (Goodman, Phillips y Baker, 2014; Picard *et al.*, 2015a).

Una alternativa al uso de ecuaciones alométricas específicas es el uso de ecuaciones generalizadas (Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012) a nivel global o pantropical, que habitualmente son del tipo de la ecuación $B = p(D^2H)^q$. Estas ecuaciones han sido criticadas por no representar condiciones locales (van Breugel, Ransijn, Craven, Bongers y Hall, 2011; Ngomanda *et al.*, 2013; Paul *et al.*, 2016) y por generar errores mayores al uso de ecuaciones alométricas específicas locales. No obstante, algunos trabajos muestran que las ecuaciones generalizadas no dependen de condiciones locales (Chave *et al.*, 2014), por lo que pueden dar estimaciones razonables (Case y Hall, 2008).

La ecuación alométrica $Y = kX^z$ tiene la propiedad de pasar por el origen (0, 0), lo que induce patrones de sesgo y mayor peso a valores pequeños cercanos al origen cuando no se cumple esta condición (Huxley, 1932; Zar, 1968; Pattyn y van Huele, 1998; Packard y Boardman, 2008). Por lo general, esta ecuación se ajusta a datos empíricos usando la transformación logarítmica $\ln(Y) = \ln(k) + z\ln(X)$, pero induce sesgos al realizar la transformación inversa (Baskerville, 1972; Sprugel, 1983; Miller, 1984). La ecuación transformada logarítmicamente reduce la influencia de valores extremos (“outliers”) (Packard, 2009; Packard *et al.*, 2011), por lo que se debe tener cuidado con las estimaciones y con los sesgos asociados a estos valores. El uso de la transformación logarítmica cambia el problema de estimación en un proceso no lineal (Packard, 2009), donde los ajustes estadísticos por mínimos cuadrados (minimización del error cuadrático de estimación) en el espacio aritmético y el logarítmico son procesos diferentes (Zar, 1968). Al usar el método de mínimos cuadrados ordinario, la transformación logarítmica junto con el requerimiento de que la ecuación alométrica pase por (0, 0) en el espacio aritmético, produce estimaciones donde los valores pequeños (cercanos al origen) tienen mayor peso que los valores

altos (Zar, 1968; Packard y Boardman, 2008; Packard, 2009; Packard *et al.*, 2011), lo que provoca un sesgo en la estimación del exponente z , rotación de la línea de ajuste (Packard y Boardman, 2008; Packard, Birchard y Boardman, 2011), particularmente cuando la variable X tiene errores de medición o muestreo (Warton, Wright, Falster y Westoby, 2006), produciendo buenos ajustes para los valores pequeños y malos para los valores altos.

La corrección de los sesgos estadísticos inducidos por la transformación inversa, aun cuando matemáticamente es correcta, siempre se aproxima bajo diferentes consideraciones e hipótesis (Finney, 1941; Bradu y Mundlak, 1970; Baskerville, 1972; Beauchamp y Olson, 1973; Duan, 1983; Snowdon, 1991; El-Shaarawi y Viveiros, 1997; Shen y Zhu, 2008). La evaluación de los métodos de corrección de sesgos (Lee, 1982; Smith, 1993; Hui, Terblanche, Chown y McGeoch, 2010; Sheng y Zheng, 2011; Clifford, Cressie, England, Roxburgh y Paul, 2013) presenta información de buenos y malos resultados, lo que depende de las propiedades de los datos usados y su conformación a las hipótesis y consideraciones de los métodos evaluados. Para evitar el problema de corrección de sesgos se argumenta fuertemente que debe preferirse un proceso de regresión no lineal para el ajuste de la ecuación alométrica (Packard, 2017) sin el uso de la transformación logarítmica. El uso de técnicas de regresión no lineal es relativamente fácil de implementar (Motulsky y Ransnas, 1987).

Otra propuesta para generar ecuaciones alométricas generalizadas es a través del uso de los parámetros de los modelos de ajuste, como el modelo potencial $B = aD^b$, de donde se extraen puntos (D, B) (uniformemente espaciados en relación con D, generalmente) para las especies a agrupar y así ajustar un modelo alométrico a los puntos generados (Pastor, Aber y Melillo, 1984). Este enfoque de construcción de ecuaciones alométricas generalizadas se ha utilizado en los Estados Unidos (Jenkins *et al.*, 2003) y Europa (Muukkonen, 2007), pero el problema es que la ecuación generalizada representa valores promedio de las ecuaciones específicas, particularmente cuando las ecuaciones específicas se obtienen mediante la trans-

formación logarítmica $\ln(B) = \ln(a) + b\ln(D)$, la cual genera estimaciones sesgadas que requieren corrección. El uso de datos uniformemente espaciados de los modelos alométricos específicos es un procedimiento sesgado, ya que no considera que el modelo potencial (transformación logarítmica) da mayor peso a los valores pequeños que a los altos (Zar, 1968; Packard, 2009). La evidencia experimental (Cunia, 1987; Chave, Riéra y Dubois, 2001; Zianis, 2008) muestra que la varianza de B condicional a D varía con D, soportando la necesidad de usar esquemas de regresiones ponderadas por D (mayor peso para D grande) (Cunia, 1987). Lo ideal es utilizar los datos originales D y B para el ajuste, pero generalmente esta información no está disponible, sino solo métricas parciales del error de estimación (p.ej. el coeficiente de determinación), por lo que no es posible estimar los intervalos de confianza de los modelos. Un esquema posible es utilizar simulaciones condicionadas al coeficiente de determinación, para generar un punto (D, B) y ajustar la ecuación general a la nube de puntos multiespecie o multisitio de muestreo generados (Wayson, Carillo y Birdsey, 2015).

Las diferencias en los resultados de las estimaciones cuando se usan ecuaciones alométricas generalizadas que incorporan H, en relación con el uso de ecuaciones locales, se atribuyen a las diferencias en la alometría entre H y D (Ngomanda *et al.*, 2013), por lo que es importante considerar este factor en las estimaciones simplificadas y generalizadas.

El desarrollo de ecuaciones alométricas locales (en una zona o región particular) a través de métodos destructivos es un proceso intensivo en tiempo y recursos, por lo que su generalización se limita a la escala de interés (p.ej. regional o nacional). Para poder realizar estimaciones a escala local, en forma equivalente al desarrollo de ecuaciones alométricas locales usando métodos destructivos, es necesario replantear el problema de estimación usando relaciones que simplifiquen los requerimientos de información, manteniendo los niveles de incertidumbre de los enfoques convencionales (alometría local). En esta perspectiva, el análisis y comprensión

de los patrones matemáticos asociados a la alometría permite generar conocimientos con una base sólida, para replantear el problema de estimación alométrico.

La interpretación de los parámetros k y z de la ecuación alométrica $Y = kX^z$ ha sido discutida desde hace tiempo (Lumer, 1939; Lumer, Anderson y Hersh, 1942; White y Gould, 1965), concluyéndose que el parámetro z está relacionado con el proceso en análisis, pero la constante k no tiene una interpretación biológica y su valor es dependiente de las unidades de medida utilizadas. Con relación a la constante k , Kaitaniemi (2008) ha argumentado que esta representa efectos ambientales, los cuales son enmascarados por el método de ajuste. La relación entre los parámetros a y b de la ecuación $B = aD^b$ ha sido analizada empíricamente usando un conjunto de ecuaciones alométricas para la misma especie (diferentes sitios de muestreo) o para un conjunto de especies diferentes para establecer una relación potencial $a = Ab^{-B}$ (Zianis y Mencuccini, 2004; Návar, 2009 a,b y 2010a; Méndez, Turlan, Ríos y Nájera, 2012; Sileshi, 2014; Tjeuw, Mulia, Slingerland y van Noordwijk, 2015), donde A y B son constantes del ajuste estadístico. Adicionalmente se ha establecido una relación exponencial $a = A \exp(-Bb)$ (Fehrmann y Kleinn, 2006; Zapata-Cuartas, Sierra y Alleman, 2012; Zhang *et al.*, 2016), donde A y B son constantes del ajuste estadístico.

En el caso de la relación entre H y D, $H = mD^n$, se han establecido también relaciones entre los parámetros m y n , pero con mayor variación (Djomo, Ibrahima, Saborowski y Gravenhorst, 2010; Lines, Zavala, Purves y Coomes, 2012; Zhang *et al.*, 2016; Fayolle *et al.*, 2016)

El establecimiento de una relación entre los parámetros de la ecuación $B = aD^b$ y $H = mD^n$, permite simplificar el proceso de estimación, ya que solo se requiere un parámetro (constante o exponente) para estimar el otro. En el caso de los exponentes de las relaciones alométricas, Ketterings, Coe, van Noordwijk, Ambagau y Palm (2001) mostraron que para el caso de la relación $B = uD^vH$, el uso de la ecuación $H = mD^n$, ecuación (4), sustituida en esta, genera la relación $b = v + n$ de su comparación con $B = aD^b$, ecuación (1). Algo similar se estableció para el caso



de la relación planteada por Schumacher y Hall (1933) $V = gD^bH^i$ (Zianis y Mencuccini, 2004; Nívar, 2010b), donde V es volumen, por lo que al sustituir $H = mD^n$ en esta ecuación se establece $b = b + jn$ con relación a $B = aD^b$. En el contexto de la teoría de escalamiento metabólico o modelo WBE (West, Brown y Enquist, 1999), Price, Enquist y Savage (2007), Nívar (2010b) y Zhang *et al.* (2016) establecieron las relaciones entre los exponentes (b , d y n) de $B = aD^b$, $B = cH^d$ y $H = mD^n$, permitiendo estimar el exponente b o d con el conocimiento del exponente n , el cual puede estimarse en forma rutinaria de los datos de inventarios forestales que tomen mediciones de D y H .

El uso conjunto de las relaciones entre los parámetros de las relaciones alométricas, ecuaciones (1) a (4), además de las relaciones entre sus exponentes, permite simplificar el problema de estimación a requerimientos de información mínimos. Este enfoque se ha utilizado en forma empírica por Zianis y Mencuccini (2004) y Zianis (2008), obteniendo resultados relativamente aceptables. Algo similar realizaron Zhang *et al.* (2016), con buenos resultados. No obstante estos antecedentes de modelos conceptuales (teóricos y empíricos), el marco teórico general no se ha explorado para explicar los resultados o sus alcances y limitaciones, para poder extenderlo más allá de hipótesis o modelos subyacentes; con la excepción de Nívar (2010b) que planteó el enfoque en términos de la reducción de la dimensionalidad del problema.

OBJETIVOS

En este trabajo se presenta un marco teórico generalizado (“relaciones de relaciones”; Gavrikov, 2017) para el establecimiento de las relaciones entre los parámetros (constantes y exponentes) de las relaciones alométricas, así como entre los exponentes, sin considerar hipótesis alguna. Los desarrollos se ejemplifican con evidencia experimental de un conjunto de bases de datos de mediciones de biomasa, altura y diámetro (basal y normal) de diferentes especies y de diferentes sitios de muestreo de una misma especie, así como compilaciones de parámetros de modelos alométricos ajustados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Relación entre constantes y exponentes de ecuaciones alométricas relacionadas

Para la comprensión de las relaciones alométricas es necesaria una breve introducción a los conceptos forestales de estimación del material leñoso aéreo (tronco y ramas, considerando la corteza) de un árbol, tales como su volumen (V_L) en metros cúbicos y biomasa (B_L) en kilogramos, los cuales pueden relacionarse como (Schumacher y Hall, 1933; Cannell, 1984):

$$B_L = \rho V_L \quad (1)$$

donde ρ medida (kg m^{-3}) es la densidad del material leñoso, supuesta igual para el fuste y ramas.

El volumen del tronco o fuste (V_F), en metros cúbicos y supuesto como de forma cilíndrica, se aproxima como (Cannell, 1984)

$$V_F = CM(AB)(H) = CM\left(\frac{\pi}{4}\right)(D^2H) = a_{vf}D^2H \quad (2)$$

$$AB = \frac{\pi D^2}{4} \quad (3)$$

donde a_{vf} es una constante que integra los factores definidos en la ecuación (2), AB es el área basal (m^2) suponiendo una forma cilíndrica del fuste, D (m) es el diámetro normal medido (altura de medición a 1.3 m), H la altura total medida (m) y CM un coeficiente mórfico en relación con un cilindro que típicamente está entre 0.4 y 0.6 (Dawkins, 1961; Cannell, 1984).

La biomasa total aérea (B , en kg) de un árbol puede establecerse como:

$$B = \rho (V_F)(FEB)(FU) \quad (4)$$

$$B = \left[\rho\left(\frac{\pi}{4}\right)(CM)(FEB)(FU)\right][D^2H] = a_{v0}(D^2H) \quad (5)$$

donde FEB es el factor de expansión de la biomasa del fuste a la del total del árbol (incluyendo hojas) y FU es un factor de unidades (cuando no son dimensionalmente correctas). La constante a_{v0} engloba los factores definidos en la ecuación (5). Con relación a las unidades de medida, es práctica común que D se mida en cm, por lo que FU debe definirse en relación con esta unidad. La relación (5) se usa para estimar la biomasa a partir de (D^2H) (Chave *et al.*, 2005).

Cuando se aplica la ecuación (5) o la ecuación (2) en (4), se consideran las desviaciones del modelo mediante el uso de una ecuación potencial:

$$B = a_{vf}(V_F)^{b_{vf}} \quad (6)$$

$$B = a_v(D^2H)^{b_v} \quad (7)$$

donde a_{vf} , a_v , b_{vf} , b_v son parámetros del ajuste empírico por regresión estadística. El exponente b_v habitualmente tiene valores menores o iguales a 1.0 (Cannell, 1984; Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012).

En el contexto de aproximaciones empíricas, la biomasa total aérea B puede estimarse de:

$$B = a_d D^{b_d} \quad (8)$$

$$B = a_h H^{b_h} \quad (9)$$

con relaciones empíricas asociadas:

$$H = a_{hd} D^{b_{hd}} \quad (10)$$

$$D = \left(\frac{1}{a_{hd}}\right)^{\frac{1}{b_{hd}}} H^{\frac{1}{b_{hd}}} = a_{dh} H^{b_{dh}} \quad (11)$$

La relación entre los exponentes de las relaciones (7) a (11) se puede establecer fácilmente de la siguiente manera:

Al sustituir la ecuación (10) en la (7) se obtiene

$$B = (a_v a_{hd}) D^{b_v(2+b_{hd})} \quad (12)$$

la cual, al compararla con la ecuación (8) permite establecer:

$$a_d = a_v (a_{hd})^{b_v} \quad (13)$$

$$b_d = b_v(2 + b_{hd}) \quad (14)$$

Algo similar se obtiene al sustituir la ecuación (11) en la (7) y comparar el resultado con la ecuación (9):

$$a_h = a_v \left(\frac{1}{a_{hd}}\right)^{\frac{2b_v}{b_{hd}}} \quad (15)$$

$$b_h = b_v \left(\frac{b_{hd} + 2}{b_{hd}}\right) = b_v \left(1 + \frac{2}{b_{hd}}\right) \quad (16)$$

Si se parte de que el objetivo es estimar B con la ecuación (8) o (9), las relaciones (13) y (14) o (15) y (16) establecen que para el caso $b_v = 1$ es posible obtener el valor del parámetro b_d o b_h del parámetro b_{hd} . Si se desconocen a_v y b_v , entonces no es posible establecer una relación simple con a_d y b_d , o a_h y b_h . Price *et al.* (2007), Nívar (2010b) y Zhang *et al.* (2016), encontraron las mismas relaciones en el contexto del modelo WBE de ramificación fractal de plantas vasculares (West *et al.*, 1999) y, bajo la consideración de $b_v = 1$. A diferencia de este enfoque teórico, los desarrollos que se presentan son consecuencia directa del sistema de ecuaciones definido, sin ninguna consideración de tipo teórico, solo derivaciones matemáticas simples.

Además, del modelo de la ecuación (7), en la práctica también se usa el siguiente:

$$B = a_p D^{b_p} H^{c_p} \quad (17)$$

por lo que se puede usar el procedimiento previo para determinar:



$$a_d = a_p (a_{hd})^{c_p} \quad (18)$$

$$b_d = b_p + c_p b_{hd} \quad (19)$$

$$a_h = a_v \left(\frac{1}{a_{hd}} \right)^{\frac{b_p}{b_{hd}}} \quad (20)$$

$$b_h = c_p + \left(\frac{b_p}{b_{hd}} \right) \quad (21)$$

La relación (19) fue establecida por Zianis y Mencuccini (2004) mediante un procedimiento similar al que se presenta.

Se pueden realizar desarrollos similares para el caso del volumen total o del fuste de las plantas, ecuaciones (1) y (6).

Relación entre los parámetros de una relación alométrica: intersección en un punto común

Para establecer una relación entre la constante (a) y el exponente (b) para un conjunto de parámetros del modelo alométrico $B = aD^b$ de diferentes especies de plantas o de la misma especie y diferentes sitios de muestreo, se puede partir de la propiedad de que los parámetros de un conjunto de líneas rectas que se intersectan en un punto común tienen una relación lineal entre ellos (Paz, Odi, Cano, Bolaños y Zarco, 2009). En el caso de las relaciones alométricas discutidas previamente, particularmente la ecuación (8), se tiene que con una transformación logarítmica se consigue:

$$\ln(B) = \ln(a_d) + \ln(D)b_d \quad (22)$$

que es una línea recta en el espacio log-log. En este espacio transformado para un conjunto de líneas rectas con intersección en un punto común, los parámetros se relacionan como (Lumer, 1936):

$$a_d = B_o \exp[-\ln(D_o) b_d] \quad (23)$$

$$\ln(a_d) = \ln(B_o) - \ln(D_o) b_d \quad (24)$$

donde el punto de intersección en el espacio log-log estará dado por $[\ln(D_o), \ln(B_o)]$ y en el aritmético por (D_o, B_o) .

Al sustituir las ecuaciones (13) y (14) en la ecuación (24) se obtiene la relación entre las constantes y exponentes a_v, a_{hd}, b_v y b_{hd} :

$$\ln(a_v) + b_v \ln(a_{hd}) = \ln(B_o) - b_v \ln(D_o) (2 + b_{hd}) \quad (25)$$

La relación (23) o (24) se observó desde hace tiempo en el campo de la alometría (Hersh, 1931) y se ha discutido ampliamente (Lumer, 1942; White y Gould, 1965), pero en la literatura actual se ha olvidado y raramente se considera como respuesta a la relación (23) en el campo de la alometría de plantas leñosas; con excepción de Fehrmann y Kleinn (2006) quienes la proponen como posible explicación de la intersección en un punto común, pero sin explorar sus consecuencias o entender sus causas. Además, Picard *et al.* (2015b) discuten estas relaciones en un marco teórico similar al presentado, pero sin investigar sus propiedades para reducir la dimensionalidad del problema de ajustes en alometría.

En la relación (24), el signo de $\ln(D_o)$ es positivo si $D_o < 1$, dado que $\ln(D_o) < 0$; negativo si $D_o > 1$, dado que $\ln(D_o) > 0$ y, para $D_o = 1$, $\ln(D_o) = 0$, por lo que $\ln(a_d)$ es constante para cualquier valor de B_o ; es decir, a_d es independiente de b_d . La figura 1 muestra las relaciones para los tres casos, las cuales se basan, parcialmente, en White y Gould (1965).

Para el caso de la relación (7), líneas rectas en el espacio log-log que se intersectan en un punto, se tiene:

$$\ln(a_v) = \ln(B_o) - \ln[(D^2H)_o] b_v \quad (26)$$

donde $[\ln(D^2H)_o, \ln(B_o)]$ representa el punto de intersección en el espacio $D^2H - B$ transformado logarítmicamente.

Al sustituir las ecuaciones (13) y (14), después de despejarlas para a_v y b_v en la ecuación (26) y, después del

proceso algebraico, se pueden establecer las siguientes relaciones entre las constantes y los exponentes (Figura 1):

$$\ln(a_d) = [\ln(B_o) + b_v \ln(a_{hd})] - \left\{ \frac{\ln[(D^2H)_o]}{(2 + b_{hd})} \right\} b_d \quad (27)$$

$$\ln(a_d) = \left[\ln(B_o) - \left\{ \frac{b_d}{(2 + b_{hd})} \right\} \ln[(D^2H)_o] \right] - (b_v) \ln(a_{hd}) \quad (28)$$

$$b_d = \left[\frac{2\ln(B_o) + 2b_v \ln(a_{hd}) - 2\ln(a_d)}{\ln[(D^2H)_o]} \right] + \left[\frac{\ln(B_o) + b_v \ln(a_{hd}) - \ln(a_d)}{\ln[(D^2H)_o]} \right] b_{hd} \quad (29)$$

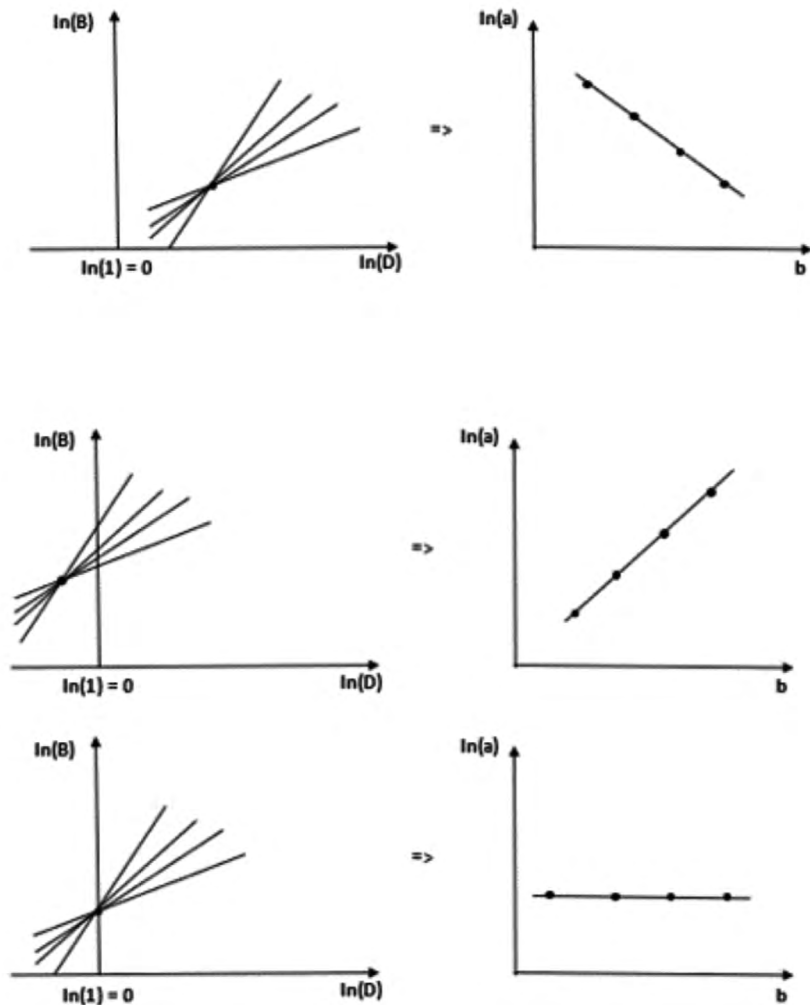


FIGURA 1. Diferentes patrones de intersección de un conjunto de líneas rectas en el espacio log-log con relación a $\ln(1) = 0$ y relación entre los parámetros de la recta $\ln(B) = \ln(a) + \ln(D)b$.



Relación entre los parámetros de una relación alométrica: unidades de medida

En los ajustes a datos experimentales, la relación (23) o (24) generalmente muestra dispersión ($R^2 < 1$), lo que denota que el punto de intersección de las líneas rectas es una zona común (Lumer *et al.*, 1942; White y Gould, 1965). Dadas las unidades generalmente usadas en las relaciones alométricas (p.ej. cm para D), la intersección (zona) es para valores mayores que 1, por lo que el signo de la relación (23) o (24) es negativo.

Lumer *et al.* (1942) y White y Gould (1965), observaron que al cambiar las unidades de medida (incremento; p.ej. de m a cm) la correlación de las relaciones (23) o (24) se incrementa, destacando su dependencia. La relación alométrica general $Y = k_o(X_o)^z$, con unidades originales X_o y constante k_o (z es independiente de las unidades de medida), puede plantearse como función de las unidades de medida de X y Y (Lumer, 1939; Lumer *et al.*, 1942; White y Gould; 1965; Dralle *et al.*, 2015). Un cambio en las unidades de X puede presentarse como un cambio de X_o a qX_o ($= X_q$), por lo que se obtiene:

$$Y = k_o X_o^z = k_o \left(\frac{qX_o}{q} \right)^z = \left(\frac{k_o}{q^z} \right) (qX_o)^z = k_q X_q^z \quad (30)$$

Al usar $q > 1$ en la ecuación (30), el coeficiente de correlación R^2 se incrementa. Para valores de $q < 1$, para el punto o zona de intersección negativa (Figura 1), el signo de la relación (23) o (24) se vuelve positivo.

Ajuste estadístico del modelo alométrico

El modelo potencial $Y = kX^z$, con constante k y exponente z , generalmente se ajusta mediante el uso de una transformación logarítmica:

$$\ln(Y) = \ln(k) + z\ln(X) \quad (31)$$

El coeficiente de determinación (R^2) de la regresión lineal del modelo potencial de la relación logarítmica es diferente del que se obtiene al ajustar directamente el modelo de la relación original por regresión no lineal.

Un punto importante de enfatizar es que los desarrollos algebraicos presentados para las relaciones entre los parámetros de los modelos alométricos es estrictamente válido para regresiones lineales, donde se consideran los errores de estimación (errores de medición entre variables y de ajuste de los modelos). En términos generales, el procedimiento planteado es aplicable para modelos alométricos más complejos después de transformaciones lineales.

Para corregir el sesgo de la transformación logarítmica bajo el supuesto de varianza constante de la variable transformada $Y' = \ln(Y)$, el modelo puede ponerse como:

$$\ln(Y) = Y' = \ln(k) + z\ln(X) + \ln(\varepsilon) \quad (32)$$

donde el error ε se distribuye normalmente:

$$N(0, \sigma^2) \quad (33)$$

con media cero y varianza del error (error estándar residual o EER) definida por:

$$\sigma^2 = \frac{1}{n-p} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2 \quad (34)$$

donde \hat{Y}'_i es el valor estimado, Y'_i el valor medido, n el número de datos y p los parámetros del modelo ($p = 2$).

El modelo de la ecuación (32) está dado por:

$$Y = kX^z \varepsilon \quad (35)$$

Las estimaciones de Y corregidas por el sesgo de la transformación logarítmica están dadas por (Baskerville, 1972; Crow y Shimizu, 1988):

$$\hat{Y}_i = \left[k \left\{ \exp\left(\frac{\sigma^2}{2}\right) \right\} \right] X_i^z \quad (36)$$

El término exponencial de la relación (36) es el factor de corrección (FC) que debe usarse para compensar el sesgo de usar la transformación logarítmica de la relación potencial para los ajustes por regresión lineal. El factor de

corrección solo se aplica a la constante k y no al exponente z , por lo que los resultados obtenidos en esta corrección son diferentes a los obtenidos por el proceso de regresión no lineal directa en $Y = k X^z$, donde ambos parámetros se modifican en el ajuste estadístico (minimización del error cuadrático de estimación).

El modelo alométrico ajustado por regresión no lineal, sin transformación logarítmica, está definido por:

$$Y = kX^z + \varepsilon \quad (37)$$

Adicional al uso del coeficiente de correlación R^2 en el espacio aritmético, no el logarítmico, el ajuste estadístico de los modelos puede analizarse usando la raíz del error cuadrático medio (RECM), $S = \text{Ln}(Y)$:

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - \hat{S}_i)^2} \quad (36)$$

y por el error absoluto medio (EAM), en porcentaje:

$$EAM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{S_i - \hat{S}_i}{S_i} \right| \right\} \quad (37)$$

Bases de datos de exponentes

Para analizar las ecuaciones (14) y (16) entre los exponentes de las ecuaciones (8) a (11) con respecto a la ecuación (7), se usó la compilación de Zianis y Mencuccini (2004) (Tablas 1 y 2, 23 datos) y la de Price *et al.* (2007) (material suplementario, 39 datos, solo especies leñosas), para generar una base de datos con 62 pares de parámetros.

La relación entre los exponentes de la ecuación (17) para volumen (68 datos) y biomasa (13 datos) se analizó con la base de datos de Zianis, Muukkonen, Mäkipää y Mencuccini (2005). Los datos correspondientes a las relaciones B-D, B-H y H-D no estuvieron disponibles en esta fuente de la literatura. Adicionalmente, Goussanou *et al.* (2016) muestran los exponentes (caso de volumen y bio-

masa) de las ecuaciones (8) y (17) para 18 especies, por lo que es posible analizar la ecuación (19).

La base de datos de Zhang *et al.* (2016) contiene 24 datos de los exponentes de las relaciones D-V, H-V y H-D, lo que permitió un análisis completo de los desarrollos que se presentan.

Base de datos de parámetros de ecuaciones alométricas $B = aD^b$

La relación entre a y b se analizó con la base de datos de Zianis y Mencuccini (2004) (269 datos) y Rojas-García *et al.* (2015) (137 datos). Esta última base de datos corresponde a una compilación de ecuaciones alométricas para México. En ambas bases solo se consideraron las relaciones $B = aD^b$ sin tomar en cuenta otro tipo de relaciones o restricciones.

La base de datos de Zhang *et al.* (2016) contiene 24 datos de los parámetros (constantes y exponentes) de las relaciones D-B, H-B y H-D, lo que permitió un análisis completo de las relaciones entre constantes y exponentes, además de únicamente exponentes.

Bases de datos de mediciones de D, H y B

Con el objetivo de realizar estimaciones mediante las relaciones que se presentan en este trabajo se usó una base de datos de mediciones fuera y dentro de México que incluyó mediciones de D, H y B. En el caso de arbustos y árboles con tallos múltiples o con ramificaciones cerca de la base, se utilizó el diámetro en la base (Db) (No. 8 a 14 de la Tabla 1: Turlan, 2011; Méndez *et al.*, 2012. No. 15 a 24 de la Tabla 1: Najera, 1999; Nájera, Nájera y Jurado, 2001; Nájera, Nájera y Jurado 2002) en vez del diámetro normal (D). Todas las bases de datos se estandarizaron a las siguientes unidades de medida: D (Db) en cm, H en m, V en m^3 y B en kg.

La tabla 1 muestra en forma resumida las bases de datos utilizadas en los análisis del presente trabajo (469 datos, 28 bases de datos).



TABLA 1. Bases de datos utilizadas para los análisis

Número	Especie	Lugar	Número de datos	Referencia
1	<i>Alnus glabrata</i> Fernald.		10	Acosta-Mireles,
2	<i>Quercus peduncularis</i> Née.		8	Vargs-Hernández,
3	<i>Rapanea myricoides</i> (Schl.) Lundell.	Oaxaca, México	6	Velázquez-Martínez
4	<i>Clethra hartwegii</i> Britt.		6	y Etchevers-Barra,
5	<i>Liquidambar macrophylla</i> Oerst.		10	2002; Acosta-Mire-
6	<i>Inga</i> sp.		12	les, 2003
				Avendaño, Acosta,
				Carrillo y Etchevers,
7	<i>Abies religiosa</i> (H.B.K.) Schl. et Cham.	Tlaxcala, México	26	2009
8	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst.	Durango, México	9	
9	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst.		30	
10	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst.	Zacatecas, México	14	Turlan, 2011; Mén-
11	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst.		15	dez et al., 2012
12	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst.	Chihuahua, México	27	
13	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst.		22	
14	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. Bonpl. ex Wild) M.C. Johnst.	Coahuila, México	27	
15	<i>Cordia boissieri</i> DC		16	
16	<i>Helietta parvifolia</i> Beneth		15	
17	<i>Condalia hoockeri</i> Johnst.		15	
18	<i>Diospyros texana</i> Eastw.		15	
19	<i>Acacia rigidula</i> Benth.	Nuevo León, México	15	Nájera, 1999; Návar
20	<i>Celtis pallida</i> Torr.		15	et al., 2001 y 2002
21	<i>Acacia berlandieri</i> Benth.		15	
22	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.		15	
23	<i>Pithecellobium pallens</i> Standl.		15	
24	<i>Eysenhardtia texana</i> Scheele.		15	
25	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	Minnesota, E.U.A.	32	Woods, Feiveson, y
26	<i>Picea mariana</i> (Mill.) B.S.P.		31	Botkin, 1991
				Vanninen, Ylitalo,
				Sievänen y Mäkelä,
27	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Sureste de Finlandia	18	1996
				Jokela, Shannon y
28	<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	Minnesota, E.U.A.	15	White, 1981

ANÁLISIS DE RESULTADOS

Bases de datos de exponentes y constantes de las ecuaciones alométricas

La relación entre los exponentes, definida por las ecuaciones (14) y (16), se revisó usando los datos de Zianis y Mencuccini (2004) y Price *et al.* (2007), usando los exponentes estimados por ajustes estadísticos y bajo la consideración de $b_v = 1.0$. La figura 2 muestra los resultados obtenidos,

en donde para el caso del exponente b_d , ecuación (14) se observó una gran dispersión con un valor de b_v alrededor de 0.9. En el caso de la ecuación (16) la dispersión fue menor con un valor de b_v alrededor de 0.95.

Tal como se discute más adelante, la relación definida por las ecuaciones (14) y (16) es dependiente del método de ajuste estadístico que se utilice en las regresiones de los datos originales, por lo que los patrones analizados reflejan esta fuente de incertidumbre.

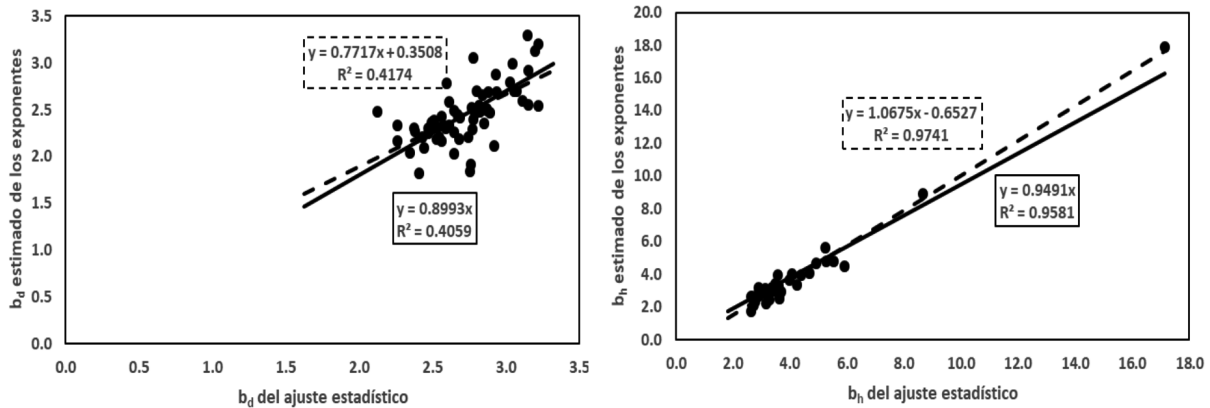


FIGURA 2. Relación entre b_d ($n = 62$) y b_h ($n = 39$) estimada directamente de ajustes estadísticos, con relación a las estimaciones de los exponentes con $b_v = 1.0$, ecuaciones (14) y (15), respectivamente. Fuente: Zianis y Mencuccini (2004) con datos de b_d y b_{hd} y Price *et al.* (2007) con datos de b_d , b_h y b_{hd} .

En el caso de la ecuación (17) la relación entre sus exponentes se analizó con la base de exponentes de Zianis *et al.* (2005) para volumen y biomasa. La figura 3 muestra los resultados obtenidos (b_p versus c_p y $(b_p + c_p)$ versus c_p) para el caso de volumen, donde se presentó una alta dispersión con relación al patrón promedio. La figura 4 muestra el resultado para el caso de la biomasa ($b_p + c_p$) versus c_p , con patrones con dispersión. Desafortunadamente la base de exponentes de Zianis *et al.* (2005) no cuenta con los exponentes adicionales para evaluar la ecuación (19) o (21).

Con base en los datos de Goussanou *et al.* (2016), que contienen información de los exponentes b_p , c_p y b_d , se elaboró la figura 5, que muestra la relación entre $(b_d - b_p)$

y c_p , para volumen y biomasa; se observa un patrón congruente con la ecuación (19), con dispersión, relativamente similar al encontrado en la figura 2, lo que implica que b_{hd} tiene un valor alrededor de 0.56.

La base de exponentes de Zhang *et al.* (2016) cuenta con información completa de los exponentes asociados a las ecuaciones (14) y (16), caso de $b_v = 1.0$, por lo que la figura 6 muestra que las relaciones entre exponentes tienen buena representación, estableciéndose un valor de b_v de alrededor de 0.91.

En el caso de la relación (24) entre la constante a_d y el exponente b_d , la figura 7 muestra el ajuste por regresión no lineal. Para el caso de siete poblaciones de mezquite (*Prosopis laevigata*) en el noroeste de México (Mendez *et*



al., 2012); los resultados muestran un patrón con poca dispersión y, dado que $R^2 < 1.0$, entonces la relación representa una zona compacta común de intersección (Fig. 7).

Para la base de exponentes de Zhang *et al.* (2016), la figura 8 muestra la relación para volumen del fuste entre las constantes y los exponentes, ecuación (24) para a_d-b_d ,

a_h-b_h y $a_{dh}-b_{dh}$. Los exponentes y constantes son de las relaciones D-V y H-V, por lo que representan los inversos de las relaciones definidas previamente. Para el caso a_d-b_d y a_h-b_h , la ecuación (24) tiene signo positivo, dado que la intersección es, en el espacio $\ln(D) - \ln(H)$, menor que cero.

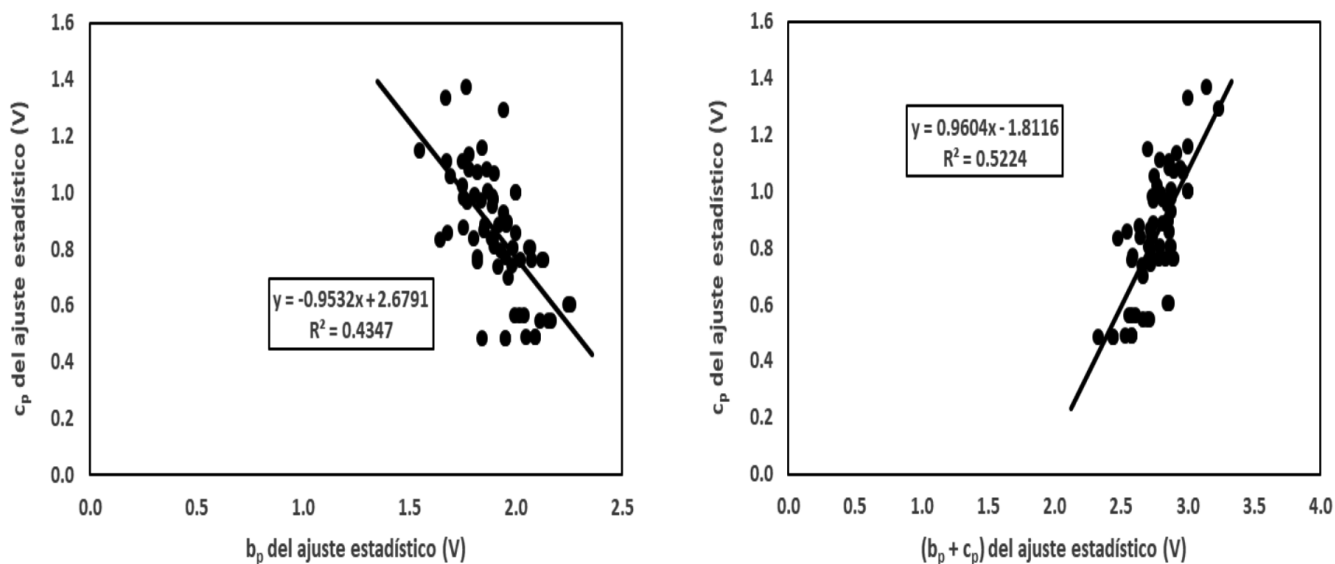


FIGURA 3. Relación entre el exponente b_p y c_p , y $(b_p + c_p)$ y c_p , ecuación (17), para la base de datos de Zianis *et al.* (2005) para el caso del volumen ($n = 68$).

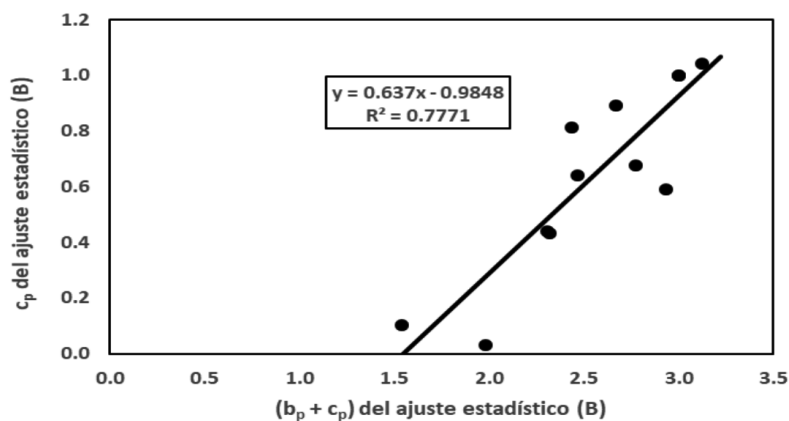


FIGURA 4. Relación entre el exponente $(b_p + c_p)$ y c_p , ecuación (17) para la base de datos de Zianis *et al.* (2005) para el caso de la biomasa ($n = 13$).

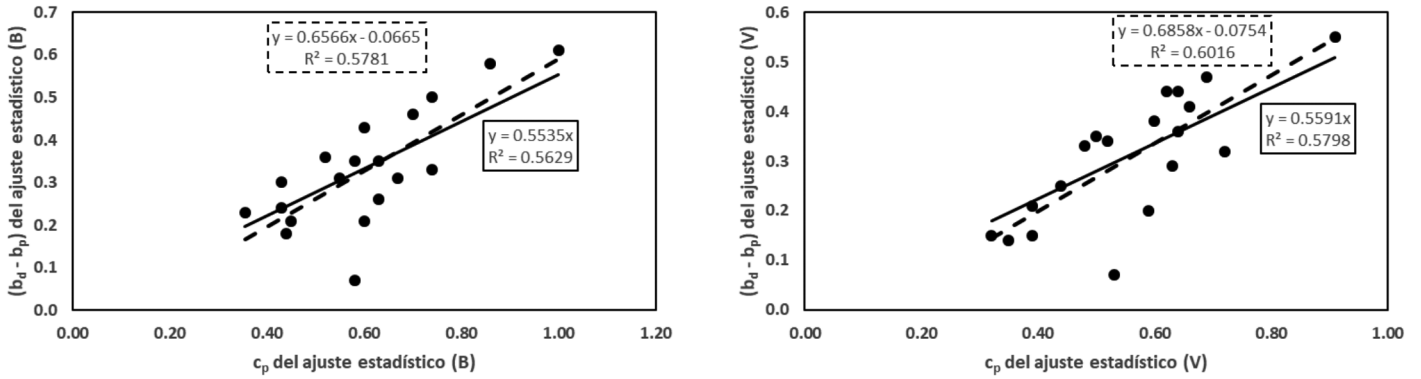


FIGURA 5. Relación entre el exponente $(b_d - d_p)$ y c_p , ecuación (19), para la base de datos de Guossanou *et al.* (2016), para el caso de biomasa y volumen ($n = 18$).

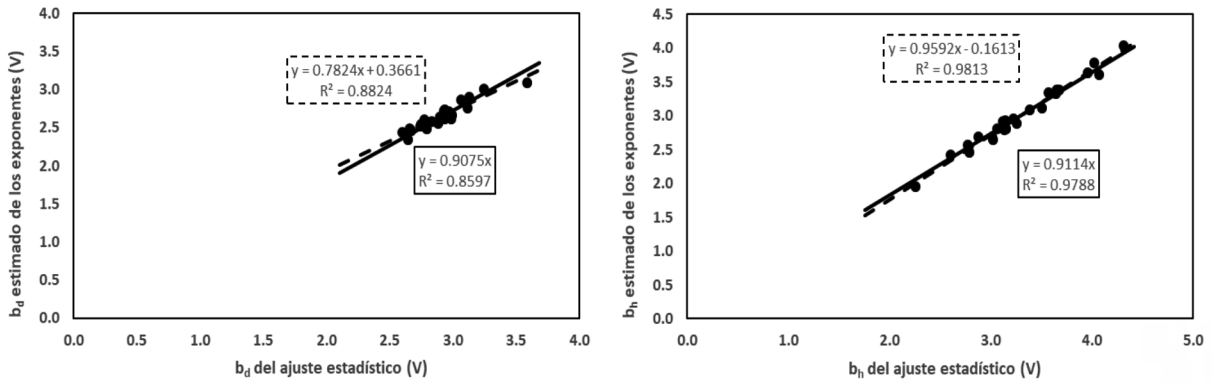


FIGURA 6. Relación entre b_d y b_h estimada directamente de ajustes estadísticos, con relación a las estimaciones de los exponentes con $b_v = 1.0$; ecuaciones (14) y (15), respectivamente. Fuente: Zhang *et al.* (2016), $n = 24$, datos de volumen del fuste (V).

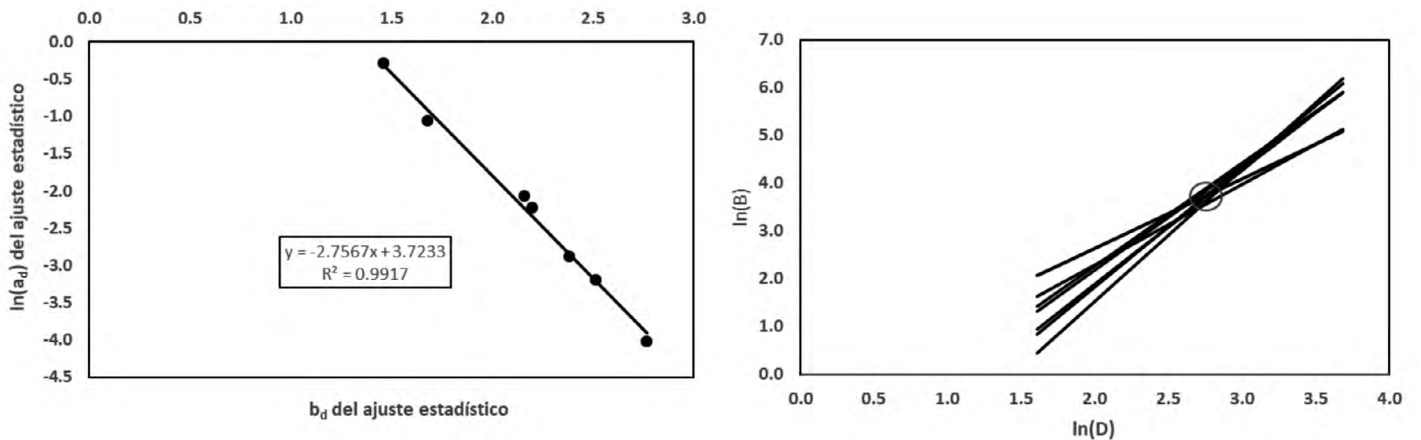


FIGURA 7. Relación entre el exponente a_d y b_d de siete sitios de muestreo de *Prosopis laevigata* (Mendez *et al.*, 2012), así como las líneas rectas ajustadas (espacio log-log), $D = Db$.

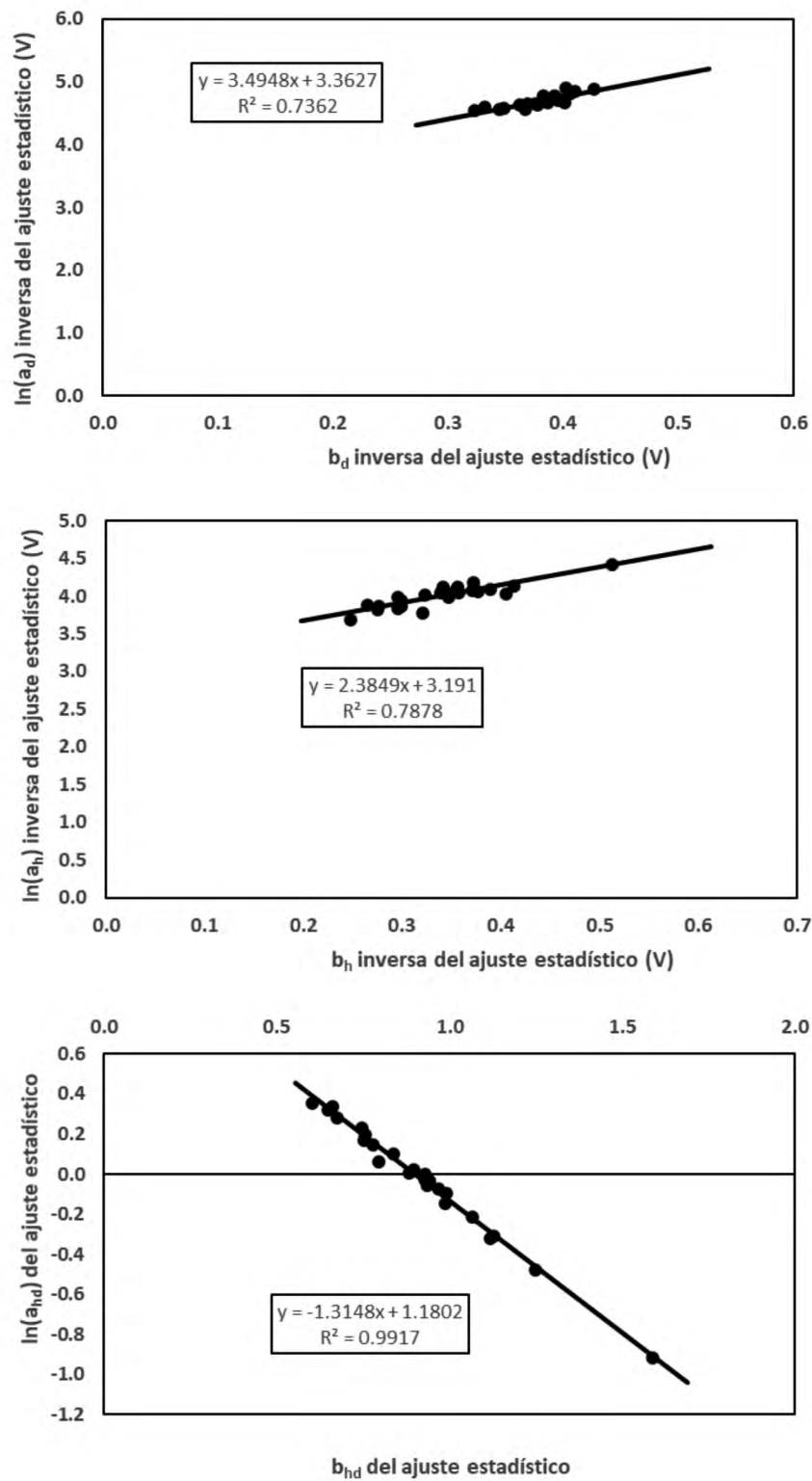


FIGURA 8. Relación entre a_d - b_d , a_h - b_h y a_{dh} - b_{dh} , para 24 sitios del abeto Chino (*Cunninghamia lanceolata*) (Zhang *et al.*, 2016).

Las compilaciones de los parámetros de la ecuación (8) pueden utilizarse para revisar el patrón de la ecuación (24). La figura 9 muestra la relación entre b_d y $\ln(a_d)$ de la base de parámetros de Zianis y Mencuccini (2004) para el caso de $q = 1$ de la ecuación (30) de cambio de las unidades de medida en D y para $q = 10^6$. Para $q = 1$, la relación (24) muestra una dispersión significativa y, para $q = 10^6$, la dispersión fue mucho menor, lo que demuestra que, con la selección de las unidades de medida en D, los parámetros a_d y b_d pueden relacionarse con alta correlación, simplificando, aparentemente, el problema de estimación a solo un parámetro; aunque este proceso tiene una lógica circular.

La figura 10 muestra la relación b_d y $\ln(a_d)$ de la base de parámetros de Rojas-García *et al.* (2015) para especies de México, tanto para el caso $q = 1$ como $q = 10^6$ de la ecuación (30). Los resultados también muestran que un cambio adecuado de las unidades de medida de D genera una alta correlación entre los parámetros.

En lo general, un cambio adecuado de las unidades de medida de D aleja la zona de intersección de las líneas rectas, espacio log-log, del punto $\ln(1)$, lo que da como resultado una mayor correlación.

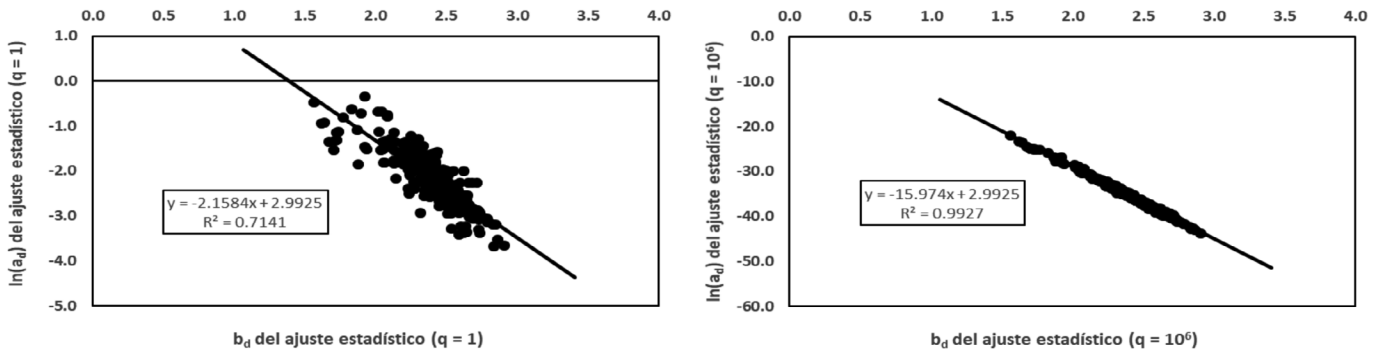


FIGURA 9. Relación entre b_d y $\ln(a_d)$ para los casos $q = 1$ y $q = 10^6$, ecuación (30), de la base de parámetros de Zianis y Mencuccini (2004), $n = 269$.

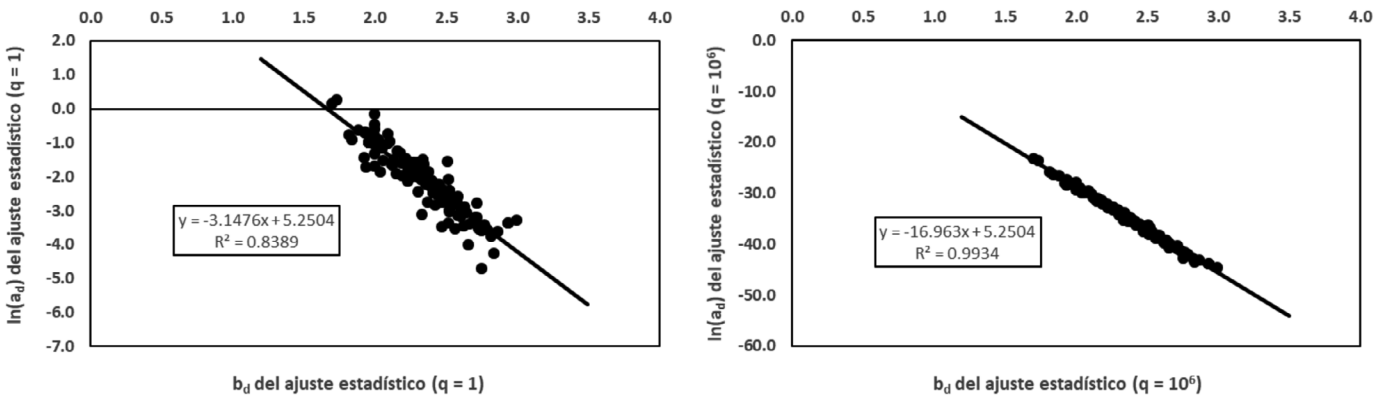


FIGURA 10. Relación entre b_d y $\ln(a_d)$ para los casos $q = 1$ y $q = 10^6$, ecuación (30), de la base de parámetros de Rojas-García *et al.* (2015), $n = 137$.



Bases de datos con D, H y B

La tabla 1 muestra las bases de datos con mediciones de D, H y B compiladas para su análisis, lo que representa un total de 468 datos para 28 bases de datos. Cada base se procesó para estimar los parámetros de las relaciones B-D, B-H, H-D y B-D²H, ecuaciones (7) a (10).

La tabla 2 muestra los resultados obtenidos por regresión no lineal con el procedimiento SOLVER^{MR} de Excel^{MR}. El ajuste se realizó minimizando la sumatoria del error cuadrático de estimación y se utilizaron valores iniciales de los parámetros de la regresión en el espacio log-log, retransformada al aritmético.

La regresión no lineal ajusta simultáneamente la constante y el exponente para realizar la estimación, por lo que es posible que la relación entre estos parámetros muestre algún efecto (líneas rectas en el espacio log-log).

La tabla 3 muestra los resultados de la regresión lineal en el espacio log-log con parámetros que se expresan en unidades aritméticas al exponenciar el logaritmo de la constante. Para el caso de a_d y b_d , se muestra el factor de corrección (FC), ecuación (36), mismo que, generalmente, fue menor a 10%. La constante a_d original y la corregida por FC se muestran en la tabla 3.

En el caso de la ecuación alométrica de los parámetros a_d y b_d , se muestra el coeficiente de determinación R^2 del espacio log-log, además de a_{hd} y b_{hd} , que es diferente al del espacio aritmético. No obstante, este coeficiente solo se incluyó como indicativo de la correlación entre las variables, además de la RECM.

La figura 11 muestra los resultados de la estimación no lineal, la lineal en el espacio log-log y la relación entre ellas para la ecuación (8). Se observa que la regresión del espacio log-log (con la corrección de FC) tiende a sobrestimar las mediciones de la biomasa y que la relación no lineal aporta mejores resultados. La regresión log-log es aproximadamente 4% mayor a la no lineal. Con respecto a las métricas del error de estimación, debe prestarse especial atención en elegir la indicada. En términos de R^2 y RECM de las estimaciones, la regresión no lineal es mejor que la del espacio log-log, pero no así cuando se usa la métrica EAM (Fig. 11).

Para las regresiones no lineales la figura 12 muestra la relación entre el exponente b_d estimado de los ajustes directos por regresión en relación con los estimados con la ecuación (14). Se observa una gran dispersión en la relación, lo que denota que la regresión no lineal ajusta los parámetros moviendo los exponentes. La relación entre $\ln(a_d)$ y b_d en la figura 12 es significativa (caso $q = 1$) y muestra el patrón que define la ecuación (24).

La figura 13 muestra la relación entre b_d estimado directamente de los ajustes de las regresiones en el espacio log-log y el estimado de la relación entre exponentes de la ecuación (14), donde se observa un ajuste significativo, por lo que en el caso de las regresiones log-log, la ecuación (14) se cumple, a diferencia de las regresiones no lineales. Para la relación entre $\ln(a_d)$ y b_d , ecuación (24), este patrón tiene mayor dispersión que en el caso de las regresiones no lineales.

En lo general, la relación (14) se ajusta mejor con regresiones en el espacio log-log y el de la ecuación (24) con las regresiones no lineales.

Para el caso de b_h estimado de las regresiones (espacio log-log) y el estimado de la ecuación (16), la relación es pobre (Fig. 14), reflejando los errores de estimación en la relación H-D (Tabla 3).

Las estimaciones de la biomasa se realizaron usando la relación entre $\ln(a_d)$ y b_d que se muestra en la figura 13 ($q = 1$) y b_d de la ecuación (14) con b_{hd} de H-D y el valor de b_v estimado de B-D²H. Dado que en la mayoría de los casos de compilaciones de relaciones alométricas no se cuenta con el valor de b_v , se calculó un valor constante de b_v (0.915) por un proceso de minimización del error de estimación. La figura 15 muestra los resultados con la regresión en el espacio log-log, para ambos casos.

Las estimaciones que se muestran en la figura 15 presentan resultados cercanos entre sí al usar un valor constante de b_v y el estimado directamente de las regresiones en el espacio log-log, adicional al uso del exponente b_{hd} utilizado en ambos procesos de estimación.

Para analizar el caso con ajustes significativos de la ecuación (8), $R^2 > 0.89$ y, ajustes aceptables en la ecuación (10), $R^2 > 0.6$, la figura 16 muestra los resultados obteni-

dos en las estimaciones para ambos métodos de b_v . Se observa que los errores de estimación se reducen con el uso de EAM, pero no para RECM, lo que indica que la situación particular de los datos usados en las regresiones define las métricas de incertidumbre.

Los casos con $R^2 > 0.9$ de las relaciones B-D y H-D se muestran en la figura 17. Se observan patrones similares al caso anterior en los errores de estimación, así como una relación prácticamente equivalente entre las estimaciones

de las regresiones en el espacio log-log directas y las del uso de la relación (14) y (24), por lo que se pueden obtener resultados similares con los dos procesos.

En el caso de la relación entre b_h y la estimación con la ecuación (16), el patrón coincide con lo esperado (Fig. 18), a diferencia de lo que se observa en la figura 14. En la figura 18, los errores en la estimación de b_{dh} generan una incertidumbre mayor en las estimaciones, hecho que es importante tener presente.

TABLA 2. Parámetros de las ecuaciones alométricas de las bases de datos, regresión no lineal.

No.	a_d	b_d	RECM	a_h	b_h	RECM	a_{hd}	b_{hd}	RECM	a_v	b_v	RECM
1	0.0862	2.3614	11.3135	0.0142	3.7161	17.9478	2.7156	0.4432	1.2703	0.0659	0.8794	9.7552
2	0.0330	2.8020	12.2783	0.0466	3.4927	37.6844	1.7941	0.5621	0.9555	0.0076	1.1975	8.5599
3	0.2465	2.0453	2.4537	0.0000	7.5337	8.8951	2.3296	0.5529	0.7485	0.0715	0.8729	1.3651
4	0.4468	1.6931	2.9277	0.3094	2.0758	10.4073	2.6512	0.4512	1.2306	0.0634	0.8770	1.2169
5	0.2417	2.1903	17.2370	0.0020	3.9045	12.8059	1.9777	0.7435	0.9576	0.0834	0.8574	13.8504
6	0.0890	2.4959	10.9732	0.0913	2.9092	35.9820	1.7524	0.6556	1.2371	0.0585	0.9267	11.2680
7	0.2682	2.1772	149.9879	0.0048	3.5322	343.9630	2.9364	0.6292	3.5749	0.0743	0.8619	111.9377
8	0.6030	1.4966	11.0876	6.1439	1.7193	7.8769	0.2598	0.8687	0.3248	1.1303	0.5318	9.3758
9	0.0567	2.3818	9.9719	0.0963	4.1577	23.0464	1.2682	0.4397	0.5771	0.0755	0.9088	9.9507
10	0.1074	2.2029	33.9422	2.1220	2.2475	46.0811	1.1856	0.5046	0.9248	0.0671	0.9185	27.4543
11	0.1262	2.1633	26.7414	0.5654	3.6821	43.5201	1.3231	0.3636	0.5223	0.2040	0.8235	23.6788
12	0.0407	2.5128	37.4293	1.8661	2.5487	47.2520	0.9593	0.5366	0.8730	0.1427	0.8483	27.6226
13	0.0183	2.7673	22.5274	0.1021	3.9818	37.9316	1.5035	0.4295	0.7258	0.0409	0.9897	21.3337
14	0.7507	1.4578	7.6170	0.5971	2.4741	18.3551	2.3247	0.2870	0.8003	0.4169	0.6454	6.8281
15	0.0017	3.6085	3.2398	0.0013	6.9829	5.2828	1.5852	0.3291	0.4968	0.0038	1.3148	3.0679
16	0.1560	1.9233	3.5160	1.8097	1.1676	5.7887	3.3635	0.1265	0.6277	0.0343	0.9745	3.1915
17	0.1347	2.0952	2.7138	0.3341	2.4444	5.7241	1.9259	0.3895	0.4886	0.1107	0.8151	3.0289
18	1.6578	0.9738	5.3663	0.2382	2.8062	8.5214	3.1256	0.1522	0.5456	0.9146	0.4648	5.1395
19	0.0870	2.3521	0.5686	0.6636	1.6340	3.6295	2.3072	0.3007	0.5491	0.0237	1.1076	0.8736
20	0.0192	3.3010	2.5069	0.0219	3.5987	1.9416	2.0463	0.5060	0.6199	0.0202	1.1415	1.4932
21	0.0130	3.2822	2.1514	0.0004	6.6941	4.2658	3.7992	0.0701	0.2456	0.0037	1.4333	1.6427
22	0.0619	2.5090	2.5857	1.0873	1.5943	7.9386	1.6221	0.5064	0.9274	0.0403	0.9921	3.0878
23	0.8283	1.0674	2.8285	0.3759	2.0070	3.8375	2.5384	0.2958	0.6217	0.5288	0.4674	2.7428
24	0.2251	1.7210	1.9936	0.0259	3.3588	5.3686	4.1131	0.1416	0.5796	0.0618	0.8275	1.9541
25	0.1498	2.3313	26.5410	0.0002	4.6453	78.6365	2.9959	0.6158	1.7934	0.0126	1.0472	20.8802
26	0.1271	2.2983	12.7990	0.0900	2.5272	20.4510	1.8942	0.7273	1.7146	0.0533	0.8821	8.7446
27	0.0364	2.7017	53.4034	0.0262	3.0752	88.5031	1.0491	0.8924	2.1238	0.0255	0.9632	52.8659
28	0.1435	2.1577	5.5766	0.0092	3.1360	22.8925	4.6646	0.4536	1.5237	0.0267	0.9175	6.8772



TABLA 3. Parámetros de las ecuaciones alométricas de las bases de datos de la tabla 1, regresión lineal en el espacio log-log.

No.	a_d	$a_d corr.$	b_d	FC	$R^2 log-log$	RECM	a_h	b_h	RECM	a_{hd}	b_{hd}	$R^2 log-log$	RECM	a_v	b_v	RECM
1	0.1171	0.1205	2.2294	1.0288	0.9700	12.8941	0.0128	3.6882	20.7772	2.9087	0.4112	0.6424	1.2825	0.0454	0.9190	10.1861
2	0.1034	0.1057	2.3897	1.0218	0.9871	16.2951	0.0402	3.4827	40.2585	1.5049	0.6274	0.9109	0.9837	0.0733	0.9053	18.1772
3	0.1371	0.1390	2.2599	1.0139	0.9878	4.3885	0.0150	3.5019	17.2067	1.9840	0.6203	0.9475	0.8088	0.0758	0.8627	1.9506
4	0.1494	0.1513	2.1497	1.0130	0.9873	4.2862	0.0402	3.4827	32.7278	2.2043	0.5348	0.7331	1.2675	0.0778	0.8448	1.3568
5	0.1082	0.1096	2.4510	1.0125	0.9933	18.1154	0.0104	3.3342	13.7601	2.0862	0.7204	0.9706	0.9782	0.0556	0.9014	14.0689
6	0.1723	0.1739	2.2637	1.0094	0.9734	13.5216	0.1255	2.7559	37.0904	1.8627	0.6305	0.7567	1.2435	0.1111	0.8578	13.3623
7	0.0713	0.0718	2.5104	1.0075	0.9934	208.4096	0.0081	3.3626	370.0476	2.1530	0.7109	0.9376	3.7622	0.0352	0.9256	125.7016
8	0.1709	0.1766	1.8935	1.0333	0.8344	13.0205	3.6151	2.0975	9.7502	0.2495	0.8806	0.8850	0.3252	0.3888	0.6697	11.6346
9	0.0684	0.0703	2.3178	1.0283	0.9583	10.1653	0.2191	3.5363	28.6140	1.4225	0.3931	0.6024	0.5866	0.0546	0.9509	10.3254
10	0.1849	0.1959	2.0165	1.0593	0.8985	35.3210	0.4576	3.0543	49.2181	1.2374	0.4857	0.6471	0.9294	0.1502	0.8159	28.5274
11	0.3151	0.3313	1.8788	1.0515	0.8916	29.2624	0.7928	3.3926	46.1924	1.4208	0.3363	0.5630	0.5257	0.2439	0.8004	23.8807
12	0.2508	0.2627	1.9332	1.0473	0.9298	53.9965	1.1290	2.6824	57.0506	1.0986	0.4843	0.6130	0.8871	0.2397	0.7742	37.0207
13	0.1104	0.1149	2.2101	1.0405	0.9443	33.5356	0.3687	3.0281	74.4740	1.5748	0.4082	0.5641	0.7313	0.0841	0.8965	27.4765
14	0.2680	0.2800	1.8403	1.0448	0.8395	11.4963	0.9315	2.1122	19.0273	2.1512	0.3121	0.2695	0.8045	0.1492	0.7922	10.0828
15	0.0394	0.0430	2.3330	1.0906	0.8676	3.9786	0.2155	2.9582	6.7784	1.4492	0.3627	0.4522	0.5000	0.0314	0.9626	3.8238
16	0.0897	0.0954	2.1525	1.0636	0.7810	3.5524	0.4768	1.9420	6.0797	3.1924	0.1465	0.0815	0.6296	0.0296	0.9932	3.2110
17	0.1140	0.1181	2.1535	1.0359	0.9001	2.7528	0.0717	3.3824	5.9783	1.8654	0.4016	0.6057	0.4895	0.0689	0.8868	3.0894
18	0.3193	0.3412	1.6070	1.0686	0.8615	7.9319	0.0612	3.6340	8.7351	3.0758	0.1559	0.3017	0.5467	0.1391	0.7450	7.4864
19	0.0821	0.0826	2.3843	1.0065	0.9788	0.5723	0.1947	2.4016	3.7586	2.0306	0.3678	0.3357	0.5558	0.0465	0.9765	0.9849
20	0.1882	0.2130	2.0603	1.1316	0.7572	3.5218	0.0191	3.6579	1.9596	2.1009	0.4832	0.6724	0.6229	0.0897	0.8584	2.4724
21	0.0867	0.0894	2.3369	1.0314	0.7742	2.7205	0.0122	4.4054	4.5935	3.8299	0.0651	0.0436	0.2457	0.0154	1.1708	2.0318
22	0.0457	0.0473	2.6179	1.0345	0.9639	2.6945	0.0765	3.1149	9.5361	1.5214	0.5287	0.6393	0.9315	0.0342	1.0070	3.2434
23	0.2426	0.2554	1.5655	1.0528	0.8481	3.4765	0.0789	2.8862	4.2152	2.7111	0.2630	0.5010	0.6269	0.1304	0.6800	2.7628
24	0.2280	0.2340	1.6983	1.0265	0.9214	2.0355	0.0964	2.4703	5.7114	4.1109	0.1388	0.2235	0.5806	0.0813	0.7777	2.0429
25	0.1061	0.1085	2.4151	1.0222	0.9942	30.0767	0.0053	3.4680	86.4947	2.4341	0.6847	0.9784	1.8822	0.0477	0.8994	36.6761
26	0.1062	0.1080	2.3574	1.0173	0.9835	12.8287	0.0741	2.5541	22.0349	1.3720	0.8486	0.9071	1.8196	0.0842	0.8234	9.8930
27	0.0359	0.0362	2.7017	1.0091	0.9907	53.7740	0.2010	2.3922	142.7460	0.6771	1.0232	0.9060	2.3529	0.0559	0.8832	65.5071
28	0.0779	0.0788	2.3707	1.0121	0.9724	6.4078	0.0011	3.8698	23.4501	4.1620	0.4937	0.7649	1.5394	0.0203	0.9493	6.9599

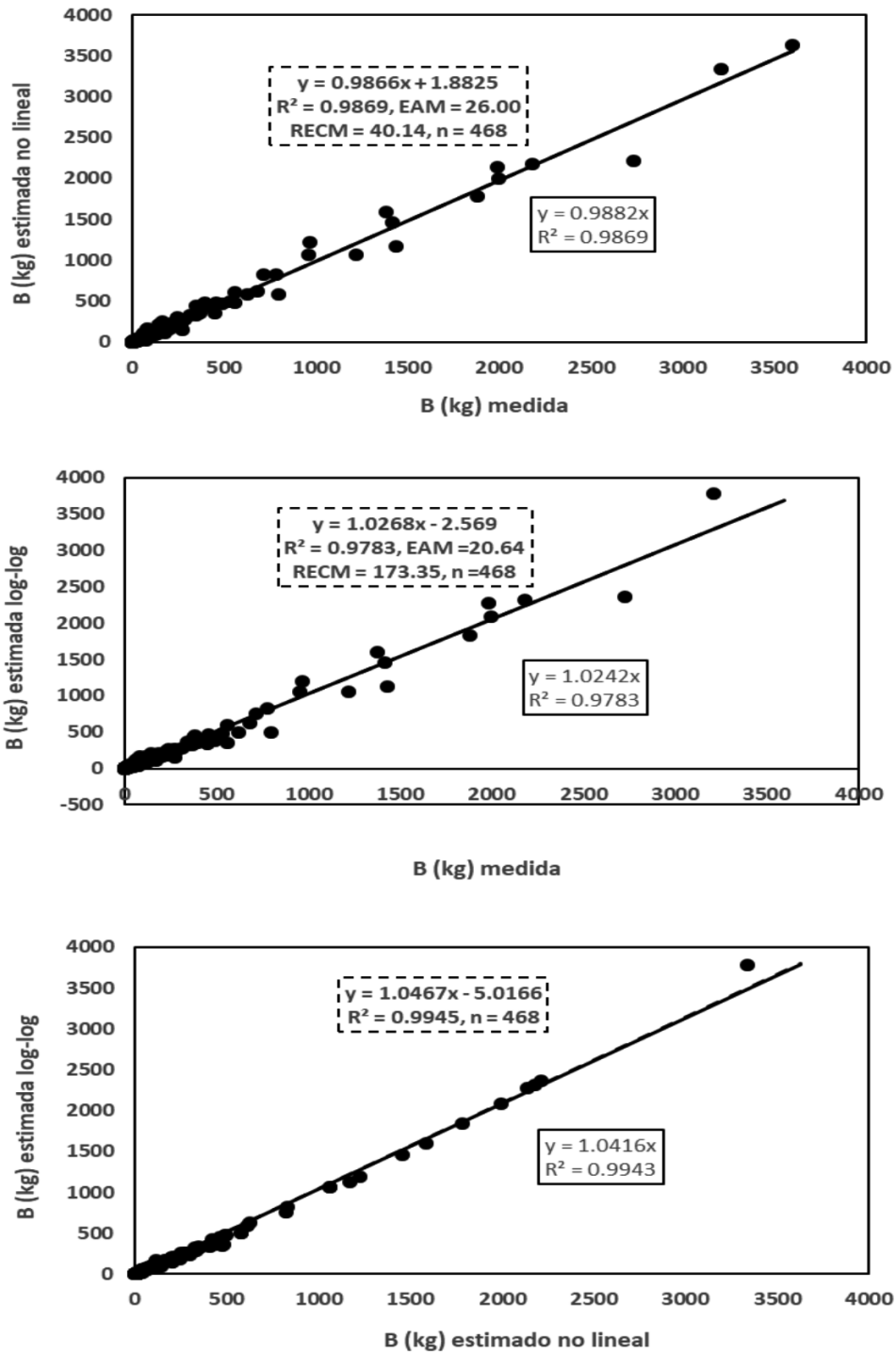


FIGURA 11. Resultados de las regresiones no lineal, espacio log-log, así como la relación entre ellas.

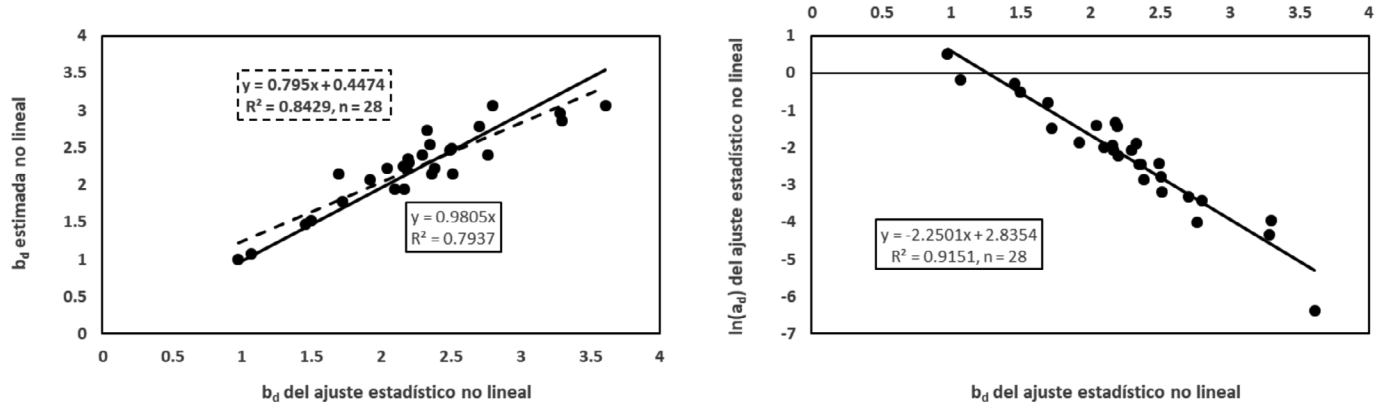


FIGURA 12. Relación entre el exponente b_d estimado directamente por regresión no lineal y el estimado por la ecuación (14) con los exponentes b_{hd} y b_v , además de la relación entre $\ln(a_d)$ y b_d de las regresiones no lineales.

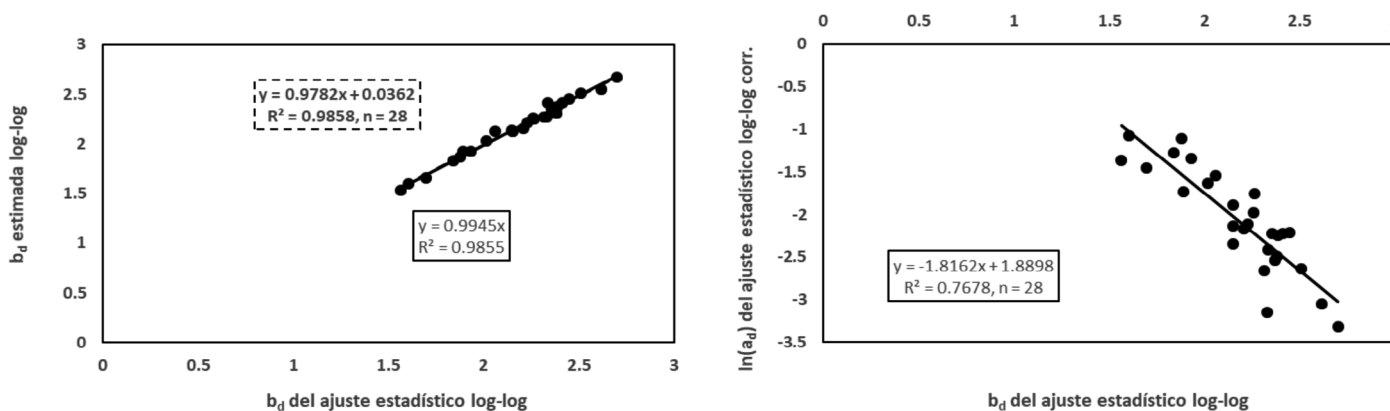


FIGURA 13. Relación entre el exponente b_d estimado directamente por regresión log-log y el estimado por la ecuación (14) con los exponentes b_{hd} y b_v , además de la relación entre $\ln(a_d)$ y b_d de las regresiones log-log.

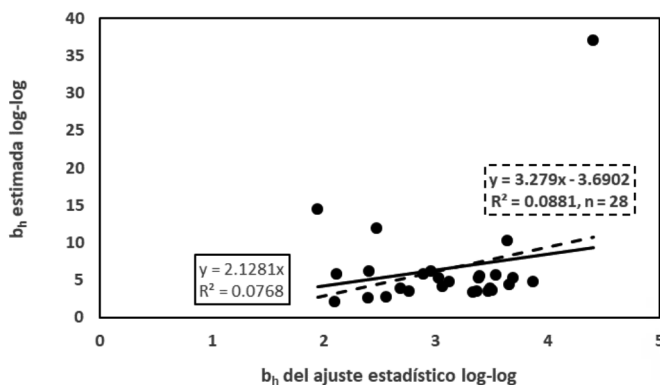


Figura 14. Relación entre el exponente b_h estimado directamente por regresión en el espacio log-log y el estimado por la ecuación (16).

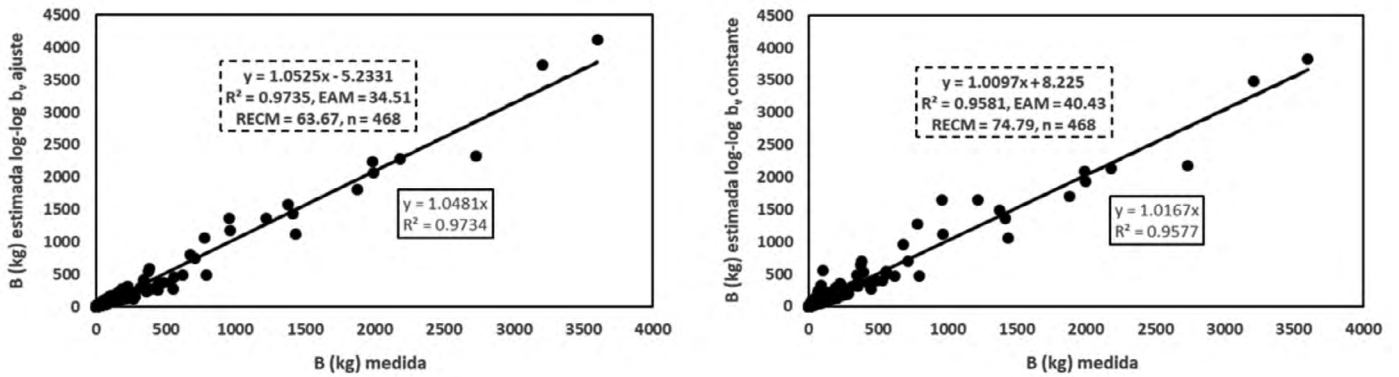


FIGURA 15. Relación entre el valor estimado y medido de la biomasa, para el caso de b_v estimado de la relación (14) y el caso con $b_v = 0.915$ (constante general).

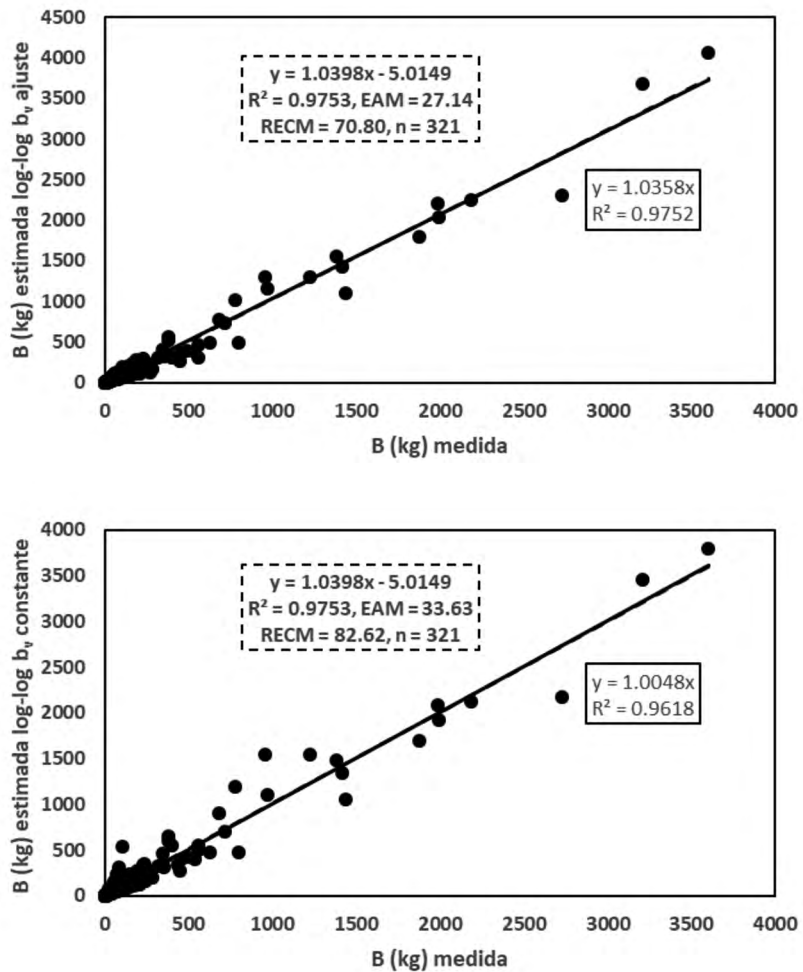


FIGURA 16. Relación entre el valor estimado de biomasa y el medido para el caso de b_v calculado de la relación (14) y el caso con $b_v = 0.915$ (constante general), para los casos de $R^2 > 0.89$ de la relación B-D y $R^2 > 0.6$ de H-D, espacio log-log, con el uso de $\ln(a_d) = 2.5463 - 2.0729b_d$ estimada de las regresiones.

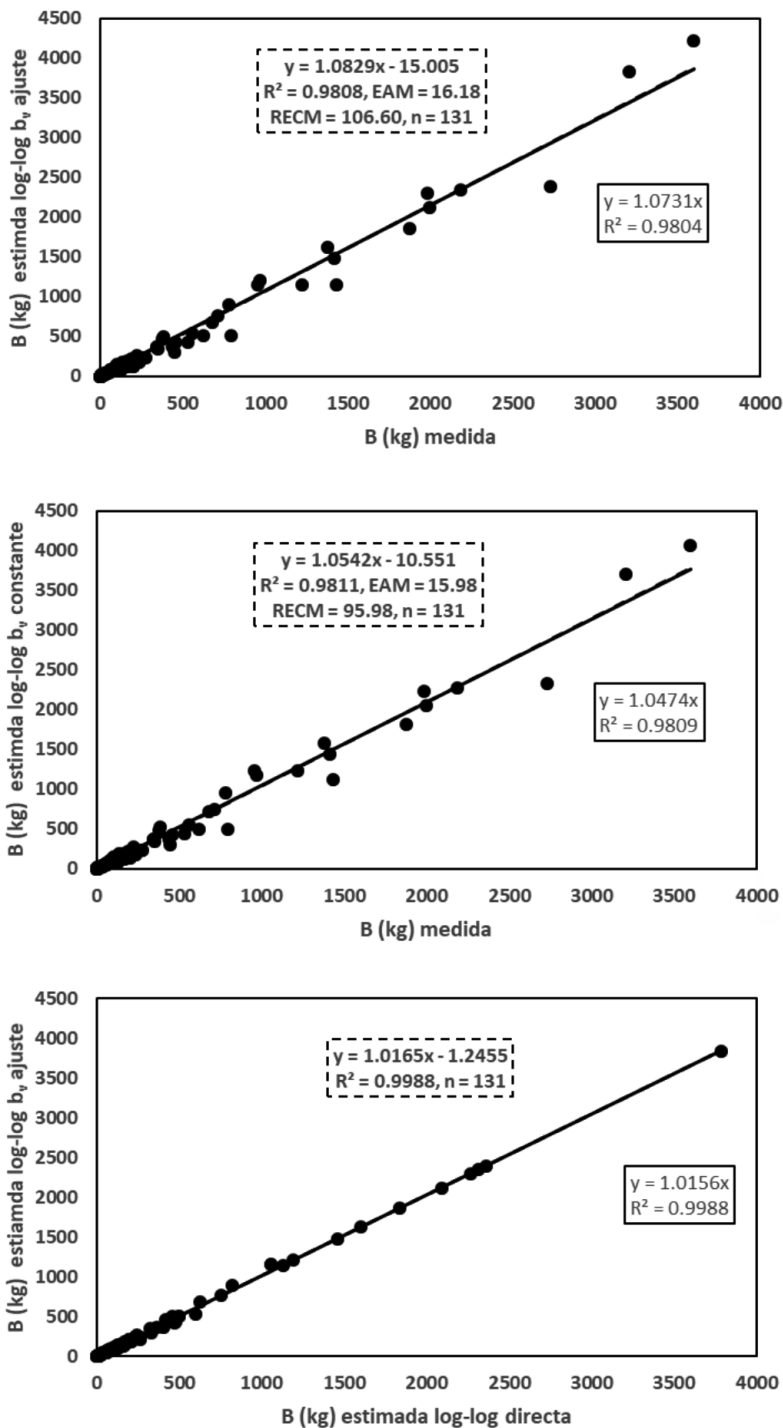


Figura 17. Relación entre el valor de biomasa estimado y el medido, para el caso de b_v obtenido de la relación (14) y, con $b_v = 0.915$ (constante general), con $R^2 > 0.9$ de la relación B-D y $R^2 > 0.9$ de H-D, espacio log-log, con el uso de $\ln(a_d) = 5.1299 - 3.0868b_d$ estimada de las regresiones y de la relación entre las estimaciones por regresión en el espacio log-log directa y las realizadas con b_v a partir de la ecuación (14).

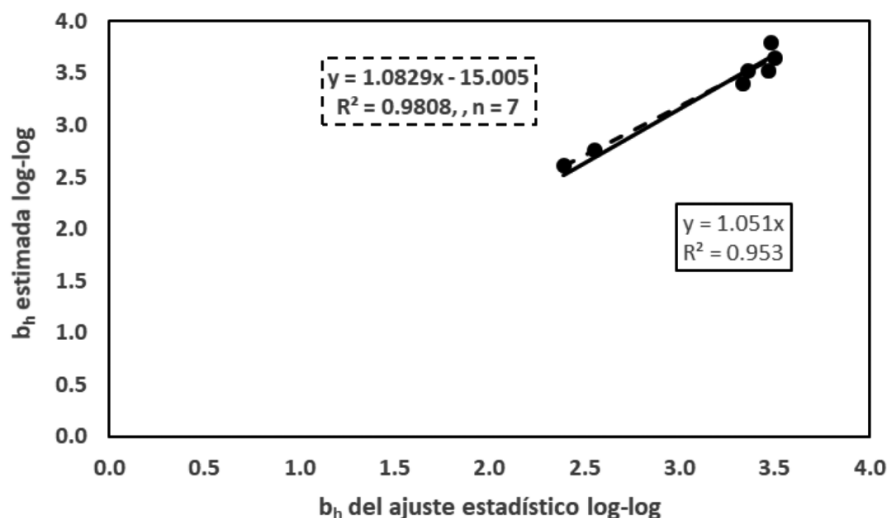


FIGURA 18. Relación entre el exponente b_h estimado por regresión en el espacio log-log y el obtenido con la ecuación (16), caso de relaciones B-D y H-D con $R^2 > 0.9$, en el espacio log-log.

DISCUSIÓN

La compilación de bases de ecuaciones alométricas ajustadas por especies o grupos de ellas y por regiones geográficas se ha planteado en términos globales (Henry *et al.*, 2013), mediante el uso de guías para su documentación (Cifuentes *et al.*, 2014), así como por la implementación métodos que permiten utilizarlas para inventarios forestales nacionales (Henry *et al.*, 2015). Sin embargo, para ampliar estos esfuerzos de compilación es necesario eliminar las restricciones del intercambio de datos para su interoperabilidad (Cifuentes *et al.*, 2015; Vargas *et al.*, 2017).

El desarrollo de ecuaciones alométricas para la estimación de la biomasa aérea total o volumen del fuste de especies arbustivas y arbóreas se ha planteado bajo dos enfoques: el uso de ecuaciones locales y, el de ecuaciones generalizadas. En el primer caso, resulta poco práctico desarrollar ecuaciones para cada especie y para cada sitio o región, haciendo económicamente inviable este enfoque; aunque los esfuerzos de compilación son encomiables (Cifuentes *et al.*, 2014). Para el caso de las ecuaciones generalizadas, existen dos metodologías: usar bases de datos de mediciones de campo de especies y regiones representativas para desarrollar las ecuaciones generales (Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2012) y, usar

los datos que se generan directamente de las ecuaciones específicas (Pastor *et al.*, 1984; Jenkins *et al.*, 2003; Muukkonen, 2007).

En la figura 19 se muestra la aplicación de los dos enfoques de desarrollo de ecuaciones generalizadas con datos de siete sitios de muestreo de mezquite, *Prosopis laevigata* (Mendez *et al.*, 2012), con ajustes por regresión no lineal. Se presentan los resultados obtenidos con la ecuación generalizada ajustada a los datos originales y la ecuación ajustada a datos obtenidos a intervalos regulares de las ecuaciones alométricas ajustadas. Como se observa, los procesos de estimación generan resultados diferentes, por lo que no resulta conveniente usar datos obtenidos directamente de las ecuaciones ajustadas, sino que es necesario contar con los datos que se usaron originalmente para la elaboración de las ecuaciones alométricas, tal como propone la iniciativa de la base de datos BAAD (Falster *et al.*, 2015).

De acuerdo con los métodos que se presentan, es necesario, al menos, incluir las relaciones B-D²H, B-D, H-D, en las iniciativas de compilación de bases de parámetros de ecuaciones alométricas. El uso de la relación $B = a_p D^{b_p} H^{c_p}$ presenta un parámetro adicional a la relación $B = a_v (D^2 H)^{b_v}$ por lo que, de acuerdo con el principio de parsimonia, no se



requiere una complejidad extra. En lo general, para simplificar el proceso de estimación es necesario el uso de una relación lineal $B = f(D, H)$, de tal manera que se evite el uso del parámetro b_v y baste con conocer el exponente b_{hd} , al que se accede fácilmente con la información de muestreo en campo.

La relación entre a_d y b_d depende de las unidades de medida (escala), por lo que al modificar q en la relación (30), para estimar la relación de la ecuación (24), se obtiene la correlación deseada, lo que puede constituir un artefacto de método (Palmer, McGlenn y Fridley, 2008) susceptible de utilizarse a conveniencia; aunque esto es un argumento con lógica circular. Como ejemplo de lo anterior, en la figura 20 se muestran, para los sitios de mezquite, distintos casos de uso de valores de q para obtener coeficientes de correlación altos, cambio en la tendencia (de inversa a directamente proporcional), así como de no correlación (cuando las rectas del espacio log-log pasan por el punto de intersección de $q = 1$).

La metodología propuesta en el presente estudio, basada en propiedades matemáticas simples, permite el desarrollo de una estrategia local (relación H-D) para ajus-

tar los modelos alométricos, evitando así el uso de ecuaciones generalizadas u otro tipo de enfoques empíricos.

CONCLUSIONES

Los desarrollos teóricos, con base en matemáticas simples, que se exponen en el presente estudio sustentan un cambio de paradigma en la alometría de plantas leñosas que permite romper el estancamiento de la discusión entre modelos alométricos locales y generales. Los enfoques que se utilizan en la actualidad desaprovechan mucha de la información proveniente de los muestreos en campo bajo la premisa de que se requiere de la inclusión de un mayor número de variables (p.ej. altura total), además del diámetro normal, para reducir el error de estimación de carbono y biomasa.

El enfoque estadístico, del que se ha abusado en las aplicaciones alométricas, generalmente se usa más como herramienta de decisión que de análisis con un fundamento matemático sólido. La aplicación de este paradigma resulta costosa y con un fuerte sesgo hacia un análisis parcial del problema de estimación que desaprovecha las simetrías (patrones) del proceso.

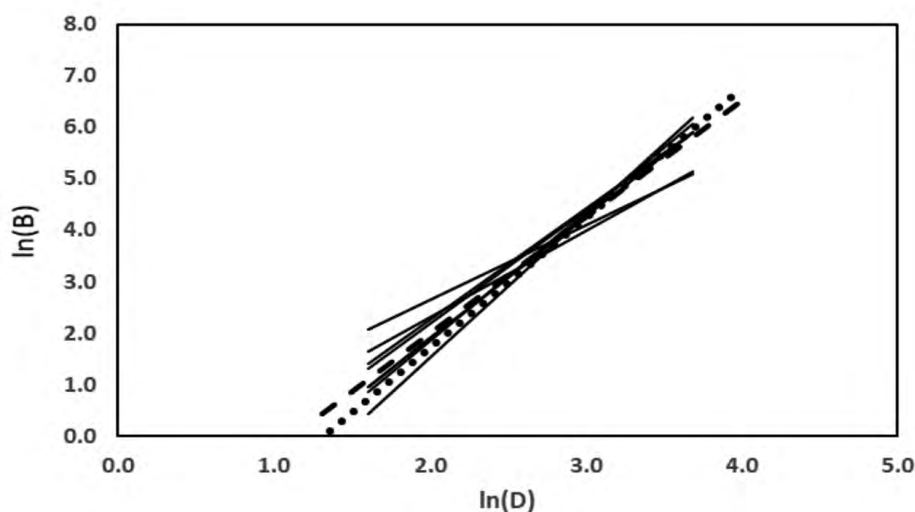


FIGURA 19. Ecuaciones generalizadas para el caso de siete sitios de muestreo de mezquite, *Prosopis laevigata* (Mendez *et al.*, 2012). La línea punteada representa el ajuste a los datos originales B-D y la línea quebrada el ajuste a los puntos generados directamente de las ecuaciones alométricas con valores de D espaciados a intervalos regulares.

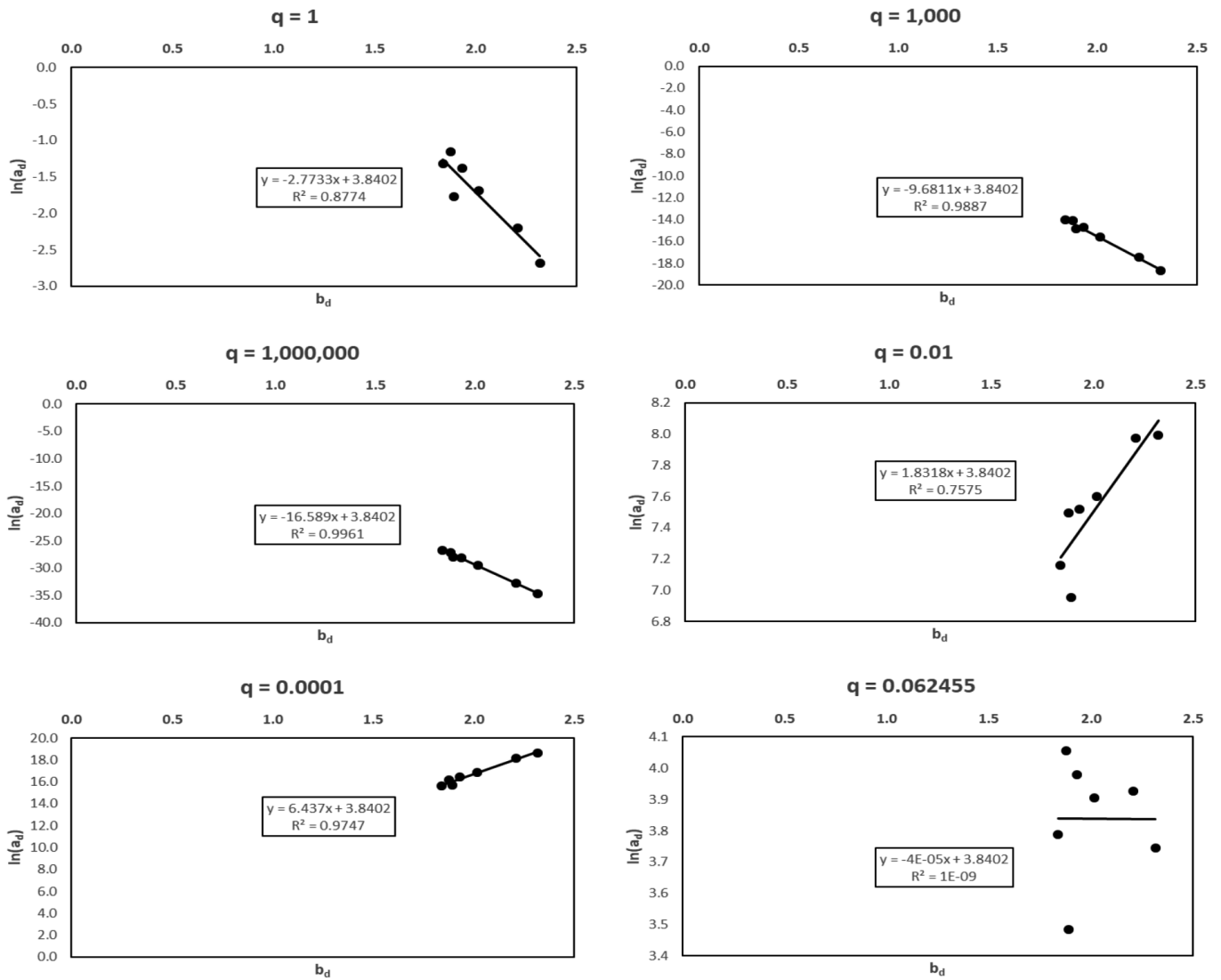


FIGURA 20. Relaciones entre b_d y $\ln(a_d)$ en función de q , Ecuación (30), para el mezquite.

La metodología que se propone en este trabajo permite realizar estimaciones comparables con los métodos alométricos directos, solo mediante el uso de la relación alométrica entre la altura y la biomasa aérea total (volumen del fuste o total, o carbono), la cual generalmente está disponible en los inventarios forestales actuales. En lo general, el uso de una relación lineal entre la biomasa y un par de variables (diámetro normal y altura total) simplifica el problema a solo la consideración de la relación alométrica entre el par de variables seleccionadas.

El uso de la altura como variable en los desarrollos que se presentan puede cambiarse por atributos de la copa de los árboles (Goodman *et al.*, 2014; Ploton *et al.*, 2016; Chuyong *et al.*, 2016), especialmente para el caso de arbustos o árboles con ramificaciones en la base o cerca de esta, ya que la dimensión de la copa es un buen estimador de la biomasa (Hughes, Varner y Blankenship, 1987; Mason *et al.*, 2014), hecho que se explorará en otro trabajo de los autores.



REFERENCIAS

- Acosta-Mireles, M., Vargas-Hernández, J., Velázquez-Martínez, A., & Etchevers-Barra, J. D. (2002). Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia*, 36(6), 725-736.
- Acosta-Mireles, M. (2003). *Diseño y aplicación de un método para medir los almacenes de carbono en sistemas con vegetación forestal y agrícolas de ladera en México*. Tesis de Doctorado en Ciencias, Colegio de Posgraduados, Montecillos, México. 135 p.
- Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., & Rapp, M. (2000). Relationship between forest tree species stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science*, 57(4), 313-324. doi: 10.1051/forest:2000122
- Avendaño, D. M., Acosta, M., Carrillo, F., & Etchevers, J. D. (2009). Estimación de biomasa y carbono en un bosque de *Abies religiosa*. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 32(3), 233-238. doi: 10.35196/rfm.2009.3.233-238
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forestry*, 2(1), 49-53. doi:10.1139/x72-009
- Beauchamp, J., & Olson, J. (1973). Corrections for bias in regression estimates after logarithmic transformation. *Ecology*, 54(6), 1403-1407. doi:10.2307/1934208
- Bradu, D., & Mundlak, Y. (1970). Estimation in lognormal linear models. *Journal of the American Statistical Association*, 65(329), 198-211. doi:10.2307/2283587
- Brown, S., Gillespie, A. J. R., & Lugo, A. E. (1989). Biomass estimation for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science*, 35(4), 881-902. doi: 10.1093/forestscience/35.4.881
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass change of tropical forests, a primer*. Forest Resources Assessment Publication. Forestry Papers 134, FAO, Rome.
- Cannell, M. G. R. (1984). Woody biomass of forest stands. *Forest Ecology and Management*, 8, 299-312. doi: 10.1016/0378-1127(84)90062-8
- Case, B. S., & Hall, R. J. (2008). Assessing prediction errors of generalized tree biomass and volume equations for the boreal forest of west-central Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 38(4), 878-889. doi: 10.1139/x07-212
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1443), 409-420. doi: 10.1098/rstb.2003.1425
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. S., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Maavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190. doi: 10.1111/gcb.12629
- Chave, J., Riéra, B., & Dubois M. A. (2001). Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology*, 17(1), 79-96. doi 10.1017/S0266467401001055
- Chuyong, G. D., Droissart, V., Fayolle, A., Calisto, G. R., Henry, M., Guy Kamdem, N., Katembo, M. J., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U., & Péliissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13(5), 1571-1585. doi:10.5194/bg-13-1571-2016
- Cifuentes, J. M., Henry, M., Réjou, M., Wayson, C., Zapata, M., Piotto, D., Alice, F., Castañeda, L. H., Castellanos, L. E., Cuenca, L. R., Cueva, R. K., del Águila, P. J., Duque, M. A., Fernández, V. J., Jiménez, G. A., López, O.,

- Marklund, L., Michel, F. J., Milla, F., Nívar Ch., J., Ortiz, M. E., Pérez, J., Ramírez, Z. C., Rangel, G. C., Rubilar, P. C., Saint-André, L., Sanquetta, C., Scott, C., & Westfall, J. (2014). Guidelines for documenting and reporting tree allometric equations. *Annals of Forest Science*, 72(6), 1-6. doi: 10.1007/s13595-014-0415-z
- Cifuentes, Jara, M., Henry, M., Réjou, M., Lopez, O. R., Wayson, C., Michel, F., Castellanos, E., Zapata, C., Piotto, D., Alice, G., Castañeda, L., Cuenca, L., Cueva, R., del Águila, P., Duque, Á. M., Fernández, J. V., Jiménez, A. G., Marklund, L. G., Milla, F., Nívar, J. J., Ortiz, E. M., Pérez, J., Ramírez, C. Z., Rangel, L. G., Rubilar, R. P., Saint-André, L., Sanquetta, C., Scott, C., & Westfall, J. (2015). Overcoming obstacles to sharing data on tree allometric equations. *Annals of Forest Science*, 72, 789-794. doi: 10.1007/s13595-015-0467-8
- Clifford, D., Cressie, N., England, J. R., Roxburgh, S. H., & Paul, K. I. (2013). Correction factors for unbiased, efficient estimation and prediction of biomass from log-log allometric models. *Forest Ecology and Management*, 310, 375-381. doi: 10.1016/j.foreco.2013.08.041
- Crow, E. L., & Shimizu, K. (1988). *Lognormal distributions. Theory and applications*. Dekker. New York.
- Cunia, T. (1987). Construction of tree biomass tables by linear regression techniques. En: E. H. Wharton & T. Cunia. (Eds.). *Estimating tree biomass regressions and their error* (pp. 27-36). USDA Forest Service. General Technical Report NE-GTR-117.
- Dawkins, H. C. (1963). Estimating total volumen of some Caribbean trees. *Caribbean Forester*, 22(1), 62-63.
- Djomo, A. N., Ibrahima, A., Saborowski, J., & Gravenhorst, G. (2010). Allometric equations for biomass estimation in Cameroon and pan moist tropical equation including biomass data from Africa. *Forrest Ecology and Management*, 260(10), 1873-1885. doi: 10.1016/j.foreco.2010.08.034
- Dralle, D., Karst, N., & Thompson, S. E. (2015). a, b careful: The challenge of scale invariance for comparative analyses in power law models of the streamflow recession. *Geophysical Research Letters*, 42(21), 9285-9293. doi: 10.1002/2015GL066007.
- Duan, N. (1983). Smearing estimate: a nonparametric retransformation method. *Journal of the American Statistical Association*, 78(383), 605-610. doi:10.1080/01621459.1983.10478017
- El-Shaarawi, A. H., & Viveros, R. (1997). Inference about the mean in log-regression with environmental applications. *Environmetrics*, 8(5), 569-582.
- Falster, D., Duursma, R. A., Ishihara, M. I., Barneche, D. R., FitzJohn, R. G., Varhammar, A., Aiba, M., Ando, M., Anten, N., Aspinwall, M. J., Baltzer, J. L., Baraloto, C., Battaglia, M., Battles, J. J., Bond, B. L., van Breugel, M., Camac, J., Claveau, Y., Coll, L., Dannoura, M., Delagrangre, S., Domec, J. C., Fatemi, F., Feng, W., Gargaglione, V., Goto, Y., Hagihara, A., Hall, J. S., Hamilton, S., Harja, D., Hiura, T., Holdaway, R., Hutley, L. S., Ichie, T., Jokela, E. J., Kantola, A., Kelly, J. W. G., Kenzo, T., King, D., Kloeppel, B. D., Kohyama, T., Komiyama, A., Laclau, J. P., Lusk, C. H., Maguire, D. A., le Maire, G., Mäkelä, A., Markesteijn, L., Marshall, J., McCulloh, K., Miyata, I., Mokany, K., Mori, S., Myster, R. W., Nagano, M., Naidu, S. L., Nouvellon, Y., O'Grady, A. P., O'Hara, K., Ohtsuka, T., Osada, N., Osunkoya, O. O., Peri, P. L., Petritan, A. M., Poorter, L., Porthsmuth, A., Potvin, C., Ransijn, J., Reid, D., Ribeiro, S. C., Roberts, S. D., Rodriguez, R., Saldana, A., Santa-Regina, I., Sasa, K., Selaya, N. G., Sillett, S. C., Sterck, F., Takagi, K., Tange, T., Tanouchi, H., Tissue, D., Umehara, T., Utsugi, H., Vadeboncoeur, M. A., Valladares, F., Vanninen, P., Wang, J. R., Wenk, E., Williams, R., de Aquino Ximenes, F., Yamaba, A., Yamada, T., Yamakura, T., Yanai, R. D., & York, R. A. (2015). BAAD: A Biomass And Allometry Database for woody plants. *Ecology* 96(5), 1445. doi: 10.1890/14-1889.1
- Fayolle, A., Loubota Panzou, G. J., Drpuet, T., Swaine, M. D., Bauwens, S., Vlrminckx, J., Biwole, A., Lejeune, P., & Doucet, J. L. (2016). Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *Forest Ecology and Management*, 374, 42-50. doi: 10.1016/j.foreco.2016.04.033
- Fehrmann, L., & Kleinn, C. (2006). General considerations about the use of allometric equations for biomass estima-



- tion on the example of Norway spruce in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 236, 4112-421. doi: 10.1016/j.foreco.2006.09.026
- Feldpausch, T. R., Banin, L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lewis, S., Quesada, C. A., Affum-Baffoe, K., Arets, E. J., Berry, N. J., Bird, M., Brondizio, E. S., de Camargo, P., Chave, J., Djagbletey, G., Dominguez, T. F., Drescher, M., Fernside, P. M., Franca, M. B., Fyllas, N. M., Lopez, G., Hladik, A., Higuchi, N., Hunter, M. O., Lida, Y., Salim, K. A., Kassim, A. R., Keller, M., Kemp, J., King, D. A., Lovett, J. C., Marimom, B. S., Marimon, B. H., Lenza, E., Marshall, A. R., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T. A., Moran, E. F., Nelson, W. B., Nilus, R., Nogueira, E. M., Palace, M., Patiño, S., Peh, K. S. H., Raventos, T., Reitsma, J. M., Saiz, Schrodt, F., Sonké, B., Taedoumg, H. E., Tan, S., White, L., Wöll, H., & Lloyd, J. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, 8(5), 1081-1106. doi:10.5194/bg-8-1081-2011
- Feldpausch, T. R., Lloyd, J., Lewis, S. L., Brien, R. J. W., Gloor, M., Monteagudo, M., Lopez, G., Banin, L., Abu, K. S., Affum, K. B., Alexiades, M., Almeida, S., Amaral, I., Andrade, A., Aragao, L., Araujo, A., Arets, E. J. M., Arroyo, L., Aymard, G. A., Baker, T. R., Bánki, O. S., Berry, N. J., Cardozo, N., Chave, J., Comiskey, J. A., Alvarez, E., de Oliveira, A., Di Fiore, A., Djagbletey, G., Dominguez, T. E., Erwin, T. L., Fearnside, P. M., Franca, M. B., Freitas, M. A., Higuchi, N., Honorio, E., Lida, Y., Jiménez, E., Kassim, A. R., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lovett, J. C., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T. A., Neill, D. A., Nelson, B. W., Nilus, R., Nogueira, E. M., Parada, A., Peh, K. S. H., Pena, A. C., Peñuela, M. C., Pitman, N. C. A., Prieto, A., Quesada, C. A., Ramírez, F., Ramírez, H. A., Reitsma, J. M., Rudas, A., Saiz, G., Salomao, R. P., Schwarz, M., Silva, N., Silva, J. E., Silveira, M., Sonké, B., Stropp, J., Taedoumg, H. E., Tan, S., Teer, H. S., Terborgh, J., Torello, M. R., van der Heijden, G. M. F., Vásquez, R., Vilanova, E., Vos, V. A., White, L., Wilcock, S., Woell, H., & Phillips, O. L. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9(8), 3381-3403. doi: 10.5194/bg-9-3381-2012
- Finney, D. J. (1941). On the distribution of a variable whose logarithm is normally distributed. *J. Royal Stat. Sci. Series B*, 7(2), 155-161. doi: 10.2307/2983663
- Forrester, D. I., Tachauer, I. H. H., Annighoefer, P., Barbeito, I., Pretzsch, H., Ruiz, R. P., Stark, H., Vacchiano, G., Zlatanov, T., Chakraborty, T., Saha, S., & Sileshi, G. W. (2017). Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 396, 160-175. doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.011
- Gavrikov, V. L. (2017). Relationships between relationships in forest stands: intercepts and exponents analyses. *J. For. Res.*, 29(3), 575-582. doi: 10.1007/s11676-017-0475-7.
- Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry. *American Zoologist*, 40(5), 748-758. doi: 10.1093/icb/40.5.748
- Genet, A., Wernsdörfer, H., Jonard, M., Pretzsch, H., Rauch, M., Ponette, Q., Nys, C., Legout, A., Ranger, J., Vallet, P., & Saint-André, L. (2011). Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1188-1202. doi: 10.1016/j.foreco.2010.12.034
- Goodman, R. C., Phillips, O. L., & Baker, T. R. (2014). The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications*, 24(4), 680-698. doi: 10.1890/13-0070.1
- Goussanou, C. A., Guendehou, S., Assogbadjo, A. E., Kaire, M., Sinsin, B., & Cuni, A. S. (2016). Specific and generic stem biomass and volume models of tree species in a West African tropical semi-deciduous forest. *Silva Fennica*, 50(2). doi: 10.14214/sf.1474
- Henry, M., Bombelli, A., Trotta, C., Alessandrini, A., Birigazzi, L., Sola, G., Vieilledent, G., Santenoise, P., Longuetaud, F., Valentini, R., Picard, N., & Saint-André, L. (2013). GlobAllomeTree: international platform for tree allometric equations to support volume, biomass and carbon assessment. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 0, 326-330. doi: 10.3832/ifor0901-006
- Henry, M., Cifuentes, M. J., Réjou, M., Piotto, D., Fuentes, J. M., Wayson, C., Guier, F. A., Castañeda, H. L., Castellanos, E. L., Cuenca, R. L., Cueva, K. R., del Águila, J. P.,

- Duque, Á. M., Fernández, J. V., Jiménez, A. G., López, O. R., Marklund, L. G., Milla, F., Nívar Ch., J. J., Ortiz, E. M., Pérez, J., Ramírez, C. Z., Rangel, L. G., Rubilar, R., Sanquetta, P. C., Scott, C., Westfall, J., Zapata, M. C., & Saint-André, L. (2015). Recommendations for the use of tree models to estimate national forest biomass and assess their uncertainty. *Annals of Forest Science*, 72, 769-777. doi: 10.1007/s13595-015-0465-x
- Henry, M., Picard, N., Trotta, C., Manlay, R. J., Valentini, R., Bernoux, M., & Saint-André, L. (2011). Estimating tree biomass of Sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations. *Silva Fennica*, 45(3B), 477-569. doi: 10.14214/sf.38
- Hersh, A. H. (1931). Facet number and genetic growth constants in bar-eyed stocks of *Drosophila*. *The Journal of Experimental Zoology*, 60(2), 213-248. doi: 10.1002/jez.1400600204
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B & Jaramillo, V. (1999). Biomass, carbon, and nutrient dynamic of secondary forests in humid tropical region of México. *Ecology*, 80(6), 1892-1907. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1892:BCAN-DO]2.0.CO;2
- Hughes, H. G., Varner, L. W., & Blankenship, L. H. (1987). Estimating shrub production from plant dimensions. *Journal of Range Management*, 40(4), 367-369. doi: 10.2307/3898739
- Hui, C., Terblanche, J. S., Chown, S. L., & McGeoch, M. A. (2010). Parameter landscapes unveil the bias in allometric prediction. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 69-74. doi: 10.1111/j.2041-210X.2009.00005.x
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015). Tree height-diameter allometry across United States. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1193-1204. doi: 10.1002/ece3.1328
- Huxley, J. S. (1924). Constant differential growth ratios and their significances. *Nature*, 114(), 895-896. doi: 10.1038/114895a0
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of relative growth*. New York: The Dial Press.
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science*, 49(1), 12-35. doi: 10.1093/forestscience/49.1.12
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2004). *Comprehensive database of diameter-based biomass regressions for North American tree species*. General Technical Report NE-319. Northeastern Research Station. USDA Forest Service, Newton Square, PA. 47 p.
- Jokela, E. J., Shannon, C. A., & White, E. H. (1981). Biomass and nutrient equations for mature *Betula papyrifera* Marsh. *Canadian Journal of Forest Research*, 11(2), 298-304. doi: 10.1139/x81-040
- Kaitaniemi, P. (2008). How to derive biological information from the value of the normalization constant in allometric equations. *PLoS ONE*, 3, e1932. doi: 10.1371/journal.pone.0001932
- Ketterings, Q. M., Coe, R., van Noordwijk, M., Ambagau, Y., & Palm, C. A. (2001). Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 146(1-3), 199-209. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00460-6
- Lambert, M. C., Ung, C. H., & Raulier, F. (2005). Canadian national tree aboveground biomass equations. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(8), 1996-2018. doi: 10.1139/x05-112
- Lee, C. Y. (1982). Comparison of two correction methods for the bias due to the logarithmic transformation in the estimation of biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 12(2), 326-331. doi: 10.1139/x82-047
- Lines, E.R., Zavala, M. A., Purves, D. W., & Coomes, D. A. (2012). Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 1017-1028. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00746.x
- Lumer, H. (1936). The relation between b and k in systems of relative growth functions of the form $Y = bX^k$. *The American Naturalist*, 70, 188-191.
- Lumer, H. (1939). The dimensions and interrelationship of the relative growth constants. *American Naturalist*, 73, 339-345.



- Lumer, H., Anderson, B. G., & Hersh, A. H. (1942). On the significance of the constant b in the law of allometry $Y=bX^a$. *American Naturalist*, 76, 364-375.
- Mason, N. W. H., Beets, P.N., Payton, I., Burrows, L., Holdaway, R. J., & Carswell, F. E. (2014). Individual-based allometric equations accurately measure carbon storage and sequestration in shrublands. *Forests*, 5(2), 309-324. doi: 10.3390/f5020309
- Méndez, G., J., Turlan, O. A., Ríos, J. C. S., & Nájera, J. A. L. (2012). Ecuaciones alométricas para estimar biomasa aérea de *Prosopis laevigata* (Humb. and Bonpl. Ex Willd.) M. C. Johnst. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(13), 57-72.
- Miller, D. M. (1984). Reducing transformation bias in curve fitting. *The American Statistician*, 38(2), 124-126. doi: 10.1080/00031305.1984.10483180
- Molto, Q., Rossi, V., & Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 175-183. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00266.x
- Motulsky, H. J., & Ransnas, L. A. (1987). Fitting curves to data using nonlinear regression: a practical and nonmathematical review. *The FASEB Journal*, 1(5), 365-374. doi: 10.1096/fasebj.1.5.3315805
- Muukkonen, P. (2007). Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe. *European Journal of Forest Research*, 126(2), 157-166. doi: 10.1007/s10342-007-0168-4
- Nájera, J. A. (1999). *Ecuaciones para estimar biomasa, volumen y crecimiento en biomasa y captura de carbono en diez especies típicas del matorral espinoso Tamaulipeco del nordeste de México*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Nuevo León. 98 p.
- Návar, J. J. (2009a). Allometric equations for tree species and carbon stocks for forests of Northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 427-434. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.028
- Návar, J. J. (2009b). Biomass component equations for Latin American species and group of species. *Annals of Forest Science*, 66(2), 1-8. doi: 10.1051/forest/2009001
- Návar, J. J. (2010a). Biomass allometry for tree species of Northwestern Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12(3), 507-517.
- Návar, J. J. (2010b). Measurement and assessment methods of forest aboveground biomass: a literature review and challenges ahead. En: M. Momba & F. Bux. *Biomass. Intech*. Sciyo, Croatia.
- Návar, J., Nájera, J., & Jurado, E. (2001). Preliminary estimates of biomass growth in the Tamaulipan thornscrub in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 47(3), 281-290. doi: 10.1006/jare.2000.0708
- Návar, J., Nájera, J., & Jurado, E. (2002). Biomass estimation equations in the Tamaulipan thornscrub of north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 52(2), 167-179. doi: 10.1006/jare.2001.0819
- Návar, J., Ríos, J. S., Pérez, G. V., de J. Rodríguez, F., & Domínguez, P. A. (2013). Regional aboveground biomass equations for North American arid and semi-arid forests. *Journal of Arid Environments*, 97, 127-135. doi: 10.1016/j.jaridenv.2013.05.016
- Ngomanda, A., Engone, N. L., Lebamba, J., Moundounga, Q., Gomat, H., Sidoine Mankou, G., Loumeto, J., Midoko, D., Koss, F., Zinga, R., Botsika, K. H., Mikala, C., Nyan-gadouma, R., Lépengué, N., Mbatchi, B., & Picard, N. (2013). Site-specific versus pantropical allometric equations: which option to estimate the biomass of a moist central African forest? *Forest Ecology and Management*, 312, 1-9. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.029
- Nickless, A., Scholes, R. J., & Archibald, S. (2011). A method for calculating the variance and confidence intervals for tree biomass estimates obtained from allometric equations. *South African Journal of Science*, 107(5-6), 86-95. doi: 10.4102/sajs.v107i5/6.356
- Niklas, K. J. (1994). *Plant allometry, the scaling of form and process*. Chicago: University of Chicago Press. 365 p.
- Nuno, A., Tomé, M., Tomé, J., Soares, P., & Fontes, L. (2007). Effect of tree, stand, and site variables on the allometry of *Eucalyptus globulus* tree biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(5), 895-906. doi: 10.1139/X06-276
- O'Brien, S. T., Hubell, S. P., Spiro, P., Condit, R., & Foster, R. B. (1995). Diameter, height, crown, and age relationships

- in eight neotropical tree species. *Ecology*, 76(6), 1926-1939. doi: 10.2307/1940724
- Packard, G. C. (2009). On the use of logarithmic transformation in allometric analyses. *Journal of Theoretical Biology*, 257(3), 515-518. doi: 10.1016/j.jtbi.2008.10.016
- Packard, G. C. (2017). Misconceptions about logarithmic transformation and the traditional allometric method. *Zoology*, 217, 115-120. doi: 10.1016/j.zool.2017.07.005
- Packard, G. C., & Boardman, T. J. (2008). Model selection and logarithmic transformation in allometric analysis. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(4), 496-507. doi: 10.1086/589110
- Packard, G. C., Birchard, G. F & Boardman, T. J. (2011). Fitting statistical models in bivariate allometry. *Biological Reviews*, 86(3), 549-563. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00160.x
- Palmer, M. W., McGlenn, D. J., & Fridley, J. D. (2008). Artifacts and artificions in biodiversity research. *Folia Geobotanica*, 43(3), 245-257. doi: 10.1007/s12224-008-9012-y
- Parresol, B. R. (1999). Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparisons. *Forest Science*, 45(4), 573-593.
- Pastor, J., Aber, J. D., & Melillo, J. M. (1984). Biomass prediction using generalized allometric regressions for some north east tree species. *Forest Ecology and Management*, 7(4), 265-274. doi: 10.1016/0378-1127(84)90003-3
- Pattyn, F., & van Huele, W. (1998). Power law or power law? *Earth Surface Processes and Landforms*, 23(8), 761-767. doi: 10.1002/(SICI)1096-9837(199808)23:8<761::AID-ESP892>3.0.CO;2-K
- Paul, K. I., Roxburgh, S. H, Chave, J., England, J. R., Zerihun, A., Specht, A., Lewis, T., Bennet, L. T., Baker, T. G., Adams, M. A., Huestable, D., Montagu, K. D., Falster, D. S., Feller, M., Sochacki, S., Ritson, P., Bastin, G., Bartle, J., Wildy, D., Hobbs, T., Larmour, J., Waterworth, R., Stewart, H. T. L., Jonson, J., O'Grady, D. A., Green, D., Sudmeyer, R., Rance, S. J., Turner, J., Barton, C., Wenk, E. H., Grove, T., Attiwill, P. M., Pinkard, E., Butler, D., Broodsbank, K., Spencer, B., Snowdon, P., O'Brien, N., Battaglia, M., Cameron, D. M., Hamilton, S., McAuthur, G., & Sinclair, J. (2016). Testing the generality of above-ground biomass allometry across plant functional types at the continental scale. *Global Change Biology*, 22(6), 2106-2124. doi: 10.1111/gcb.13201
- Paz, F., Odi, M., Cano, A., Bolaños, M. A., & Zarco, A. (2009). Equivalencia ambiental en la productividad de la vegetación. *Agrociencia*, 43(6), 635-648.
- Pelletier, J., Kirby, K. R & Potvin, C. (2010). Significance of carbon stock uncertainties on emission reductions from deforestation and forest degradation in developing countries. *Forest Policy and Economics*, 24, 3-11. doi: 10.1016/j.forpol.2010.05.005
- Peterson, H., Holm, S., Stahl, G., Alger, D., Fridman, J., Lehtonen, A., & Makipaa, A. (2012). Individual tree biomass equations of biomass expansion factors for assessment of carbon stock changes in living biomass – A comparative study. *Forest Ecology and Management*, 270, 78-84. doi: 10.1016/j.foreco.2012.01.004
- Picard, N., Boyemba, F. B., & Rossi, V. (2015a). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, 72(6), 811-823. doi: 10.1007/s13595-014-0434-9f
- Picard, N., Henry, M., Mortier, F., Trotta, C., & Saint-Andre, L. (2012). Using Bayesian model averaging to predict tree aboveground biomass in tropical moist forests. *Forest Science*, 58(1), 15-23. doi: 10.5849/forsci.10-083
- Picard, N., Rutishauser, E., Ploton, P., Ngomanda, A., & Henry, M. (2015b). Should tree biomass allometry be restricted to power models? *Forest Ecology and Management*, 356, 156-163. doi: 10.1016/j.foreco.2015.05.035
- Pilli, R., Anfidillo, T., & Carrer, M. (2006). Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 237(1), 583-593. doi: 10.1016/j.foreco.2006.10.004
- Ploton, P., Barbier, N., Takoudjou, S. M., Réjou, M., Boyemba, F. B., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Fayolle, A., Goodman, R. C., Henry, M., Kamdem, N. G., Mukirania, J. K., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Coueron, P., Berger, U., & Péliissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown



- mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13(5), 1571-1585. doi: 10.5194/bg-13-1571-2016
- Price, C. A., Enquist, B. J., & Savage, V. M. (2007). A general model for allometric covariation in botanical form and function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(32), 13204-13209. doi: 10.1073/pnas.0702242104
- Rojas-García, F., de Jong, B. H. J., Martínez, P. Z., & Paz, F. (2015). Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Annals of Forest Science*, 72(6), 835-864. doi: 10.1007/s13595-015-0456-y
- Schumacher, F. X., & Hall, F. S. (1933). Logarithmic expression of timber-tree volume. *Journal of Agricultural Research*, 47(9), 719-734.
- Shen, H., & Zhu, Z. (2008). Efficient mean estimation in log-normal linear models. *Journal of Statistical Planning and Inference*, 138, 552-567. doi: 10.1016/j.jspi.2006.10.016
- Sheng, W., & Zheng, S. (2011). Bias correction in logarithmic regression and comparison with weighted regression for non-linear models. *Nature Proceedings*. doi: 10.1038/npre.2011.6708.1.
- Sileshi, G. W. (2014). A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes, and corrective measures. *Forest Ecology and Management*, 329, 237-254. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.026
- Smith, R. J. (1993). Logarithmic transformation bias in allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 90(2), 215-228. doi: 10.1002/ajpa.1330900208
- Snowdon, P. (1991). A ratio estimator for bias correction in logarithmic regression. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(5), 720-724. doi: 10.1139/x91-101
- Sprugel, D. G. (1983). Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64(1), 209-210. doi: 10.2307/1937343
- Temesgen, H., Affleck, D., Poudel, K., Gray, A., & Sessions, J. (2015). A review of the challenges and opportunities in estimating above ground forest biomass using tree-level models. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(4), 326-335. doi: 10.1080/02827581.2015.1012114
- Ter-Mikaelian, M. T., & Korzukhin, M. (1997). Biomass equations for sixty-five North American tree species. *Forest Ecology and Management*, 97(1), 1-24. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00019-4
- Thomas, S. C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and biometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany*, 83(5), 556-566.
- Tjeuw, J., Mulia, R., Slingerland, M., & van Noordwijk, M. (2015). Tree or shrub: a functional branch analysis of *Jatropha curcas* L. *Agroforestry Systems*, 89(5), 841-856. doi: 10.1007/s10457-015-9819-5
- Turlan, O. A. (2011). *Ecuaciones alométricas para cuantificar biomasa aérea en siete poblaciones de Prosopis spp. en el norte-centro de México*. Tesis de Ingeniero Forestal, División de Agronomía, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro Buenavista, Saltillo, Coahuila. 34 p.
- van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., & Hall, J. S. (2001). Estimating carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainty associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1648-1657. doi: 10.1016/j.foreco.2011.07.018
- Vanninen, P., Ylitalo, H., Sievänen, R., & Mäkelä, A. (1996). Effects of age and quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees*, 10(4), 231-238. doi: 10.1007/BF02185674
- Vargas, B., Lope, C. A., Corral, J. J., Lopez, J. O., Aguirre, C. G., & Alvarez, J. G. (2017). Allometric equations for estimating biomass and carbon stocks in the temperate forests of North-Western Mexico. *Forests*, 8(269). doi: 10.3390/f8080269.
- Vargas, R., Alcaraz, D. S., Birdsey, R., Brunsell, N. A., Cruz, C. O., de Jong, B., Etchevers, J., Guevara, M., Hayes, D. J., Johnson, K., Loescher, H. W., Paz, F., Ryu, Y., Sanchez, Z & Toledo, K. P. (2017). Enhancing interoperability to facilitate implementation of REDD+: case study of Mexico. *Carbon Management*, 8(1), 57-65. doi: 10.1080/17583004.2017.1285177
- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S., & Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81(2), 259-291. doi: 10.1017/S1464793106007007

- Wayson, C. A., Carrillo, O. I., & Birdsey, R. A. (2015). Estimating uncertainty of allometric biomass equations with incomplete fit error information using a pseudo-data approach: methods. *Annals of Forest Science*, 72(6), 825–834. doi: 10.1007/s13595-014-0436-7
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular system. *Nature*, 400, 664–667. doi: 10.1038/23251
- White, J. F., & Gould, S. J. (1965). Interpretation of the coefficient in the allometric equation. *American Naturalist*, 99(904), 5–18. doi: 10.1086/282344
- Woods, K. D., Feiveson, A. H., & Botkin, D. B. (1991). Statistical error analysis for biomass density and leaf area index estimation. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(7), 974–989. doi: 10.1139/x91-135
- Wutzler, T., Wirth, C & Schumacher, J. (2008). Generic biomass functions for common beech (*Fagus sylvatica L.*) in Central Europe –predictions and components of uncertainty. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1661–1675.
- Zapata-Cuartas, C., Sierra, A., & Alleman, L. (2012). Probability distribution of allometric coefficients and Bayesian estimation of aboveground tree biomass. *Forest Ecology and Management*, 277, 173–179. doi: 10.1016/j.foreco.2012.04.030
- Zar, J. H. (1968). Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *BioScience*, 18(12), 1118–1120. doi: 10.2307/1294589
- Zhang, Z., Zhong, Q., Niklas, K. J., Cai, L., Yang, Y & Cheng, D. (2016). A predictive nondestructive model for the covariation of tree height, diameter, and stem volume scaling relationships. *Scientific Reports*, 6(1). doi: 10.1038/srep31008.
- Zianis, D. (2008). Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *Forest Ecology and Management*, 256(6), 1400–1407. doi: 10.1016/j.foreco.2008.07.002
- Zianis, D., & Mencuccini, M. (2004). On simplifying analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187(2-3), 311–332. doi: 10.1016/j.foreco.2003.07.007
- Zianis, D., Muukkonen, P., Mäkipää, R., & Mencuccini, M. (2005). Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. The Finnish Society of Forest Science. *Silva Fennica Monographs 4*. ISBN 951-40-1984-9. 63 p

Manuscrito recibido el 14 de septiembre de 2018

Aceptado el 15 de ene ro de 2021

Publicado el 02 de diciembre de 2021

Este documento se debe citar como:

Paz Pellat, F., Velázquez Rodríguez, A., Sánchez Sánchez, C., Salas Aguilar, V., Méndez González, J., Acosta Mireles, M., & Nájera Luna, J. A. (2021). Alometría generalizada para la estimación de la biomasa aérea total de plantas leñosas: marco teórico general y aplicaciones. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742442. doi: 10.21829/myb.2021.2742442



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.



Equivalencia entre modelos alométricos y alometría pantropical flexible

Equivalence of allometric models and pantropical flexible allometry

Fernando Paz-Pellat^{1*} y Alma S. Velázquez-Rodríguez²

¹ GRENASER, Colegio de Postgraduados. *Campus* Montecillo. Montecillo, Estado de México, México.

² Universidad Autónoma del Estado de México. Facultad de Ciencias. Toluca, Estado de México, México.

* Autor de correspondencia: ferpazpel@gmail.com

RESUMEN

La estimación de la biomasa aérea total en bosques tropicales es una tarea crítica para la gestión forestal y los mercados del carbono. Los modelos pantropicales multiespecies y multisitios tratan de desarrollar estimaciones para el caso general de falta de conocimiento de modelos locales específicos. Bajo un enfoque algebraico simple, este trabajo presenta las equivalencias entre los modelos analizados, los cuales son parametrizados por regresión lineal simple en el espacio log-log mediante una base de datos pantropical (bosques tropicales), con 4004 mediciones en 58 sitios en el mundo; incluye mediciones del diámetro a la altura del pecho (D) y altura total (H), así como estimaciones de la densidad de la madera (ρ). Los resultados soportan la equivalencia de los modelos alométricos. Adicionalmente se realizó una parametrización de los modelos alométricos usando la base de datos pantropical a través de regresión lineal simple de las transformaciones logarítmicas de los modelos. El modelo que usa D, H y ρ a nivel local (clases de densidad o sitios) resulta en la estimación con menor error. El modelo alométrico pantropical estimado se propone como un modelo global; aunque con una discusión sobre su aplicabilidad con relación a los modelos locales. Una aproximación al modelo global es introducida al parametrizar un modelo en función de la densidad de la madera y dos enfoques con relación al exponente de la relación potencial analizada. Los modelos pantropicales desarrollados muestran estimaciones ligeramente mejores que el modelo pantropical, dando flexibilidad al error de estimación al asociarlo a la densidad de la madera de las especies de árboles.

PALABRAS CLAVE: bosques tropicales, densidad de la madera, modelos generales, relación entre constantes y exponentes, transformación logarítmica.

ABSTRACT

Estimating total aerial biomass, and carbon, in tropical forests is a critical task for forest management and carbon markets, for which various allometric models have been developed for this purpose. Pantropical, multi-species and multi-site models, try to develop estimates for the general case of lack of knowledge of specific local models. The application of allometric models is based on the selection of the "best" model using some metric of the estimation error. To put into perspective the equivalence of the main models used in the literature, under a simple algebraic approach, this paper presents the equivalences between the analyzed models, which are parameterized by simple linear regression in the log-log space, using a pantropical database (tropical forests) with 4004 measurements at 58 sites in the world, which includes measurements of diameter at breast height (D) and total height (H), as well as measurements or estimates of wood density (ρ). The results support the equivalence of the allometric models. Additionally, a parameterization of the allometric models was carried out utilizing the pantropical database using simple linear regression of the logarithmic transformations of the models. The results show that the model that uses D, H and ρ at the local level (density classes or sites) results in the estimation with the lowest error. The pantropical allometric model estimated from the database has been proposed as a global model, although with a discussion about its applicability in relation to local models. An approach to the global model is introduced by parameterizing a model as a function of the density of the wood and two approaches in relation to the exponent of the analyzed potential relationship. The results show that the pantropical models developed show slightly better estimates than the pantropical model in use, giving flexibility to the estimation error when associating it with the wood density of the tree species.

KEYWORDS: tropical forests, wood density, general models, relationship between constants and exponents, logarithmic transformation.

INTRODUCCIÓN

La estimación del volumen y biomasa aérea de bosques y selvas permite cuantificar los almacenes de madera y carbono para la gestión forestal y los mercados del carbono. Para realizar esta tarea, generalmente se hace uso del concepto de alometría (Huxley, 1924), usando un modelo del tipo $Y = aX^b$, donde a y b son parámetros empíricos. Las variables medidas de los árboles utilizadas para X son, por lo general (Brown, 1997; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Vargas *et al.*, 2017): el diámetro a la altura del pecho (1.3 m) o D , la altura total o H y la densidad de la madera o ρ ; aunque también son utilizadas las dimensiones de la copa de los árboles (Goodman, Phillips y Baker, 2014).

Con relación a la incertidumbre de las estimaciones alométricas para cuantificar biomasa aérea o carbono, la selección del modelo alométrico es una de las principales fuentes de error (Pelletier, Kirby y Potvin, 2010; Molto, Rossi y Blanc, 2013; Picard, Boyemba y Rossi, 2015). La selección de un modelo alométrico está basada en la utilización de una o varias métricas del error de estimación (error residual estándar, coeficiente de determinación, sesgo, etc.), por lo que no hay un criterio universal aceptado de incertidumbre para esta tarea. Generalmente, los modelos alométricos son generados a nivel de especie arbórea en un sitio específico, por lo que se han generado compilaciones de modelos de especies (Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2004; Henry *et al.*, 2011; Rojas-García, de Jong, Martínez y Paz, 2015) para su aplicación a escala regional y nacional bajo el supuesto de que existe una representación espacial de las ecuaciones alométricas más allá de su lugar de desarrollo, lo cual conlleva alta incertidumbre (Jenkins, Chojnacky, Heath y Birdsey, 2003; Temesgen, Affleck, Poudel, Gray y Sessions, 2015), ya que los parámetros de los modelos alométricos son dependientes de múltiples factores, entre los cuales están el tipo de vegetación, clima, estructura de la población arbórea, arquitectura de los árboles, condición del sitio, ontogenia, entre otros (Nuno, Tomé, Tomé, Soares y Fontes, 2007; Wutzler, Wirth y Schumacher, 2008; Genet *et al.*, 2011; Chave *et al.*, 2014; Paul *et al.*, 2016; Forrester *et al.*, 2017).

La alternativa al uso de ecuaciones alométricas a nivel especies es el desarrollo de modelos alométricos a nivel de conjuntos de árboles de diferentes especies en tipos de vegetación específicos o generales (Brown, Gillespie y Lugo, 1989; Djomo, Ibrahima, Saborowski y Gravenhorst, 2010; Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2011). Estos modelos son implementados directamente en bases de datos de mediciones en cada árbol. Un enfoque diferente a las mediciones de campo es la extracción de valores de las ecuaciones alométricas compiladas para conjuntos de especies (Pastor, Aber y Melillo, 1984), de donde se seleccionan datos uniformemente espaciados entre el máximo y mínimo de D , para después ajustar un modelo alométrico general (Jenkins *et al.*, 2003; Chojnacky, Heath y Jenkins, 2014).

Las variables consideradas en el ajuste de modelos alométricos multiespecie y multisitio utilizan solo el diámetro (Brown, Gillespie y Lugo 1989), aunque algunos autores (Chave *et al.*, 2005 y 2014; Feldpausch *et al.*, 2011) consideran que la inclusión de la altura reduce los errores de estimación, y otros (Molto, Rossi y Blanc, 2013; Paul *et al.*, 2016), argumentan que su inclusión no mejora significativamente las estimaciones. Otra variable considerada en el desarrollo de modelos alométricos generalizados para determinar la biomasa es la densidad de la madera, ya que esta se relaciona con la filogenia (Baker *et al.*, 2004) y ordena los puntos agrupándolos en clases para el desarrollo de ecuaciones alométricas por grupos (Jenkins *et al.*, 2003; Chojnacky *et al.*, 2014; Nam, van Kuijk y Anten, 2016; Huy *et al.*, 2016). El desarrollo reciente de modelos alométricos generalizados usa las variables D , H y ρ (Chave *et al.*, 2005 y 2014), donde la densidad que se considera es la densidad promedio de la madera de cada especie, ya sea medida o estimada de bases de datos globales (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2009). Las mediciones de la densidad de madera muestran alta variabilidad (Álvarez, Benítez, Velázquez y Cogollo, 2013), por lo que el uso de estimaciones usando la especie, género o familia de bases de datos (Chave *et al.*, 2014) conlleva una incertidumbre no cuantificada. La densidad de la madera a nivel de sitio, o sitios, muestra una reducción en sus valores al



incrementarse D (Chave *et al.*, 2004) o H (Iida *et al.*, 2012; Tesfaye, Bravo-Oviedo, Brao, Pando y Herrero de Aza, 2019), por lo que algunos autores han propuesto un ajuste de los modelos alométricos por la densidad de la madera de cada especie en relación con el promedio general (Baker *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2004).

Actualmente existe una discusión sobre el uso de modelos generales o específicos al sitio, donde muchos autores (van Breugel, Ransijn, Craven, Bongers y Hall, 2001; Basuki, van Laake, Skidmore y Hussin, 2009; Henry *et al.*, 2010; Álvarez *et al.*, 2012; Ngomanda *et al.*, 2013; Sato *et al.*, 2015; Ploton *et al.*, 2016; Manuri *et al.*, 2016) argumentan que existen diferencias significativas en las estimaciones; aunque otros autores (Vieilledent *et al.*, 2012; Fayolle, Doucet, Gillet, Bourland y Lejeune, 2013; Chave *et al.*, 2014; Paul *et al.*, 2016) registran estimaciones no significativamente diferentes a los modelos generales. La discusión está sesgada, ya que el uso de un modelo alométrico multisitio y multiespecie en cada sitio tiene mayor incertidumbre en relación con los modelos específicos de los sitios, a menos que la dispersión de las mediciones sea pequeña en el análisis multiespecie o multisitio, cosa que raramente sucede en la realidad.

OBJETIVOS

Los objetivos de este trabajo fueron demostrar que los modelos alométricos generalmente usados en la literatura son equivalentes entre sí, con métricas de incertidumbre relacionadas, y desarrollar un modelo alométrico pantropical (bosques tropicales) flexible con menor o igual incertidumbre que los publicados. Los objetivos anteriores son condicionales a la hipótesis de que la densidad promedio de una especie de árbol no varía con las dimensiones de los árboles y es representativa de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Modelos alométricos y su equivalencia

Los principales modelos alométricos para estimar la biomasa aérea total (B) son los siguientes:

$$\text{Modelo A1: } B = a_d D^{b_d} \quad (1)$$

$$\text{Modelo A2: } B = a_v (D^2 H)^{b_v} \quad (2)$$

$$\text{Modelo A3: } B = a_{vd} (\rho D^2 H)^{b_{vd}} = a_{vd} \rho^{b_{vd}} (D^2 H)^{b_{vd}} \quad (3)$$

$$\text{Modelo A4: } B = a_{v0} (D^2 H) \quad (4)$$

$$\text{Modelo A5: } B = a_p D^{b_p} H^{c_p} \quad (5)$$

Una relación complementaria es el modelo alométrico entre la altura (H) y el diámetro (D), la cual es la siguiente (Niklas, 1994; Feldpausch *et al.*, 2011 y 2012; Hulshof, Swenson y Weiser, 2015):

$$\text{Modelo H1: } H = a_{hd} D^{b_{hd}} \quad (6)$$

En lo siguiente, el modelo A3 será usado como referencia, y todos los modelos (A1-A5) serán convertidos al modelo A1 para entender las relaciones entre los parámetros a y b . Comparando la relación (3) con la (2), se obtiene:

$$a_v = a_{vd} \rho^{b_{vd}} \text{ y } b_v = b_{vd} \quad (7)$$

que implica que no hay diferencias entre el uso de ambos modelos y a_v está relacionada con ρ a través de un modelo potencial.

Ahora bien, sustituyendo la relación (6) en relación (2) se obtiene:

$$B = a_v (a_{hd})^{b_v} D^{(2 + b_{hd})b_v} \quad (8)$$

Al compararla con la relación (1) implica:

$$a_d = a_v (a_{hd})^{b_v} \text{ y } b_d = (2 + b_{hd})b_v \quad (9)$$

Dadas las relaciones (7), se obtiene:

$$a_d = a_{vd} \rho^{b_{vd}} (a_{hd})^{b_{vd}} \text{ y } b_d = (2 + b_{hd})b_{vd} \quad (10)$$

Finalmente, sustituyendo la relación (6) en la (2) se obtiene:

$$B = a_p (a_{hd})^{b_p} D^{(b_p + b_{hd} c_p)} \quad (11)$$

que al compararla con la relación (1) implica:

$$a_d = a_p (a_{hp})^{b_p} \text{ y } b_d = b_p + b_{hd} c_p \quad (12)$$

Si se usa ρ en el modelo A5, $B = a_p (\rho D^{b_p} H^{c_p})$ (Schumacher y Hall, 1933), se sigue el mismo procedimiento utilizado para generar la relación (10).

El caso de la relación (4), caso particular de la relación (2), solo hay que sustituir $b_v = 1$ en las relaciones (9) (Návar, 2010b).

Los desarrollos mostrados implican que todos los modelos están relacionados entre sí y que no hay un “mejor” modelo *a priori*, dado que también los errores de estimación están relacionados entre sí, aunque sí existe una métrica de menor error.

Estimaciones estadísticas de los parámetros de los modelos alométricos

La ecuación alométrica dada por:

$$Y = aX^b \quad (13)$$

puede transformarse logarítmica como:

$$\ln(Y) = Y' = \ln(a) + b \ln(X) + \ln(\varepsilon) \quad (14)$$

para estimar los parámetros a y b por regresión lineal simple, donde ε es el error de estimación.

Considerando que la transformación inversa de la relación (14) introduce sesgos, es necesario corregirlos como (Baskerville, 1972):

$$Y = \exp \left[\frac{\sigma}{2} + a + b \ln(X) \right] \quad (15)$$

donde σ es la desviación estándar (error estándar residual o EER) del error ε , el cual es supuesto como distribuido

normalmente con media cero y desviación estándar σ , definida como:

$$\sigma = EER = \sqrt{\frac{1}{n-p} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2} \quad (16)$$

donde \hat{Y}'_i es el valor estimado, Y'_i el valor medido, n el número de datos y p los parámetros del modelo ($p = 2$).

El ajuste de los modelos alométricos se analiza usando diferentes métricas del error de estimación, incluyendo el coeficiente de determinación (R^2), la raíz del error cuadrático medio (RECM), $S = \ln(Y)$:

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2} \quad (17)$$

y por el error relativo medio (ERM) y error absoluto medio (EAM), ambos en porcentaje:

$$ERM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{Y'_i - \hat{Y}'_i}{Y'_i} \right\} \quad (18)$$

$$EAM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{Y'_i - \hat{Y}'_i}{Y'_i} \right| \right\} \quad (19)$$

La relación entre el EER y la RECM está dada por:

$$EER = \left[\frac{n^2}{(n-p)^2} \right] RECM \quad (20)$$

Un punto importante de enfatizar es que los desarrollos algebraicos de la equivalencia entre los modelos alométricos son válidos sí y solo sí para estimaciones de regresión lineal simple (incluyendo el análisis multivariado del modelo A5). En el caso de regresiones no lineales, las equivalencias mostradas no son válidas y requieren de desarrollos más complejos. En esta perspectiva, todos los análisis siguientes usan el espacio log-log para mostrar resultados, lo que no invalida los desarrollos, al poder transformar los resultados al espacio aritmético a través de la relación (15).



Base de datos de alometría pantropical

La base de datos pantropical (bosques tropicales) analizada es la utilizada por Chave *et al.* (2014), disponible públicamente, la cual consiste en 4004 mediciones de D (cm), H (m) y ρ (g cm^{-3}) en 58 sitios en diferentes partes del mundo, donde 53 sitios son de vegetación no perturbada. En el caso de la densidad de la madera, en 58% de los datos se midió y en el resto fue estimada por el valor promedio de la especie, género o familia de una base de datos global (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2009). La documentación de los sitios y de la base de datos se encuentra en Chave *et al.* (2014), por lo que solo se presenta una mínima descripción en este trabajo. Burt *et al.* (2020) analizan la base de datos pantropical con relación a errores y discuten sus implicaciones y limitaciones.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Equivalencia entre modelos alométricos

Para poder analizar la base de datos alométrica pantropical, la densidad de la madera fue agrupada en clases de

intervalos de 0.05 g cm^{-3} , para generar 20 intervalos, el primero (0.09 g cm^{-3} a 0.13 g cm^{-3} , $n = 7$) y el último (1.08 g cm^{-3} a 1.12 g cm^{-3} , $n = 7$) con límites diferentes. La figura 1 muestra el número de datos (frecuencia) por clase de densidad de la madera, donde se observa que en los límites inferiores y superiores la frecuencia es baja, a diferencia de las clases medias.

El objetivo de utilizar clases de densidad (todo el rango presente en la base de datos) es para establecer la hipótesis de que una clase representa a una especie (equivalente) asociada al valor de la densidad, ya que la base de datos representa múltiples especies en múltiples sitios. Para cada clase de densidad se ajustaron los modelos A1 a A5 por regresión lineal simple en el espacio log-log.

Los intervalos 2 (patrón convexo y no cóncavo de la relación H-D) y 20 (R^2 cercano a cero de la relación H-D) no fueron considerados en el análisis de la equivalencia de los modelos alométricos.

En la figura 2 se muestran las relaciones (9) para los modelos A2 y A3, donde la relación en a_v y a_{vd} está mostrada en términos del formato aritmético y no del logarítmico. Esto es posible porque los ERR son prácticamente iguales, dado que los modelos A2 y A3 son iguales.

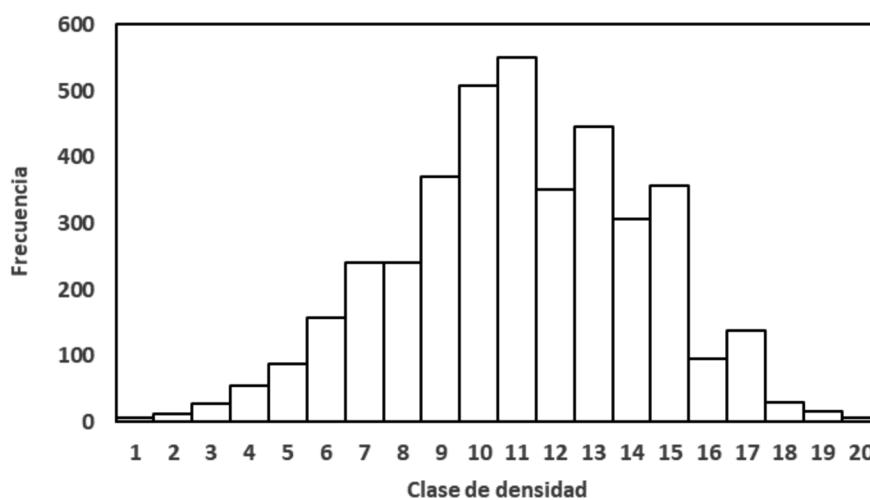


FIGURA 1. Distribución de frecuencias por clases de densidad de la madera. La clase 1 representa nominalmente el intervalo $(0.10, 0.15]$, donde discretización de intervalos de clases es de 0.05 g cm^{-3} .

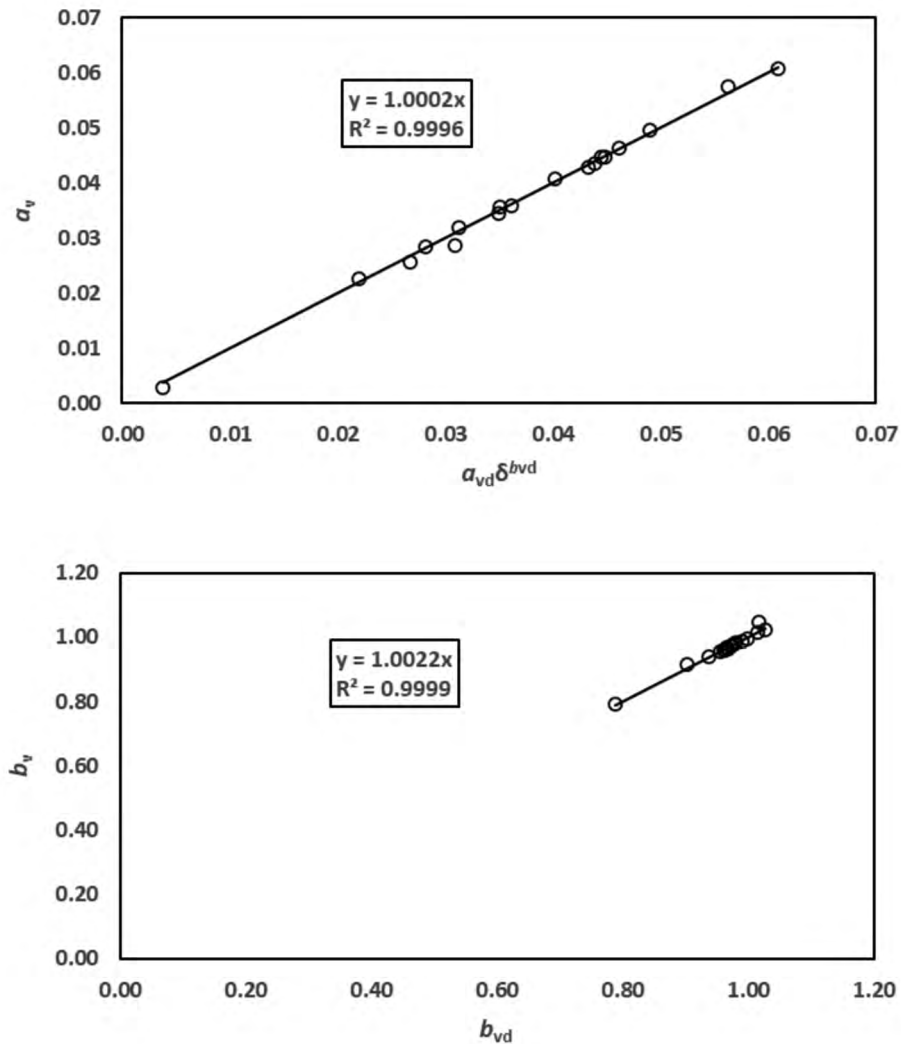


FIGURA 2. Relación entre los parámetros del modelo A2 y A3 obtenidos del ajuste por regresión lineal en el espacio log-log.

La relación (10) establece la equivalencia entre el modelo A3 con el A1, la cual está mostrada en la figura 3. Se observa que la relación de a_{vd} (y b_{vd}) con a_d en el espacio aritmético está sesgada, dado que el error de estimación del modelo A1 es diferente al del modelo A3. La equivalencia, usando el espacio log-log y transformando la relación (10) para a_d en términos logarítmicos, está mostrada en la imagen central de la figura 3. La relación entre los exponentes b es similar en el espacio aritmético y logarítmico, dado que la corrección de sesgos solo se aplica al parámetro a , relación (15).

La relación (10) muestra una ecuación potencial con la densidad de la madera, por lo que define las bases de esta relación obtenida, o supuesta, en forma empírica por varios autores. Por ejemplo, Pilli, Anfodillo y Carrer (2006), usaron la relación $\ln(a_d) = A + B\rho$ (R^2 entre 0.56 y 0.61) y Ketterings, Coe, van Noordwijk, Ambagau y Palm (2001), Chave *et al.* (2005), Nívar (2010a) y Nívar, Ríos, Pérez, Rodríguez-Flores y Domínguez-Calleros (2013) propusieron la relación $a = C\rho$, donde A, B y C son constantes empíricas.

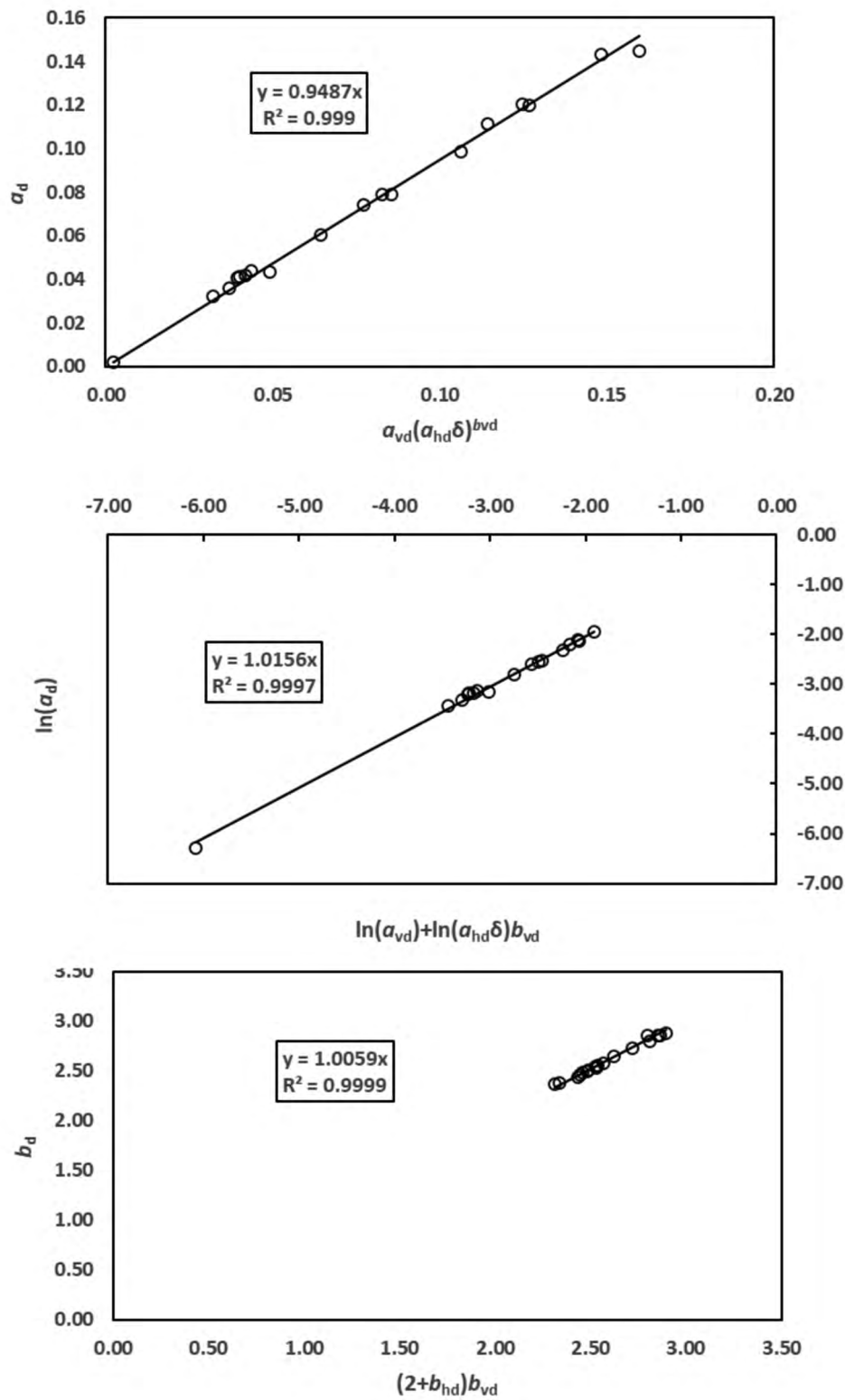


FIGURA 3. Relación entre los parámetros del modelo A1 y A3 obtenidos del ajuste por regresión lineal en el espacio log-log.

La figura 4 muestra la equivalencia entre los modelos A5 y A1 definida por las relaciones (12). La transformación logarítmica de a_d fue utilizada considerando que los errores de estimación de los dos modelos son diferentes.

Análisis alométrico de la base de datos pantropical

La figura 5 muestra la relación ρ y a_{v0} ajustada por regresión lineal en el espacio log-log, bajo la condición $b_v = 1$.

De acuerdo con el modelo A4 (modelo A2 con $b_v = 1$), la relación entre a_{v0} y ρ debe ser lineal, pasando por el

origen, relación (7). Si $b_v \neq 1$, la relación potencial (7) debe ser usada.

La tabla 1 muestra los ajustes estadísticos, regresión lineal simple en el espacio log-log, de los modelos alométricos analizados. Las métricas de error son del espacio transformado logarítmicamente.

Se observa en la tabla 1 que los modelos A2 y A3 locales (para cada clase de densidad) muestran los mejores ajustes. El modelo A4 local muestra un buen ajuste, cercano a los mejores modelos. El modelo A4 estimado de la relación mostrada en la figura 5 tiene un ajuste aceptable:

$$a_{v0} = 0.0504\rho^{0.934}$$

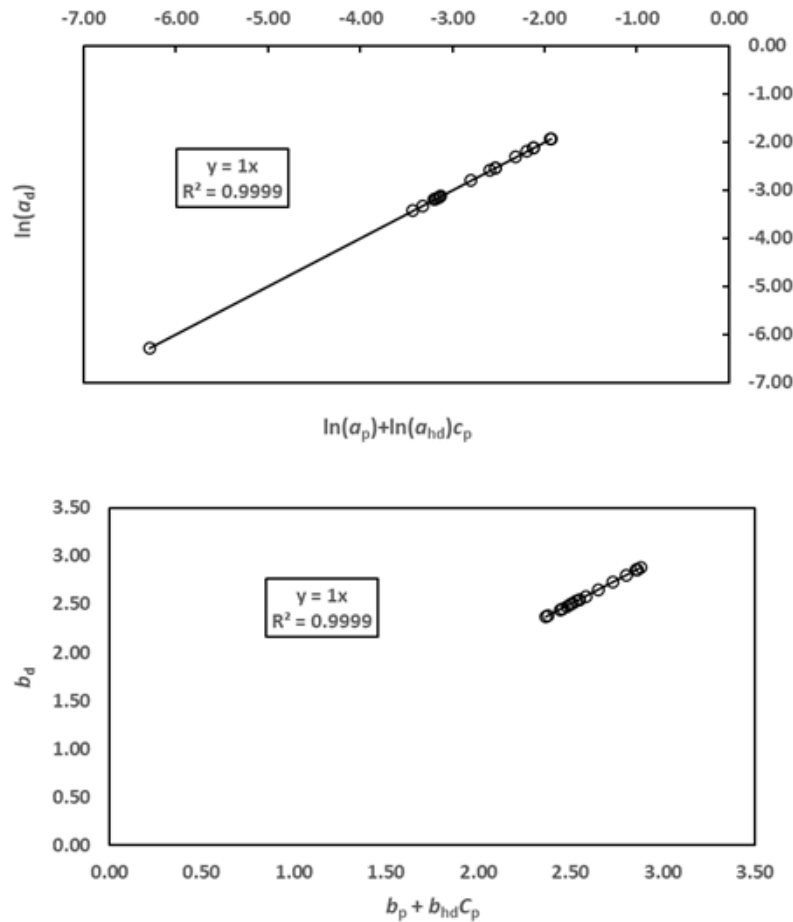


FIGURA 4. Relación entre los parámetros del modelo A1 y A5 obtenidos del ajuste por regresión lineal en el espacio log-log.



Para reducir el error de estimación se estimaron los parámetros del modelo potencial, incluyendo el valor de b_{v0} , al minimizar RECM, y se obtuvo (modelo M1):

$$\ln(B) = \ln(0.0593\rho^{0.8332}) + 0.9748\ln(D^2H)$$

Esta relación considera que b_{vd} (exponente del primer término) es diferente de la constante multiplicativa del segundo término, lo cual es diferente a la relación (7).

Las métricas de error del modelo M1 están mostradas en la tabla 2. Adicionalmente se desarrolló el modelo M2 considerando una relación lineal entre los parámetros a_{v0} y b_{v0} :

$$\ln(B) = \ln(0.0596\rho^{0.8425}) + [0.964 - 0.04(0.0596\rho^{0.8425})](\ln(D^2H))$$

donde las métricas de error de este modelo están mostradas en la tabla 2.

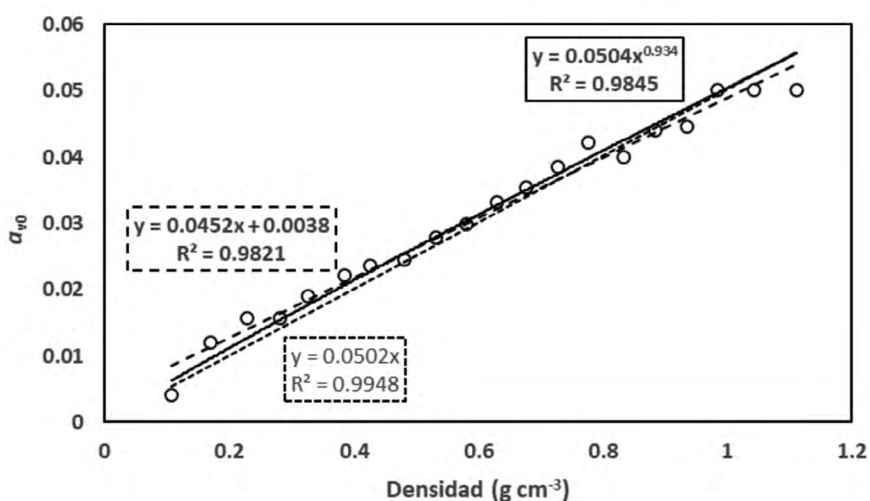


FIGURA 5. Relación entre el promedio de las clases de densidad y a_{v0} del modelo A4 ($b_v = 1$, del modelo A2).

TABLA 1. Métricas del error de estimación del ajuste de los modelos alométricos en el espacio log-log de las clases de densidad.

Modelo	R^2	RECM
A1 local	0.9514	0.4677
A2 local	0.9729	0.3494
A2 global	0.9550	0.4294
A3 local	0.9728	0.3499
A3 global	0.9716	0.3575
A4 local	0.9725	0.3562
A4 estimado de densidad (modelo potencial)	0.9719	0.3596
M1	0.9720	0.35501
M2	0.9720	0.35504
H1 local	0.6932	0.3864

RECM: raíz del error cuadrático medio

Los modelos M1 y M2 tienen métricas de error similares y ligeramente mayores a los mejores modelos y ligeramente menores al mejor modelo global (para todas las clases de densidad), definido por el modelo A3 global

Debe notarse que la relación lineal entre los parámetros es condicional al uso de b_{v0} (modelo A4) y no del caso general entre parámetros de los otros modelos.

El uso de clases de densidad (especies equivalente de acuerdo con cada intervalo de densidad) genera condiciones con datos agrupados en intervalos de D acotados, lo

que produce que la relación H-D, (Tabla 1), tenga importantes errores de estimación.

En el caso de los modelos de alometría pantropical, los análisis son realizados a nivel de sitios (múltiples especies), donde cada sitio tiene un modelo alométrico local y se ajusta un modelo general (todos los sitios) como representativo de los bosques tropicales (Chave *et al.*, 2014).

En la tabla 2 se muestran los ajustes de regresión lineal simple en el espacio log-log del formato de sitios.

TABLA 2. Métricas del error de estimación del ajuste de los modelos alométricos en el espacio log-log de los sitios.

Modelo	R ²	RECM	ERM (%)	EAM (%)
A1 local	0.9683	0.3773	-2.4675	9.2973
A2 local	0.9738	0.3435	-1.9888	8.2688
A3 local	0.9810	0.2923	-1.0681	6.5724
A3 global	0.9716	0.3575	-1.4706	8.0312
A4 local	0.9708	0.3659	-1.3119	8.5545
A4 estimado de densidad (modelo potencial)	0.9719	0.3596	-0.5777	7.8700
M1	0.9720	0.35501	-1.5401	7.9767
M2	0.9720	0.35507	-1.5328	7.9754
H1 local	0.9260	0.1896	-0.0081	6.5181

RECM: raíz del error cuadrático medio; ERM: error relativo medio; EAM: error absoluto medio.

El modelo A3 local es el que tiene los menores errores (RECM, ERM, EAM), por lo que puede ser utilizado como la referencia del resto de modelos para tener métricas similares o mejores. La alometría pantropical (Chave *et al.*, 2014) está dada por el modelo A3 global:

$$\ln(B) = -2.7628 + 0.9759 \ln(\rho D^2 H) \quad (21)$$

Los modelos M1 y M2 para el caso de sitios múltiples, mismo procedimiento, están dados por:

$$M1: \ln(B) = \ln(0.0593\rho^{0.8332}) + 0.9748 \ln(D^2 H) \quad (22)$$

$$M2: \ln(B) = \ln(0.0599\rho^{0.8529}) + [0.9781 - 0.0837(0.0599\rho^{0.8529})] \ln(D^2 H) \quad (23)$$



El modelo M1 es similar al caso de clases de densidad, pero el modelo M2 es diferente en su parametrización. En la tabla 2 se observa que los modelos M1 y M2 son ligeramente superiores al modelo A3 global, por lo que pueden usarse como modelos pantropicales más flexibles al incluir explícitamente la densidad de la madera, aunque la métrica ERM del modelo A3 global es ligeramente mejor que estos modelos.

Para tener una idea de cómo varía el error de estimación (RECM) de los modelos globales (modelo A3 y M1) con relación al mejor modelo (M3 local), la figura 6 muestra estos errores, donde hay casos en los que el modelo A3 es mejor que el M1, y viceversa. La tabla 3 muestra a detalle las estadísticas de los errores de estimación para los 58 sitios analizados.

Los cuatro sitios de mayor error (modelos M3 global y M1) con relación al modelo A3 local se resaltan en negri-

tas en la tabla 3. Los sitios remarcados representan casos donde hay diferencias grandes entre las métricas de error del modelo mejor (A3 local) y los de tipo global.

Para definir el contexto de los errores observados se muestra en la tabla 3 el número de datos y el diámetro máximo de cada sitio. De acuerdo con Manuri *et al.*, (2016), los sitios con pocos datos pueden inducir sesgos en las estimaciones; adicionalmente, la presencia de árboles grandes (D y H grandes) también puede ocasionar sesgos.

Aunque es posible argumentar que las estimaciones usando las relaciones desarrolladas con la densidad de la madera pueden depender de los errores de estimación de los ajustes estadísticos a los datos originales (Tabla 3), esto no se justifica en el desarrollo de una relación alométrica generalizada que considere todos los casos de errores de estimación bajos o altos.

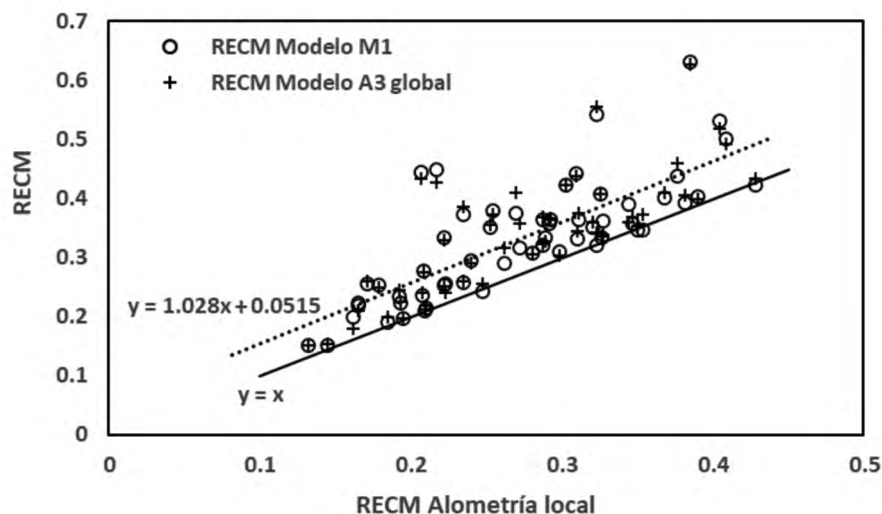


FIGURA 6. Comparación de las métricas RECM para el modelo A3 de alometría local (referencia) y la de los modelos A3 global y M1. La recta quebrada representa la modelo M1.

Tabla 3. Métricas de los errores de estimación de los sitios de la base de datos pantropical para varios modelos alométricos.

Sitio	n	D max. (cm)	Modelo A3 local			Modelo A3 global			Modelo M1			Modelo M2		
			RECM	ERM	EAM	RECM	ERM	EAM	RECM	ERM	EAM	RECM	ERM	EAM
Australia	46	24.9	0.2723	-0.7049	6.7617	0.3574	-6.9694	9.2160	0.3172	-5.6174	8.1482	0.3164	-5.5984	8.1306
BraMan2	123	38.2	0.2093	-0.2678	4.4560	0.2121	-0.4443	4.5367	0.2108	-1.2577	4.4883	0.2106	-1.2572	4.4832
BraPara1	127	138.0	0.3261	-0.5540	5.0088	0.3358	0.8451	5.1064	0.3334	0.9013	5.0794	0.3334	0.9059	5.0784
BraPara3	21	55.0	0.2232	-0.2412	3.5850	0.2409	-0.8640	4.0573	0.2544	-1.2260	4.3100	0.2549	-1.2212	4.3184
BraRond	8	89.0	0.1652	-0.0605	2.3079	0.2106	1.6159	3.0710	0.2193	1.8387	3.1757	0.2198	1.8472	3.1817
Cambodia	34	133.2	0.1318	-0.3143	4.2310	0.1507	-3.1207	4.8598	0.1521	-3.3397	4.9056	0.1524	-3.3496	4.9121
Cameroon	5	79.4	0.3854	0.1153	7.4543	0.6270	-2.1459	21.9076	0.6317	-20.9501	21.9077	0.6328	-20.9602	21.9399
Cameroon3	59	212.0	0.1716	-0.0307	1.3865	0.2589	1.8551	2.1100	0.2564	1.5870	2.0370	0.2567	1.5643	2.0343
CentralAfric	12	52.2	0.2087	-0.0835	2.5436	0.2747	0.3498	3.3862	0.2768	0.7454	3.4360	0.2768	0.7692	3.4367
ColombiaC1	60	126.7	0.3539	-0.3391	4.4639	0.3726	1.6731	4.8825	0.3469	1.1465	4.4961	0.3464	1.1332	4.4964
ColombiaG1	36	70.9	0.2620	-0.1374	3.3916	0.3159	1.7886	4.0567	0.2905	0.6295	3.7144	0.2910	0.6068	3.7241
ColombiaG2	10	12.5	0.2699	-0.9118	7.9462	0.4099	8.9373	10.1833	0.3739	7.2022	9.1736	0.3748	7.2361	9.2023
ColombiaM1	24	111.9	0.4284	-0.3881	4.5519	0.4328	0.5084	4.6296	0.4226	0.5906	4.4861	0.4220	0.5974	4.4778
ColombiaM2	9	11.8	0.2395	-0.6665	6.5840	0.2904	-4.3363	7.4740	0.2955	-4.2960	7.7931	0.2955	-4.3101	7.7915
CostaRic	97	116.0	0.2222	-0.1766	2.7332	0.3303	-4.0152	4.5005	0.3343	-4.3120	4.6222	0.3350	-4.3312	4.6355
FrenchGu	360	117.8	0.3030	-1.0151	8.1517	0.4222	-11.5414	12.7675	0.4224	-11.5063	12.7580	0.4226	-11.5160	12.7671
Gabon	103	109.4	0.2925	-0.1803	3.0273	0.3662	-3.0832	4.0314	0.3634	-2.9175	3.9707	0.3635	-2.9054	3.9691
Ghana	37	180.0	0.2916	-0.3772	4.2194	0.3638	2.5998	4.8365	0.3571	2.3998	4.8229	0.3574	2.3911	4.8286
IndiaCha	23	34.7	0.3816	-0.6954	6.4732	0.4047	1.9667	6.4095	0.3932	2.0711	6.1735	0.3932	2.0793	6.1719
Jalisco	124	44.9	0.3768	-1.7326	10.3396	0.4607	-3.2582	12.7843	0.4380	-3.4806	11.9933	0.4385	-3.4357	12.0292
Kaliman1	23	77.6	0.3232	-0.2012	3.5252	0.3420	0.2915	4.0298	0.3207	-0.0540	3.7289	0.3200	-0.0745	3.7166
Kaliman2	69	130.5	0.1846	-0.3438	3.9879	0.1986	2.0108	3.9132	0.1911	1.2628	3.9740	0.1912	1.2792	3.9696
Kaliman4	40	68.9	0.2073	-0.1126	2.3663	0.2394	1.8562	3.1504	0.2349	1.8568	3.1187	0.2344	1.8504	3.1125
Kaliman6	25	84.4	0.1619	-0.0383	1.6180	0.1785	-1.0179	1.7661	0.1989	-1.4834	2.0453	0.2001	-1.5097	2.0614
Karnataka	189	60.9	0.2169	-0.1231	2.9441	0.4270	5.8868	6.2188	0.4493	6.3166	6.6335	0.4503	6.3367	6.6532
Llanosec	24	23.3	0.3446	-0.9271	8.6203	0.3608	-4.8153	9.5946	0.3909	-8.9694	11.1342	0.3895	-8.8186	11.0341
Llanosol	27	156.0	0.3111	-0.1350	4.0941	0.3756	0.5321	4.7955	0.3649	0.1122	4.8398	0.3635	0.1021	4.8231
Madagascar1	76	54.0	0.2980	-0.2824	4.1323	0.3037	-1.3506	4.1505	0.3101	-1.2675	4.2282	0.3106	-1.2647	4.2362
Madagascar2	90	35.0	0.2870	-0.3959	5.1088	0.3687	5.1554	7.0743	0.3631	4.9758	6.8909	0.3632	4.9754	6.8932
Madagascar3	87	31.8	0.4048	-11.9033	22.7998	0.5187	7.6579	21.4989	0.5305	1.5107	23.6127	0.5292	1.9288	23.4112
Madagascar4	80	37.0	0.1935	-0.1332	2.8458	0.2243	1.5457	3.5585	0.2233	1.4547	3.5509	0.2232	1.4463	3.5495
Madagascar5	90	36.0	0.3104	-0.7689	6.1898	0.3451	1.3902	6.5788	0.3318	0.7907	6.3503	0.3321	0.7938	6.3530
Malaysia	139	101.6	0.1947	-0.2389	4.2416	0.1968	0.3365	4.1691	0.1960	0.0965	4.2120	0.1960	0.0935	4.2123
Malaysia2	24	66.7	0.2221	-0.7161	4.7697	0.2506	0.0083	4.9357	0.2542	-0.0523	5.0734	0.2543	-0.0565	5.0768
MFrenchG	29	42.0	0.2345	-0.6814	5.3291	0.2601	-4.1174	6.4665	0.2584	-3.4466	6.2604	0.2584	-3.4485	6.2668
MGuadel	55	40.7	0.1925	-0.1979	3.4307	0.2454	-3.8418	4.9758	0.2338	-3.1133	4.6323	0.2338	-3.0966	4.6294
Moluccas	25	41.7	0.1788	-0.1679	3.0593	0.2480	3.3382	4.0469	0.2542	2.9938	4.2353	0.2542	2.9889	4.2351
Mozambique	28	72.0	0.3898	-0.9455	7.6742	0.3983	0.8864	7.3454	0.4041	1.0245	7.4436	0.4042	1.0217	7.4470
NewGuinea	42	110.1	0.4085	-0.9119	6.6832	0.4919	-6.4617	7.9549	0.5017	-7.0288	8.2247	0.5023	-7.0465	8.2359
Peru	51	169.0	0.3273	-0.0978	3.2984	0.3378	-0.0949	3.2695	0.3627	-0.3799	3.4464	0.3639	-0.3815	3.4540
PuertoRi	30	45.7	0.2806	-1.6910	8.6294	0.3049	-6.2959	9.6380	0.3066	-7.0229	9.8425	0.3063	-6.9908	9.8133



TABLA 3. Métricas de los errores de estimación de los sitios de la base de datos pantropical para varios modelos alométricos. Continuación...

PuertoRi2	25	45.0	0.2346	-0.4038	4.9413	0.3862	8.0132	8.5402	0.3736	7.6035	8.5258	0.3743	7.6257	8.5333
SaoPaulo3	75	67.8	0.2887	-0.4205	5.3290	0.3277	-1.9888	5.5914	0.3331	-2.3057	5.8559	0.3330	-2.3080	5.8504
Sarawak	21	44.1	0.2071	-0.3036	4.2107	0.4345	-7.0117	7.6603	0.4449	-7.5600	7.9398	0.4452	-7.5640	7.9489
SouthAfrica	469	79.3	0.3469	-3.3093	14.0929	0.3684	-9.5379	16.1623	0.3570	-8.1522	15.5466	0.3571	-8.1875	15.5557
SouthBrazil1	150	95.0	0.2476	-0.1330	4.4033	0.2552	-1.4752	4.5357	0.2430	-1.3841	4.3151	0.2428	-1.3836	4.3127
SouthBrazil2	50	124.8	0.2098	-0.2483	3.6491	0.2185	1.0153	3.7912	0.2145	0.9339	3.6534	0.2144	0.9370	3.6518
SouthBrazil3	64	34.5	0.3257	-0.6555	6.2746	0.4083	5.0481	7.5052	0.4069	5.0826	7.4878	0.4068	5.0786	7.4869
Sumatra	29	48.1	0.3501	-0.6011	6.6003	0.3540	-1.6978	6.6665	0.3472	-2.3966	6.3903	0.3475	-2.4064	6.3961
Sumatra2	11	114.6	0.1451	-0.0453	1.5523	0.1535	0.5369	1.6928	0.1506	0.1158	1.6716	0.1506	0.0829	1.6689
Tanzania1	38	78.0	0.3232	-0.1143	4.5695	0.5549	8.2314	9.1688	0.5427	8.1561	8.9979	0.5424	8.1541	8.9925
Tanzania2	42	110.0	0.3682	-0.1391	5.6173	0.4089	3.0648	6.4293	0.4021	3.1690	6.3133	0.4017	3.1737	6.3050
Tanzania3	38	79.0	0.2544	-0.3003	3.6427	0.3732	3.9643	5.3651	0.3785	4.1810	5.4664	0.3786	4.1842	5.4683
Tanzania4	34	95.0	0.2872	-0.4381	4.5284	0.3238	2.1745	4.5665	0.3201	2.5676	4.3793	0.3201	2.5788	4.3760
Venezuela2	40	136.8	0.2523	-0.1977	3.1857	0.3562	-2.7446	4.0331	0.3501	-2.7254	4.0297	0.3496	-2.7219	4.0270
WestJava	41	31.8	0.1652	-0.0409	6.0856	0.2093	-2.5270	6.8961	0.2239	-4.4305	7.0517	0.2244	-4.3833	7.0727
Yucatan	175	63.4	0.3201	-0.4188	5.0667	0.3593	2.2060	6.0382	0.3517	2.4304	5.9825	0.3514	2.4372	5.9774
Zambia	141	37.4	0.3097	-1.0919	7.8261	0.4373	8.2278	10.3569	0.4432	8.6994	10.5302	0.4430	8.6882	10.5245

RECM: raíz del error cuadrático medio; ERM: error relativo medio; EAM: error absoluto medio.

CONCLUSIONES

Los desarrollos algebraicos mostrados en este trabajo plantean que los modelos alométricos más usados en la literatura son equivalentes entre sí con errores de estimación relacionados. En esta perspectiva, la discusión del “mejor” modelo de estimación depende de realizar transformaciones algebraicas entre los modelos. Con la parametrización de un solo modelo, es posible estimar los parámetros de los otros.

La equivalencia entre modelos alométricos sigue razonamientos algebraicos simples que son aplicables al caso de regresiones lineales simples en un espacio que transforme los modelos no lineales a lineales (espacio log-log).

El ajuste de los modelos alométricos a la base de datos pantropical, caso de clases de densidad y de sitios, muestra que el desarrollo de un modelo dependiente de D^2H con la densidad de madera en forma explícita, genera métricas de incertidumbre ligeramente mejores al caso de un modelo pantropical general.

El marco metodológico desarrollado da soporte teórico a diversas aproximaciones empíricas definiendo cuál modelo tiene bases, independientemente de la estadística de las relaciones empíricas, fundamentando así que el uso del conocimiento debe guiar las aproximaciones empíricas.

Con el marco teórico planteado, es posible desarrollar otras aproximaciones para modelos alométricos generales que sean cercanas a los modelos locales, particularmente en el contexto del uso de métricas conjuntas de los errores de estimación.

Es importante enfatizar que los desarrollos algebraicos son triviales (después del hecho) e implícitos en las relaciones alométricas más usadas en la literatura. La equivalencia entre las formulaciones alométricas explica el porqué de su selección en las aplicaciones. La relación alométrica de referencia puede ser cualquiera de los modelos, u otro que se formule apropiadamente.

REFERENCIAS

- Álvarez, E., Benítez, D., Velásquez, C., & Cogollo, A. (2013). Densidad básica del fuste de árboles de bosque seco en la costa Caribe de Colombia. *Intropica*, 8(1), 17-28. doi: 10.21676/23897864.729
- Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G., del Valle, I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S., & Rodríguez, L. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267, 297-308. doi: 10.1016/j.foreco.2011.12.013
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D. A., Patiño, S., Pitman, N. C. A., Silva, J. N. M., & Vásquez Martínez, R. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545-562. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 2(1), 49-53. doi: 10.1139/x72-009
- Basuki, T. M., van Laake, P. E., Skidmore, A. K., & Hussin, Y. A. (2009). Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland. *Dipterocarp* forests. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1684-1694. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.027
- Brown, S., Gillespie, A. J. R., & Lugo, A. E. (1989). Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science*, 35(4), 881-902. doi: 10.1093/forestscience/35.4.881
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass change of tropical forests. A primer*. Forest Resources Assessment Publication. Forestry Papers 134, FAO, Rome.
- Burt, A., Calders, K., Cuni-Sanchez, A., Gómez-Dans, J., Lewis, P., Lewis, S. L., Malhi, Y., Phillips, O. L., & Disney, M. (2020). Assessment of bias in pan-tropical biomass predictions. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 12. doi: 10.3389/ffgc.2020.00012
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. I., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, 359(1443), 409-420. doi: 10.1098/rstb.2003.1425
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. S., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190. doi: 10.1111/gcb.12629
- Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Jenkins, J. C. (2014). Updated generalized biomass equations for North American tree species. *Forestry*, 87(1), 129-151. doi: 10.1093/forestry/cpt053
- Djomo, A. N., Ibrahima, A., Saborowski, J., & Gravenhorst, G. (2010). Allometric equations for biomass estimation in Cameroon and pan moist tropical equation including biomass data from Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1873-1885. doi: 10.1016/j.foreco.2010.08.034
- Fayolle, A., Doucet, J. L., Gillet, J. F., Bourland, N., & Lejeune, P. (2013). Tree allometry in Central Africa: testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. *Forest Ecology and Management*, 305, 29-37. doi: 10.1016/j.foreco.2013.05.036
- Feldpausch, T. R., Banin, L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lewis, S., Quesada, C. A., Affum-Baffoe, K., Arets, E. J., Berry,



- N. J., Bird, M., Brondizio, E. S., de Camargo, P., Chave, J., Djangbletey, G., Domingues, T. F., Drescher, M., Fearnside, P. M., França, M. B., Fyllas, N. M., Lopez, G., Hladik, A., Higuchi, N., Hunter, M. O., Iida, Y., Salim, K. A., Kassim, A. R., Keller, M., Kemp, J., King, D. A., Lovett, J. C., Marimón, B. S., Marimón-Junior, B. H., Lenza, E., Marshall, A. R., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T. A., Moran, E. F., Nelson, W. B., Nilus, R., Nogueira, E. M., Palace, M., Patiño, S., Peh, K. S. H., Raventos, T., Reitsma, J. M., Saiz, Schrodte, F., Sonké, B., Taedoumg, H. E., Tan, S., White, L., Wöll, H., & Lloyd, J. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, 8(5), 1081-1106. doi: 10.5194/bg-8-1081-2011
- Feldpausch, T. R., Lloyd, J., Lewis, S. L., Brienen, R. J. W., Gloor, M., Monteagudo, M., Lopez, G., Banin, L., Abu, K. S., Affum, K. B., Alexiades, M., Almeida, S., Amaral, I., Andrade, A., Aragão, L., Araujo, A., Arets, E. J. M. M., Arroyo, L., Aymard, G. A., Baker, T. R., Bánki, O. S., Berry, N. J., Cardozo, N., Chave, J., Comiskey, J. A., Alvarez, E., de Oliveira, A., Di Fiore, A., Djangbletey, G., Domingues, T. E., Erwin, T. L., Fearnside, P. M., França, M. B., Freitas, M. A., Higuchi, N., Honorio, E., Iida, Y., Jiménez, E., Kassim, A. R., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lovett, J. C., Malhi, Y., Marimón, B. S., Marimón-Junior, B. H., Lenza, E., Marshall, A. R., Mendoza, C., Metcalfe, D. J., Mitchard, E. T. A., Neill, D. A., Nelson, B. W., Nilus, R., Nogueira, E. M., Parada, A., Peh, K. S. H., Pena, A. C., Peñuela, M. C., Pitman, N. C. A., Prieto, A., Quesada, C. A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Reitsma, J. M., Ruelas, A., Saiz, G., Salomão, R. P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Sonké, B., Stropp, J., Taedoumg, H. E., Tan, S., ter Steege, H., Terborgh, J., Torrelo-Raventos, M., van der Heijden, G. M. F., Vásquez, R., Vilanova, E., Vos, V. A., White, L., Willcock, S., Woell, H., & Phillips, O. L. (2012). Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9(8), 3381-3403. doi: 10.5194/bg-9-3381-2012
- Forrester, D. I., Tachauer, I. H. H., Annighoefer, P., Barbeito, I., Pretzsch, H., Ruiz, R. P., Stark, H., Vacchiano, G., Zlatanov, T., Chakraborty, T., Saha, S., & Sileshi, G. W. (2017). Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 396, 160-175. doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.011
- Genet, A., Wernsdörfer, H., Jonard, M., Pretzsch, H., Rauch, M., Ponette, Q., Nys, C., Legout, A., Ranger, J., Vallet, P., & Saint-André, L. (2011). Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1188-1202. doi: 10.1016/j.foreco.2010.12.034
- Goodman, R. C., Phillips, O. L., & Baker, T. R. (2014). The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates. *Ecological Applications*, 24(4), 680-698. doi: 10.1890/13-0070.1
- Henry, M., Besnard, A., Asante, W. A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., Bernoux, M., & Saint-André, L. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(8), 1375-1388. doi: 10.1016/j.foreco.2010.07.040
- Henry, M., Picard, N., Trotta, C., Manlay, R. J., Valentini, R., Bernoux, M., & Saint-André, L. (2011). Estimating tree biomass of sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations. *Silva Fennica*, 45(3B), 477-569. doi: 10.14214/sf.38
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015). Tree height-diameter allometry across the United States. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1193-1204. doi: 10.1002/ece3.1328
- Huxley, J. S. (1924). Constant differential growth-ratios and their Significance. *Nature*, 114, 895-896. doi: 10.1038/114895a0
- Huy, B., Kralicek, K., Poudel, K. P., Phuong, V. T., Khoa, P. V., Hung, N. D., & Temesgen, H. (2016). Allometric equations for estimating tree aboveground biomass in evergreen forests of Viet Nam. *Forest Ecology and Management*, 382, 193-205. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.021
- Iida, Y., Poorter, S., Sterck, F. J., Kassim, A. R., Kubo, T., Potts, M. D., & Kohyama, T. S. (2012). Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropi-

- cal tree species. *Functional Ecology*, 26(1), 274-282. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01921.x
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science*, 49(1), 12-35. doi: 10.1093/forestscience/49.1.12
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2004). *Comprehensive database of diameter-based biomass regressions for North American tree species. General Technical Report NE-319. Northeastern Research Station.* USDA Forest Service, Newton Square, PA. 47 p.
- Ketterings, Q. M., Coe, R., van Noordwijk, M., Ambagau, Y., & Palm, C. A. (2001). Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 146(1-3), 199-209. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00460-6
- Manuri, S., Brack, C., Noor'an, F., Rusolono, T., Anggraini, S. M., Dotzauer, H., & Kumara, I. (2016). Improved allometric equations for tree aboveground biomass estimation in tropical dipterocarp forests of Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecosystems*, 3(28), 1-10. doi: 10.1186/s40663-016-0087-2
- Molto, Q., Rossi, V., & Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 175-183. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00266.x
- Nam, V.T., van Kuijk, M., & Anten, N. P. (2016). Allometric equations for aboveground and belowground biomass estimations in an evergreen forest in Vietnam. *Plos One*, 11(6), e0156827. doi: 10.1371/journal.pone.0156827
- Návar, J. J. (2010a). Biomass allometry for tree species of Northwestern Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12(3), 507-517.
- Návar, J. J. (2010b). Measurement and assessment methods of forest aboveground biomass: a literature review and the challenges ahead. En: M. Momba & F. Bux. *Biomass. Intech.* Sciyo, Croatia.
- Návar, J., Ríos, J. S., Pérez, G. V., Rodríguez-Flores F. de J., & Domínguez-Calleros P. A. (2013). Regional aboveground biomass equations for North American arid and semi-arid forests. *Journal of Arid Environments*, 97, 127-135. doi: 10.1016/j.jaridenv.2013.05.016
- Ngomanda, A., Engone, N. L., Lebamba, J., Moundounga, Q., Gomat, H., Sidoine Mankou, G., Loumeto, J., Midoko, D., Kossi, F., Zinga, R., Botsika, K. H., Mikala, C., Nyangadouma, R., Lépengué, N., Mbatchi, B., & Picard, N. (2013). Site-specific *versus* pantropical allometric equations: which option to estimate the biomass of a moist central African forest? *Forest Ecology and Management*, 312, 1-9. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.029
- Niklas, K. J. (1994). *Plant allometry, the scaling of form and process.* Chicago: University of Chicago Press. 365 p.
- Nuno, A., Tomé, M., Tomé, J., Soares, P., & Fontes, L. (2007). Effect of tree, stand, and site variables on the allometry of *Eucalyptus globulus* tree biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(5), 895-906. doi: 10.1139/X06-276
- Pastor, J., Aber, J. D., & Melillo, J. M. (1984). Biomass prediction using generalized allometric regressions for some north east tree species. *Forest Ecology and Management*, 7(4), 265-274. doi: 10.1016/0378-1127(84)90003-3
- Paul, K. I., Roxburgh, S. H., Chave, J., England, J. R., Zerihun, A., Specht, A., Lewis, T., Bennet, L. T., Baker, T. G., Adams, M. A., Huxtable, D., Montagu, K. D., Falster, D. S., Feller, M., Sochacki, S., Ritson, P., Bastin, G., Bartle, J., Wildy, D., Hobbs, T., Larmour, J., Waterworth, R., Stewart, H. T. L., Jonson, J., Forrester I., D., Applegate B. G., Mendham D., Bradford M., O'Grady, D. A., Green, D., Sudmeyer, R., Rance, S. J., Turner, J., Barton, C., Wenk, E. H., Grove, T., Attiwill, P. M., Pinkard, E., Butler, D., Broodsbank, K., Spencer, B., Snowdon, P., O'Brien, N., Battaglia, M., Cameron, D. M., Hamilton, S., McAuthur, G., & Sinclair, J. (2016). Testing the generality of aboveground biomass allometry across plant functional types at the continent scale. *Global Change Biology*, 22(6), 2106-2124. doi: 10.1111/gcb.13201
- Pelletier, J., Kirby, K. R., & Potvin, C. (2010). Significance of carbon stock uncertainties on emission reductions from deforestation and forest degradation in developing countries. *Forest Policy and Economics*, 24, 3-11. doi: 10.1016/j.forpol.2010.05.005



- Picard, N., Boyemba, F. B., & Rossi, V. (2015). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, 72(6), 811-823. doi: 10.1007/s13595-014-0434-9f
- Pilli, R., Anfodillo, T., & Carrer, M. (2006). Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 237(1), 583-593. doi: 10.1016/j.foreco.2006.10.004
- Ploton, P., Barbier, N., Takoudjou, S. M., Réjou, M., Boyemba, F. B., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Fayolle, A., Goodman, R. C., Henry, M., Kamdem, N. G., Mukirania, J. K., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U., & Péliissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13(5), 1571-1585. doi: 10.5194/bg-13-1571-2016
- Rojas-García, F., de Jong, B. H. J., Martínez, P. Z., & Paz, F. (2015). Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Annals of Forest Science*, 72(6), 835-864. doi: 10.1007/s13595-015-0456-y
- Sato, T., Saito, M., Ramírez, D., Pérez de Molas, L. F., Toriyama, J., Monda, Y., Kiyono, Y., Herebia, E., Dubie, N., Duré Vera, E., Ramírez Ortega, J. D., & Vera de Ortiz, M. (2015). Development of allometric equations for tree biomass in forest ecosystems in Paraguay. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 49, 281-291. doi: 10.6090/jarq.49.281
- Schumacher, F. X., & Hall, F. S. (1933). Logarithmic expression of timber-tree volume. *Journal of Agricultural Research*, 47(9), 719-734.
- Temesgen, H., Affleck, D., Poudel, K., Gray, A., & Sessions, J. (2015). A review of the challenges and opportunities in estimating above ground forest biomass using tree-level models. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(4), 326-335. doi: 10.1080/02827581.2015.1012114
- Tesfaye, M. A., Bravo-Oviedo, A., Brao, F., Pando, V., & Herrero de Aza, C. (2019). Variation in carbon concentration and wood density for five most commonly native tree species in central highlands of Ethiopia: the case of Chilimo dry Afromontane forest. *Journal of Sustainable Forestry*, 38(8), 1-22. doi: 10.1080/10549811.2019.1607754
- van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., & Hall, J. S. (2001). Estimating carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainty associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1648-1657. doi: 10.1016/j.foreco.2011.07.018
- Vargas, B., Lope, C. A., Corral, J. J., López, J. O., Aguirre, C. G., & Álvarez, J. G. (2017). Allometric equations for estimating biomass and carbon stocks in the temperate forests of North-Western Mexico. *Forests*, 8(269). doi: 10.3390/f8080269.
- Vieilledent, G., Vaudry, R., Andriamanohisoa, S. F. D., Rakotonarivo, O. S., Randrianasolo, H. Z., Razafindrabe, H. N., Rakotoarivony, C. B., Ebeling, J., & Rasamoelina, M. (2012). A universal approach to estimate biomass and carbon stock in tropical forests using generic allometric models. *Ecological Applications*, 22(2), 571-583. doi: 10.1890/11-0039.1.
- Wutzler, T., Wirth, C., & Schumacher, J. (2008). Generic biomass functions for common beech (*Fagus sylvatica*) in Central Europe: predictions and components of uncertainty. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1661-1675. doi: 10.1139/X07-194
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Jugo, I., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C. & Chave, J. (2009). *Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum*. Dryad, Dataset. doi: 10.506/dryad.234

Manuscrito recibido el 17 de septiembre de 2020

Aceptado el 19 de enero de 2021

Publicado el 02 de diciembre de 2021

Este documento se debe citar como:

Paz-Pellat, F., & Velázquez-Rodríguez, A. S. (2021). Equivalencia entre modelos alométricos y alometría pantropical flexible. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742444. doi: 10.21829/myb.2021.2742444



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.



Carbono orgánico del suelo y su relación con la biomasa radical de *Quercus* sp.

Soil organic carbon and root biomass of *Quercus* sp.

Jesús D. Gómez¹, Jorge D. Etchevers², Alejandro I. Monterroso^{1*}, Julio Campo³, Keit Paustian⁴ y Carlos Asensio⁵

¹ Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de Suelos. Chapingo, Estado de México, México.

³ Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Ciudad de México, México.

⁵ Universidad de Almería. Departamento de Agronomía. Almería, España.

² Colegio de Postgraduados. Laboratorio de Fertilidad de Suelos. Montecillo, Estado de México, México.

⁴ Colorado State University. Natural Resources Ecology Laboratory. Fort Collins, CO, USA.

* Autor de correspondencia: aimrivas@correo.chapingo.mx

RESUMEN

Se estudió la distribución de la biomasa de raíces finas, medias y gruesas, la concentración carbono orgánico del suelo (COS), la densidad aparente (D_a), los almacenes de COS, en los primeros 90 cm de profundidad en tres bosques con predominio de encino (*Quercus* sp.) ubicados en la zona centro de México (Morelos). La edad estimada de los árboles de los tres bosques fue (a) \approx 40 años o maduro, \approx 20 años o medio y \approx 10 años o joven. En general, la concentración de COS y los almacenes de COS decrecieron a medida que lo hacía la profundidad del suelo, en tanto que la D_a aumentaba. Más de la mitad del COS almacenado se encontró en los primeros 30 cm del perfil. La biomasa de raíces finas presentó un patrón de disminución exponencial con la profundidad, mientras que la biomasa de las raíces medias y gruesas tuvo un patrón irregular, pero siempre con tendencia a disminuir a medida que lo hacía la profundidad. En los bosques de las tres edades indicadas, la biomasa de raíces finas, medias y gruesas presentó mayor correlación con la D_a que con los almacenes de carbono orgánico del suelo. Los coeficientes de ajustes (R^2) de los modelos de regresión lineal que relacionan D_a con el contenido de COS se ubicaron entre 0.61 y 0.72.

PALABRAS CLAVE: acumulación de carbono y raíces; distribución de raíces finas, medias y gruesas con la profundidad; Sierra de Huautla, Morelos; suelos forestales.

ABSTRACT

The distribution of the biomass of fine, medium, and thick roots, the concentration of soil organic carbon (COS), the apparent density (D_a), the COS stores in the first 90 cm of depth were studied in three forests with a predominance of oak (*Quercus* sp.) located in central Mexico (Morelos) The estimated age of the trees in the forests was (a) \approx 40 years or late, (b) \approx 20 years, and (c) \approx 10 years or earlier. We found that the SOC concentration and SOC stores decreased as the soil depth increased while the D_a increased. More than half of the stored COS accumulates in the first 30 cm of the profile. The biomass of fine roots presented an exponential decrease pattern as depth increased, while the biomass of medium and thick roots had an irregular pattern, but always with a tendency to decrease as depth did. In the forests of the three indicated ages, the biomass of fine, medium, and thick roots had a higher correlation with D_a than with COS stores. The regression coefficients (R^2) of the linear models relating D_a to the COS content were in the range of 0.61 and 0.72.

KEYWORDS: carbon and roots accumulation; distribution of fine, medium and thick roots with depth; Sierra de Huautla, Morelos; forest soil.

INTRODUCCIÓN

La materia orgánica (MOS) se encuentra en el suelo en tres diferentes almacenes generales o *pooles*: libre, o como residuos poco o escasamente transformados, transformados completamente y estabilizados formando complejos con los materiales inorgánicos en este; y en la biomasa de raíces y organismos vivos del suelo. La MOS poco o escasamente transformada constituye un reservorio de carbono (COS) que suministra la energía vital requerida por los organismos que habitan en ese medio. Además, constituye una reserva que se relaciona con la sustentabilidad del sistema suelo y mejora sus propiedades físicas y químicas. El COS está estrechamente relacionado con el cambio climático por ser componente de su ciclo biogeoquímico y fuente primaria del CO₂ atmosférico (Daly *et al.*, 2000; Grace, 2004; Oliver *et al.*, 2004; Paustian *et al.*, 2016).

Por otro lado, el COS es parte constituyente del mayor reservorio terrestre de este elemento (Janzen, 2004); la otra parte es C inorgánico. El COS contiene más C que la atmósfera y la biosfera juntas (Grace, 2004) y actúa como receptor final del C que capturan las plantas desde el aire para la fotosíntesis (Gal, Vyn, Micheli, Klavdivko y McFee, 2007). Del total de COS, aproximadamente 40% se encuentra en los ecosistemas forestales (Janzen, 2004), lo que significa que su dinámica tiene implicaciones importantes para el inventario global del carbono.

El COS también es fundamental para sostener la fertilidad del suelo y se asocia con la productividad del ecosistema. Su contenido se usa como indicador de calidad del suelo (Pattison *et al.*, 2008). Por lo anteriormente señalado, se considera que un mayor y mejor conocimiento de la distribución de la MOS, y por consecuencia del COS, en los bosques nativos y secundarios de México, contribuirá a una comprensión más acabada de cómo esta influye en las propiedades físicas y químicas del suelo, entre ellas la porosidad, la retención del agua y el reservorio de N, P, S y K para los árboles (Bandaranayake, Qian, Parton, Ojima y Follet, 2003; Meersmans, Wesemael, De Ridder y Van Molle, 2009). Consecuentemente, conocer

cuánto C hay en el suelo y promover su secuestro es una estrategia efectiva para reducir el CO₂ atmosférico y mejorar la calidad del suelo (Paustian *et al.*, 2016).

Por su parte, las raíces finas desempeñan un papel sustancial en el ciclo del C y en la acumulación de este y de otros nutrientes en el suelo forestal; su distribución vertical y horizontal en el suelo es importante para estos fines (Hodge, 2004), además de contribuir a la absorción de agua y de nutrientes por los árboles (Gill y Jackson, 2000). La biomasa de las raíces varía con relación a la estructura del rodal forestal. Entre estas características que influyen en esta variable se deben considerar: las especies de árboles que constituyen el rodal, su edad, densidad y el área basal; las propiedades del suelo y factores ambientales, tales como temperatura, precipitación, ubicación geográfica y elevación (Finér, Ohashi, Noguchi y Hirano, 2011; Leuschner y Hertel, 2002).

Por la importancia que poseen las raíces y su relación con el COS, se debe contar con estimaciones precisas de su abundancia y su distribución en diferentes tipos de usos de la tierra. Especialmente se necesitan más evaluaciones y más monitoreo de los almacenes de C del suelo para generar series de tiempo prolongadas y modelos para predecir sus comportamientos en el futuro (Beets, Oliver y Clinton, 2002). El bosque de encino (dominado *Quercus spp.*) es uno de los principales tipos de vegetación forestal en México. Este género es considerado el segundo recurso forestal maderable más importante del país, después de *Pinus*. Sus bosques cubren 5.5% del total de la superficie del país y se localizan principalmente en las regiones ecológicas templadas subhúmedas (Challenger, 1998).

OBJETIVOS

El objetivo del presente trabajo fue determinar la cantidad y distribución del COS y de raíces finas, medias y gruesas en perfiles del suelo de un bosque dominado por encino en tres etapas sucesionales de desarrollo. El bosque se encuentra ubicado en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México.



MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en un sitio representativo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla ubicada en la parte sur del estado de Morelos, México, dentro del Ejido El Zapote. Las coordenadas geográficas del sitio son 18° 27' 55" a 18° 28' 20" N y 99° 19' 00" a 99° 19' 35" W y su altitud va de 1785 m s.n.m. a 1970 m s.n.m. La vegetación nativa característica es bosque de encino (dominado por *Quercus* spp.). El clima predominante es semicálido, del grupo de los templados subhúmedos con lluvias de verano; 94% de la precipitación total anual, que va de 1200 mm a 1300 mm, ocurre en esa estación. La temperatura media anual se ubica entre 19 °C y 20 °C (Gómez, 2008). Los suelos son predominantemente Luvic Feozems (H1) con texturas medias a finas, muy rocosos en la superficie y en todo el perfil. El sustrato es andesita y brecha volcánica riolítica intercalada con tobas volcánicas de naturaleza ácida. Las topoformas dominantes son montañas escarpadas con valles intermontanos (Gómez, 2008). Los sitios de muestreo están ubicados en un terreno montañoso con pendientes fuertes (> 15%).

Recolección de muestras y su análisis

El muestreo del suelo y las raíces se condujo en unidades experimentales o parcelas de 1000 m² (20 m × 50 m) seleccionadas con ayuda de la experiencia local, en función del intervalo de edad aproximada del bosque de encino: joven (≈ 10 años), medio (≈ 20 años) y maduro (40 ≈ años) y en función de las características naturales del bosque. Se trató de un muestreo dirigido en función de las condiciones naturales del bosque. Se seleccionaron tres unidades experimentales con características similares que constituyeron las repeticiones. Las pendientes en los bosques joven, medio y maduro eran: 35%-45%, 40%-50% y 45%-55%, respectivamente; es decir, se pueden clasificar como fuertes. Las unidades experimentales establecidas se consideraron estructuralmente representativas y homogéneas. El diseño experimental fue de bloques, pero las uni-

dades experimentales se seleccionaron de acuerdo con un muestreo dirigido.

El muestreo de suelo y raíces se realizó durante la temporada de lluvias (julio y agosto). En cada parcela se excavaron tres trincheras (parte superior, media e inferior) a lo largo de una línea recta perpendicular a la pendiente del terreno o eje principal. Las trincheras en las partes superior e inferior de las parcelas tenían 1.5 m × 1.5 m y 0.9 m de profundidad y la central ubicada transversalmente a la dirección de la pendiente, 1.0 m × 2.0 m y 0.9 m de profundidad. En cada una de las cuatro caras del perfil se obtuvieron muestras duplicadas cada incremento de 15 cm hasta alcanzar una profundidad de 90 cm o hasta que las condiciones del terreno lo permitieron. Simultáneamente, se tomaron muestras inalteradas de 100 cm³ con una barrena *ad hoc* provista con cilindros metálicos en cada uno de los incrementos de profundidad. Estas se emplearon para determinar la densidad aparente, el C total y las raíces finas (diámetro menor a 5 mm) por el método de extracción del núcleo del suelo (Etchevers *et al.*, 2005). Las muestras de suelo se secaron al aire, se separaron y se pesaron los residuos orgánicos, raíces finas, raíces medias, así como las gravas mayores a 2 mm. La densidad aparente se determinó como lo describió Etchevers *et al.* (2005). Una alícuota de cada muestra de suelo se molió hasta pasar la malla 100 para analizar el contenido de C en un analizador automatizado (TOC) (Shimadzu 5000 A) (Etchevers *et al.*, 2005). La cantidad de COS en cada capa se calculó considerando su densidad aparente y se relacionó con el porcentaje de COS medido con un analizador automático de carbono Shimadzu 5000A. En el suelo no se detectó C inorgánico, por lo que el C medido se consideró como C orgánico. En la zanja central se recolectaron las raíces con diámetros iguales o mayores a 5 mm (raíces medianas y gruesas), a intervalos de 15 cm hasta los 90 cm de profundidad o hasta donde las condiciones del terreno lo permitieron. El suelo de cada capa se pasó por un tamiz de 5 mm y se recolectaron las raíces menores y mayores a ese diámetro. Para calcular la biomasa de raíces medianas y gruesas, estas se llevaron al

laboratorio y se secaron a 72 °C durante 7 días hasta lograr un peso constante (Etchevers *et al.*, 2005).

Análisis estadístico

Los resultados de las variables de respuesta C en el suelo y biomasa de raíces (finas, medias y gruesas), en función de los incrementos de profundidad de los perfiles cavados en las unidades experimentales instaladas en los bosques de las tres etapas sucesionales descritas, así como las cantidades acumuladas de COS y la biomasa de raíces de todo el perfil, se sometieron a un análisis PROC GLM con el paquete del software SAS (Statistical Analysis System [SAS,] 2004) y se les ajustó un modelo de regresión tal para que el coeficiente de ajuste R^2 fuese el mayor de todos los modelos probados. Para establecer la relación entre los parámetros de respuesta medidos en el suelo y la biomasa de las raíces que se extrajeron de los diferentes incrementos de profundidad se empleó el modelo potencial: $Y_i = a(Z)^b$, donde Y_i = densidad aparente, porcentaje de COS, cantidad de COS, biomasa de raíces finas o biomasa de raíces medias y gruesas; donde Z es la profundidad del suelo y, a y b , son parámetros estadísticos estimados por regresión.

También se establecieron relaciones de regresión lineal simple entre las variables de respuestas que se midieron, como biomasa de las raíces finas y de las raíces media y gruesas con: (a) la densidad aparente y (b) el COS, determinadas en las diferentes profundidades del perfil para investigar si había relación entre ellas. Para ello se empleó el software SAS (SAS, 2004).

RESULTADOS

La especie con mayor valor de importancia en los rodales de tres edades (10 años, 20 años y 40 años) fue *Quercus magnoliaefolia* Née, con 63.2%, 61.5% y 58.5% de abundancia, respectivamente.

Distribución vertical del carbono orgánico del suelo

La figura 1 muestra el tamaño del almacén total de COS en cada perfil cavado en las unidades experimentales y el

de sus respectivos incrementos de profundidad, se obtuvo de los resultados de los análisis de COS y densidad aparente. Esta última incrementó con la profundidad del suelo en los bosques, independientemente de la edad (Fig. 1a). En los primeros 15 cm del suelo, la densidad fue ligeramente menor a 1.0 Mg m^{-3} , se incrementó con la profundidad alcanzando 1.40 Mg m^{-3} , 1.43 Mg m^{-3} y 1.53 Mg m^{-3} en la capa 75 cm a 90 cm en los bosques de 40 años, 20 años y 10 años, respectivamente. En los primeros 15 cm la densidad aparente no presentó diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los bosques de diferente edad, pero en el incremento de profundidad 15 cm a 30 cm del bosque de 40 años, esta resultó ser significativamente menor ($p < 0.05$) que en los bosques de 10 años y 20 años. La densidad aparente de la profundidad 30 cm a 90 cm del bosque de 10 años fue significativamente mayor ($p < 0.05$) que en los bosques de 20 años y 40 años, entre los que no se observó diferencia significativa.

La densidad aparente del suelo se relacionó positivamente con el aumento de la profundidad del suelo, independientemente de la edad del bosque. Al cambio de esta variable con la profundidad del suelo se le ajustó un modelo de formato exponencial ($Y_i = a(Z)^b$). Los parámetros “ a ” y “ b ” del modelo no presentaron diferencias, y los coeficientes de determinación (R^2) fueron mayores a 0.65 en los bosques de 40 años y 10 años, mientras que, en el bosque de 20 años, el coeficiente de determinación fue menor a 0.6 (Tabla 1).

Tanto el porcentaje como el contenido de COS disminuyeron con la profundidad del suelo en los bosques de tres edades en estudio (Fig. 1b y Fig. c). El porcentaje de COS en los primeros 30 cm del suelo fue significativamente mayor ($p < 0.05$) en el bosque de 40 años que en los más jóvenes, mismos que presentaron porcentajes muy similares de COS en este espesor. En las capas comprendidas entre 30 cm a 60 cm, la concentración de COS fue similar ($p > 0.05$) entre rodales, independientemente de la edad. Sin embargo, el COS en la capa comprendida en 60 cm a 75 cm de los bosques más jóvenes (20 años y 10 años) fue significativamente menor que en el de 40 años. Finalmente, en el incremento 75 cm a 90 cm de profundidad la



concentración de COS en los bosques de 40 años y 10 años fue significativamente mayor ($p < 0.05$) que en el bosque de 20 años.

Los almacenes de COS (kg ha^{-1}) presentaron un patrón similar de distribución que el porcentaje de COS en los tres bosques, esto es, el C acumulado en cada incremento de profundidad disminuyó significativamente al incrementarse la profundidad (Fig. 1c) del perfil. Los almacenes de COS fueron significativamente superiores ($p < 0.05$) en el bosque de 40 años que en los rodales más jóvenes ($65.6 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 16.5 \text{ Mg ha}^{-1}$ versus $55.3 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 9.2 \text{ Mg ha}^{-1}$ y $56.2 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 10.0 \text{ Mg ha}^{-1}$). En los primeros 30 cm del perfil de suelo del bosque de 40 años se encontró más de la mitad del COS (62.5%) de todo el perfil. En los bosques de 20 años y 10 años el COS acumulado a esa profundidad fue 59.8% y 56.3% respectivamente.

El porcentaje de COS y la cantidad de COS asociado a la profundidad presentó una relación inversa, esto es, al aumentar la profundidad disminuyeron ambas variables, presentando un patrón similar. A estas variables se les ajustó un modelo de formato exponencial, en donde el valor del parámetro estadístico “a” aumentó conforme el bosque tenía mayor edad, lo que se relaciona con mayor porcentaje de COS y de cantidad de COS, mientras que el parámetro “b” fue mayor cuando el bosque era más joven, es decir, indica una disminución menor con la profundidad. El bosque de edad intermedia presentó el menor valor de este parámetro y, el de mayor edad, un valor intermedio. Los coeficientes de ajuste de las ecuaciones de los modelos exponenciales fueron mayores a 0.6 para la concentración de COS y cantidad de COS en los bosques de las tres edades en estudio (Tabla 1).

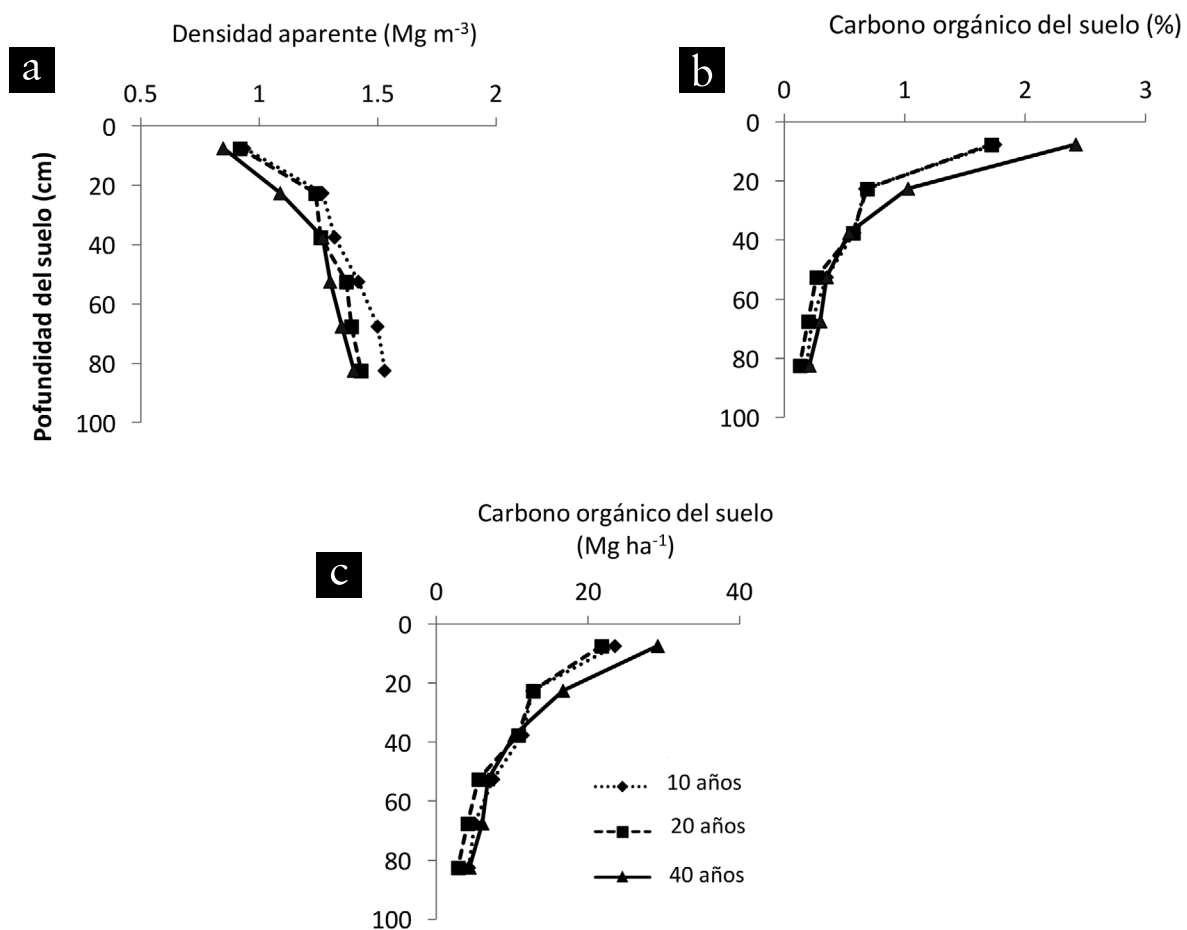


FIGURA 1. Distribución vertical de la Densidad aparente del suelo, contenido de carbono orgánico del suelo y los almacenes de carbono orgánico del suelo en tres diferentes edades de un bosque de encino en Morelos, México.

TABLA 1. Parámetros del suelo y modelos exponenciales ($Y = aZ^b$) en tres condiciones de edad de un bosque de encino en la Sierra de Huautla, Morelos, México.

Parámetro del suelo	Edad del bosque	Parámetros estadísticos			
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>N</i>
Densidad aparente (Mg m ⁻³)	40 años	0.5382	0.2199	0.66	139
	20 años	0.6384	0.1849	0.54	158
	10 años	0.6107	0.2147	0.69	133
Contenido de COS (%)	40 años	15.134	-0.958	0.74	139
	20 años	13.056	-0.998	0.61	158
	10 años	10.44	-0.889	0.72	133
Almacenes de COS (Mg ha ⁻¹)	40 años	122.17	-0.738	0.68	139
	20 años	111.25	-0.774	0.64	158
	10 años	98.533	-0.682	0.64	133

N: número de muestras analizadas.

Distribución vertical de la biomasa de las raíces

La biomasa de raíces finas, en el incremento 0 cm a 90 cm del suelo, fue significativamente mayor ($p < 0.05$) en el bosque de 10 años ($6.9 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 0.2 \text{ Mg ha}^{-1}$) que en los bosques de 20 años y 40 años ($3.9 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 1.0 \text{ Mg ha}^{-1}$ y $3.9 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 0.3 \text{ Mg ha}^{-1}$, respectivamente). La biomasa de raíces finas se encontró concentrada en las capas superiores del perfil y disminuyó con la profundidad del suelo (Fig. 2). En la profundidad 0 cm a 15 cm del suelo de los bosques de 40 años, 20 años y 10 años se concentró 58.3%, 49.0% y 49.1% del total de estas, y en los primeros 30 cm la proporción fue de 80.9%, 69.7% y 79.8% del total, respectivamente.

La biomasa total asociada a las raíces gruesas y medias presentes en la capa del suelo de 0 cm a 90 cm no presentó diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los bosques con edades de 10 años, 20 años y 40 años. Se observó, sin embargo, una ligera tendencia a aumentar conforme la edad del bosque era mayor. En los bosques de 10 años y

40 años esta alcanzó a $29.8 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 5.6 \text{ Mg ha}^{-1}$ y $36.2 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 6.4 \text{ Mg ha}^{-1}$, respectivamente. El patrón de disminución de esta variable con la profundidad fue irregular, como se muestra en la figura 2b. En el bosque de 40 años se observó un decremento pronunciado en los primeros 45 cm, para luego presentar un incremento en la capa de 45 cm a 60 cm y posteriormente volver a disminuir. La biomasa de las raíces de este tamaño en el bosque de 20 años fue similar en las dos primeras capas (0 cm a 15 cm y 15 cm a 30 cm), para luego disminuir en las capas de 30 cm a 60 cm, con pequeñas variaciones entre 60 cm a 90 cm. En el bosque de menor edad, la biomasa de raíces de este grupo fue mayor en la capa de 15 cm a 30 cm que en la de 0 cm a 15 cm, para decrecer considerablemente en la capa de 30 cm a 45 cm de profundidad, moderando el decremento en las siguientes capas de 45 cm a 90 cm.

La proporción de la biomasa de las raíces gruesas y medias en los primeros 15 cm, en contraste con la biomasa de las raíces finas, estuvo por debajo de 40% en los bos-



ques de 40 años, 20 años y 10 años (38.1%, 33.8% y 32.4%, respectivamente). En los primeros 30 cm, los bosques más jóvenes (20 años y 10 años) concentraron 76.2% y 76.6% de esas, respectivamente, valor que contrastó con el bosque de 40 años, que concentró 54.6% del total de la biomasa de raíces gruesas y medias en esa profundidad.

Los modelos exponenciales ajustados para representar la distribución vertical de la biomasa de las raíces finas presentaron una tendencia similar en los bosques de las tres edades con valores del parámetro estadístico “*a*” que decrecían conforme aumentaba la edad del bosque. Los valores de los parámetros “*a*” y “*b*” se presentan en la tabla 2. Los coeficientes de determinación (R^2) del modelo de regresión de las raíces finas fueron 0.46, 0.32 y 0.58 para los bosques de 40 años, 20 años y 10 años, respectivamente. Dichos coeficientes de determinación se explican por la variabilidad de las raíces finas en el perfil del suelo

en cada bosque, la cual fue mayor para el bosque de 20 años, y por la probabilidad de pérdida de estas en el proceso de separación.

La tendencia la biomasa de raíces gruesas y medias representada por el modelo de ajuste fue similar al de las raíces finas, pero con diferencias considerables en el parámetro “*a*”. El menor valor de “*a*” se obtuvo en el bosque de 20 años, y el mayor, en el de 10 años (Tabla 2). El parámetro “*b*”, por su parte, fue mayor en el bosque de mayor edad y el menor en el de 20 años. Los valores del coeficiente de determinación (R^2) para raíces gruesas y medias fueron de 0.37, 0.62 y 0.61 en los bosques de 40 años, 20 años y 10 años, respectivamente. Los valores bajos del coeficiente de determinación (R^2), al igual que lo ocurrido con la biomasa de las raíces finas, se explican por la variabilidad dentro de cada condición del bosque, y fue mayor para el bosque de 40 años.

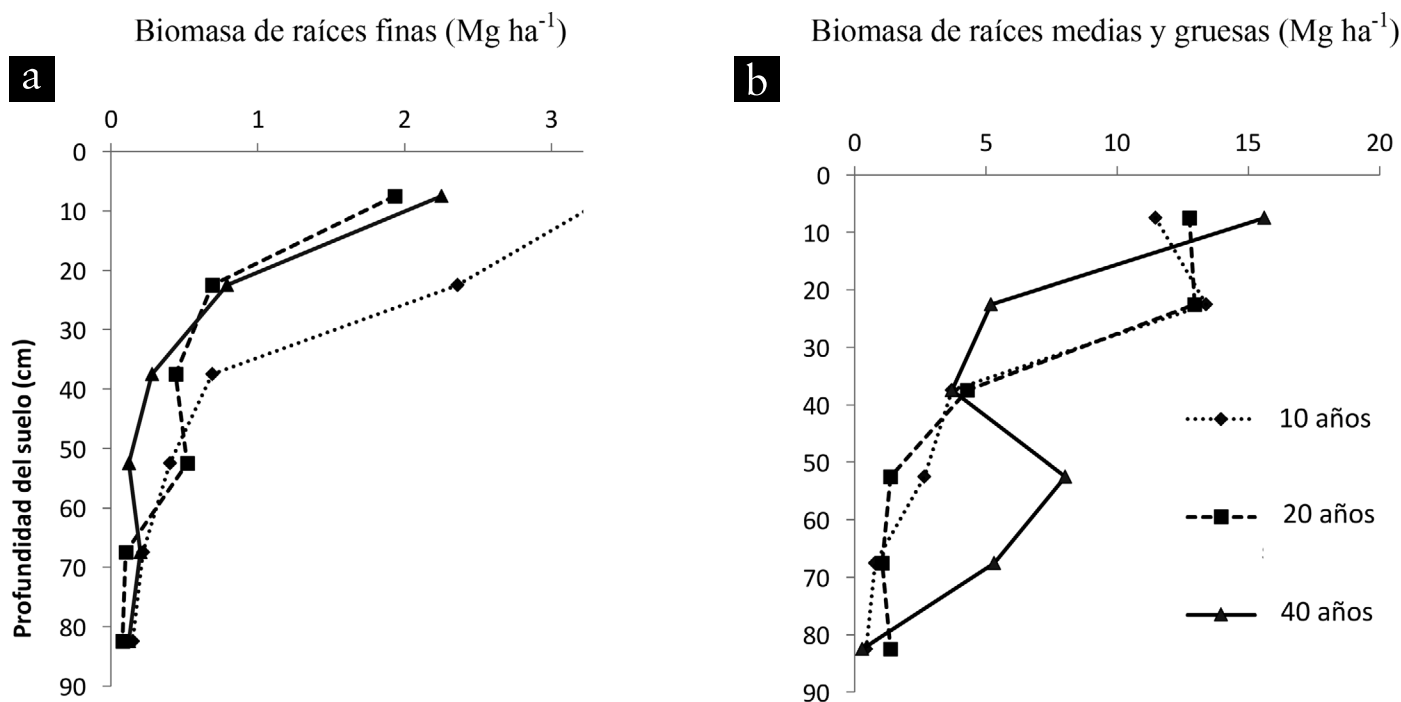


FIGURA 2. Distribución vertical de las raíces finas, medias y gruesas en las tres diferentes condiciones de edad del bosque de encino en Morelos, México.

TABLA 2. Modelo exponencial para la biomasa de las raíces ($Y = aX^b$) en las tres condiciones de edad del bosque de encino de la Sierra de Huautla, Morelos, México.

<i>Biomasa de las raíces</i> <i>Mg ha⁻¹</i>	<i>Edad del bosque</i>	<i>Parámetros estadísticos</i>			
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R²</i>	<i>N</i>
Raíces finas	40 años	51.939	-1.658	0.46	139
	20 años	57.789	-1.784	0.32	158
	10 años	65.053	-1.431	0.58	133
Raíces medias y gruesas	40 años	125.16	-1.071	0.37	16
	20 años	49.717	-1.269	0.62	18
	10 años	171.84	-1.119	0.61	12

N: número de muestras analizadas.

Relación de la biomasa de las raíces finas, medias y gruesas con parámetros del suelo

La relación de la biomasa de las raíces finas con la densidad aparente mostró una correspondencia inversa; la ordenada al origen y la pendiente tuvieron alto nivel de significancia ($p < 0.001$) en el caso de todos los bosques, independientemente de la edad de estos, aunque los valores del coeficiente de determinación (R^2) fueron menores de 0.4 (Tabla 3). Estos bajos valores son consecuencia de la gran dispersión de los datos, un fenómeno común en estudios con raíces. La biomasa de las raíces finas mostró una relación positiva con el COS; las pendientes de los modelos tuvieron altos niveles de significancia, independientemente de la edad de los bosques ($p < 0.001$). Sin embargo, el valor de la ordenada al origen de los modelos solo presentó diferencias significativas ($p < 0.05$) en el caso de los bosques de 10 años y 20 años; los coeficientes de determinación (R^2) fueron bajos (0.4-0.5).

La biomasa de las raíces gruesas y medias también se asoció inversamente con la densidad aparente, las inter-

secciones de los modelos con la ordenada al origen tuvieron diferencias significativas ($p < 0.05$). Cuando se estableció la relación de estas con la pendiente se observó que las diferencias eran significativas ($p < 0.05$) solo en el caso de los más jóvenes. Como ocurrió con las raíces finas, los coeficientes de determinación (R^2) fueron bajos, por la dispersión natural de los datos registrados. Al relacionar la biomasa de las raíces gruesas y medias con el COS, la ordenada al origen de los modelos fue estadísticamente igual y la pendiente presentó diferencias significativas ($p < 0.05$), solo en el caso de los bosques de 40 años y 20 años, pero los coeficientes de determinación (R^2) fueron bajos.

Los modelos que resultaron de asociar el porcentaje de COS con la densidad aparente mostraron un vínculo negativo entre estas dos variables y tanto la ordenada al origen como la pendiente mostraron diferencias altamente significativas ($p < 0.001$), en tanto que los coeficientes de determinación (R^2) tuvieron valores mayores de 0.60 en las tres edades estudiadas.



TABLA 3. Modelos lineales para la relación de la biomasa de las raíces con la densidad aparente (Da), contenido de COS (%) y la relación de la Da con el contenido del COS (%) en las tres condiciones de edad del bosque de encino de la Sierra de Huautla, Morelos, México.

Modelo	Edad del Bosque	Parámetros estadísticos					
		β_0	p	β_1	p	R^2	Gl
BRF vs Da	40 años	4.179	<0.001	-2.948	<0.001	0.24	138
	20 años	3.835	< 0.001	-2.606	< 0.001	0.33	157
	10 años	6.307	< 0.001	-3.936	< 0.001	0.36	132
BRF vs COS	40 años	-0.069	0.630	0.0606	< 0.001	0.31	138
	20 años	-0.217	0.037	0.082	< 0.001	0.37	157
	10 años	-0.364	0.041	0.134	< 0.001	0.50	132
BRMG vs Da	40 años	30.85	0.022	-20.36	0.061	0.23	15
	20 años	38.556	< 0.001	-26.232	0.001	0.48	17
	10 años	28.587	0.007	-16.765	0.029	0.39	11
BRMG vs COS	40 años	0.47	0.867	0.496	0.010	0.39	15
	20 años	-0.965	0.672	0.695	0.002	0.45	17
	10 años	2.182	0.556	0.3837	0.130	0.21	11
Da vs COS	40 años	1.318	< 0.001	-0.167	< 0.001	0.61	138
	20 años	1.401	< 0.001	-0.253	< 0.001	0.65	157
	10 años	1.504	< 0.001	-0.303	< 0.001	0.72	132

BRF: Biomasa de raíces finas; BRMG: Biomasa de raíces medias y gruesa; Da: Densidad aparente del suelo; COS: Carbono orgánico del suelo; β_0 : Ordenada al origen;

β_1 : Pendiente; p : valor de p para las diferencias significativas; Gl; grados de libertad.

DISCUSIÓN

Densidad aparente del suelo y carbono orgánico del suelo

Como se indicó en los resultados, la densidad aparente del suelo incrementó con la profundidad y se relacionó inversamente con la cantidad del COS y con la biomasa de raíces. Dicho incremento es un patrón común en los

ecosistemas forestales, ya que a mayor profundidad disminuye la formación de agregados asociados a la materia orgánica (Huntington, Johnson, Johnson, Siccama y Ryan, 1989). También disminuye la bioturbación provocada por animales (pequeños mamíferos, lombrices de tierra, etc.) y el desarrollo de raíces (Paz y Etchevers, 2016). Contrariamente, aumenta la presión estática en la profundidad del perfil, lo que conlleva a una disminución del

espacio poroso y al incremento de la densidad aparente (Don, Schumacher, Scherer, Scholten y Schulze, 2007). Generalmente, a mayor profundidad se tiene un menor desarrollo del suelo por los agentes del intemperismo, y por ello, una mayor densidad aparente (Lal y Kimble, 2001).

Para medir los almacenes de COS se precisa estimar la concentración de COS y la densidad aparente. La concentración de COS se relaciona con los procesos bióticos, tales como producción de biomasa, descomposición, deposición de residuos vegetales en la superficie del suelo y aporte al suelo de residuos cuando mueren las raíces (Don *et al.*, 2007; Goberna, Sánchez, Pascual y García, 2006) que van disminuyendo con la profundidad. Consecuentemente, la concentración de COS decrece con el incremento de la profundidad, tal como se observó en los bosques de encino con edades de 10 años a 40 años. Tal disminución es de carácter exponencial. Aunque el tipo de vegetación, clima y textura del suelo son los principales controles regionales de la cantidad total de COS, su distribución vertical está asociada principalmente con el efecto de la vegetación (Jobbágy y Jackson, 2000). La producción de materia orgánica por las plantas y la descomposición de sus residuos determinan las adiciones de C al suelo, pero la distribución aérea y subterránea de la biomasa influye en la distribución relativa del COS en el perfil (Cairns, Brown, Helmer y Baumgardner, 1997).

En el presente estudio, la cantidad de COS fue considerablemente menor al promedio de 174 Mg ha⁻¹ que observaron Jobbágy y Jackson (2000) para bosques templados caducifolios del mundo. Esta diferencia puede explicarse por la dinámica del aporte de C, que es función de la tasa de adición de los residuos orgánicos y de su mineralización, producto a su vez de las interacciones de la planta con las condiciones ambientales. Como el estrés hídrico en la zona no es severo, y los árboles solo pierden una proporción de las hojas, la entrada de C al sistema no es abundante, en tanto que la actividad de los microorganismos descomponedores de la materia orgánica puede continuar por periodos prolongados. Lo anterior aunado a las condiciones de temperatura media (superiores a los

17 °C en todo el año) hace que la descomposición de la materia orgánica sea de moderada a elevada (Jobbágy y Jackson, 2000), dejando pocos residuos transformados en el suelo. Un aspecto poco estudiado es la influencia de la composición bioquímica de las hojas en las tasas de descomposición, como lo hicieron Jasso y colaboradores (2020).

El bosque de mayor edad presentó los mayores contenidos de COS y las gradientes más pronunciadas de disminución de este con la profundidad. La proporción de COS presente en los primeros 30 cm, en los tres bosques de encino estudiados, fue de 60% del total del perfil, cercana a la obtenida por Jobbágy y Jackson (2000) para bosques templados caducifolios. Ello se explica porque residuos vegetales frescos y exudados del sistema denso de raíces y también de los residuos de las raíces finas que mueren cada año, proveen de C fresco a la capa superior del suelo (Goberna *et al.*, 2006). La diferencia en la cantidad de residuos entre los bosques se explica porque a medida que aumenta la edad estos disminuyen. Por ejemplo, en el bosque de 40 años, donde hay mayor densidad del dosel, es más cerrado, hay pocas herbáceas en el sotobosque y menor biomasa de raíces finas. La mayor contribución de materia orgánica al suelo proviene de hojas y material leñoso que cae de los árboles y se acumula y luego parte de este es descompuesto en la superficie del suelo. Otra parte es transformada por la mesofauna e incorporada al suelo, principalmente en las capas superficiales, y ahí descompuesta por los microorganismos. En contraste, el bosque de 10 años tiene un dosel más abierto, y aunque su aporte de hojas es menor, presenta abundancia de herbáceas y mayor cantidad de biomasa de raíces finas, cuya descomposición contribuye a la acumulación de la materia orgánica en el suelo a mayor profundidad (Fig. 1 b).

Para caracterizar matemáticamente la distribución del COS con la profundidad del suelo, algunos investigadores agrupan sus mediciones en incrementos fijos de profundidad (Omonode y Vyn, 2006; Slobodian, Van Rees y Pennock, 2002), mientras otros ajustan funciones continuas, siendo la exponencial la más usada (Bernoux, Arrouays, Cerri y Bourennane, 1998; Meersmans *et al.*,



2009; Sleutel, De Neve y Hofman, 2003). En otros estudios, la distribución del COS con la profundidad es descrita por funciones logarítmicas (Jobbágy y Jackson, 2000) o polinomiales (Arrouays y Péliissier, 1994). En este estudio se seleccionó la función exponencial por generar los coeficientes de determinación mayores.

Biomasa de raíces finas, medias y gruesas

La cantidad de biomasa de raíces finas varía en función de las características estructurales del bosque como son: especies, edad, densidad, área basal de los árboles, propiedades del suelo y factores ambientales como temperatura, precipitación, localización geográfica y elevación (Cairns *et al.*, 1997; Chen, Eamus y Hutley, 2004; Finér *et al.*, 2011; Leuschner y Hertel, 2002). La biomasa de raíces finas recuperada en este estudio es similar a la documentada para bosques de *Quercus* spp. Por ejemplo, Claus y George (2005) extrajeron en un sitio en el norte de Italia de 2.17 Mg ha⁻¹ a 3.98 Mg ha⁻¹, mientras que Joslin y Henderson (1987) reportaron haber recolectado 2.98 Mg ha⁻¹ en un rodal de *Quercus* en Missouri (Finér *et al.*, 2011) entre 3.6 Mg ha⁻¹ y 4.8 Mg ha⁻¹ en bosques templados de hoja ancha y de 4.1 Mg ha⁻¹ a 4.8 Mg ha⁻¹ en especies tropicales de hojas anchas. En general, en el sitio de estudio las condiciones de fertilidad del suelo y disponibilidad de humedad se consideró que eran adecuadas. Se ha observado (Finér *et al.*, 2011; Helmisaari, Derome, Nöjd y Kukkola, 2007) que la biomasa de raíces finas es menor cuando la disponibilidad de nutrientes es alta, pero que aumenta cuando la disponibilidad de agua es mayor (Meier y Leuschner, 2008; Powers, Treseder y Lerda, 2005).

A medida que la edad del bosque era mayor, la cantidad de biomasa de raíces finas iba siguiendo el patrón descrito por Claus y George (2005), quienes registraron un rápido incremento en estas al inicio de la regeneración del bosque o plantación, alcanzando un valor máximo cuando se cierra el dosel, seguido de un decremento durante la etapa de maduración, llegando a un equilibrio al alcanzar esta última. Estudios conducidos en diferentes ecosistemas forestales confirman el patrón arriba seña-

lado (Bouillet *et al.*, 2002; Claus y George, 2005; Mund, Kummetz, Hein, Bauer y Schulze, 2002). Todas estas observaciones sugieren que existe una relación entre la biomasa de raíces finas y la producción de biomasa aérea, y de esta con el desarrollo del área foliar, que, si bien no se midió, se observó que incrementaba con la edad de los árboles.

La distribución vertical de las raíces finas registrada en este estudio coincide con el patrón identificado: esto es, mayor abundancia en las capas superficiales y decrecimiento con el incremento en la profundidad, como lo han informado la mayoría de quienes investigan este tema (Chen, Han, Wang y Wang, 2006; Claus y George, 2005; Fujimaki, Tateno, Hirobe, Tokuchi y Takeda, 2004; Hodge, 2004; Schenk y Jackson, 2005). El porcentaje de las raíces finas en los primeros 30 cm, con respecto al total en los 90 cm estudiados, fue aproximadamente 70%, valor consistente con los publicados en otros trabajos (Chen *et al.*, 2004; Yanai, Park y Hamburg, 2006).

Schenk y Jackson (2002) señalan en su revisión que, en promedio, 95% de las raíces finas se encuentran en los primeros 58 cm en un bosque boreal, entre 91 cm y 94 cm en un bosque tropical y entre 104 cm y 121 cm en un bosque templado. Mientras que 50% de ellas se ubicaría en los intervalos 0 cm - 12 cm, 21 cm - 23 cm y 14 cm - 16 cm, de los bosques anteriormente señalados, respectivamente. En el presente estudio, conducido en un bosque de *Quercus*, ubicado en una zona subtropical con clima semicálido, se encontró que la proporción de la biomasa de raíces finas en los primeros 30 cm del suelo, fue 80.9%, 69.7% y 79.8% para los bosques de 40 años, 20 años y 10 años, respectivamente, valor cercano a los arriba señalados.

De acuerdo con lo estimado por Jackson *et al.* (1996), la distribución de las raíces, incluidas las gruesas, medias y finas, en promedio global para todos los ecosistemas forestales es de aproximadamente 30%, 50% y 75% de raíces en los primeros 10 cm, 20 cm, y 40 cm, respectivamente. En el presente estudio se encontraron valores congruentes con los anteriores, ya que en los primeros 15 cm del bosque de *Quercus* de 40 años, 20 años y 10 años de edad se estimó que había 41.9%, 37.5% y 39.6% de las raíces finas, y que

en los primeros 30 cm la proporción de todo tipo de raíces fue de 56.9%, 75.5% y 77.2%, respectivamente.

Varios estudios (Fujimaki *et al.*, 2004; Hodge, 2004) han mostrado que la distribución de las raíces finas en el perfil del suelo está relacionada con las características físicas y químicas de este. El rol que desempeñan las raíces finas en la absorción de nutrientes y agua es que una menor proporción de estas en el suelo se asocia, en la mayoría de los ecosistemas forestales, con baja fertilidad, materia orgánica y abastecimiento de N (Chen *et al.*, 2004; Claus y George, 2005). La cantidad de raíces finas presentan cambios temporales en el primer metro de espesor del suelo, asociados a la disponibilidad de humedad; los cambios son extremos en el caso de las raíces finas, particularmente durante el inicio de la estación seca, pero ocurre un repunte muy marcado al inicio de la estación húmeda (Chen *et al.*, 2004; Janos, Scott y Bowman, 2008). El muestreo de raíces en este estudio se realizó en la estación húmeda (julio-agosto), por lo que se espera que los valores estimados de biomasa de las raíces están cercanos al valor máximo, dado que las lluvias se habían establecido 5 a 6 semanas antes del muestreo.

Varios estudios documentan que la biomasa de las raíces gruesas y medias tiene una correlación cercana con el diámetro de los tallos de los árboles (Finér *et al.*, 2011; Vadeboncoeur, Hamburg y Yanai, 2007; Yanai *et al.*, 2006); en nuestro estudio se presentó dicha tendencia, pero no hubo diferencia significativa entre los bosques con diferente edad.

Relación entre la biomasa de las raíces y los parámetros del suelo

En los bosques de *Quercus* de 40 años, 20 años y 10 años, las raíces finas se distribuyeron más someramente que el COS, con porcentajes con respecto al total del perfil, en los primeros 15 cm, de 58.3%, 49.0% y 49.1%, respectivamente, en tanto que el porcentaje del total del COS en esa capa fue 39.7%, 37.7% y 36.6%, respectivamente. En los primeros 30 cm los porcentajes de raíces finas fueron 78.8%, 66.5% y 83.1% y los de COS 62.5%, 59.8% y 56.3% en los bosques de la edad indicada, respectiva-

mente. Este patrón de distribución vertical de las raíces finas ha sido descrito en varios trabajos atribuyéndosele el decremento del COS con la profundidad (Daly *et al.*, 2000; Trumbore, 2000). Los cambios en la calidad de los tejidos de las raíces con la profundidad, asociado a las estructuras radicales leñosas que se encuentran en las capas más profundas, así como la menor concentración de nutrientes en estas últimas, pueden contribuir al patrón observado (Gordon y Jackson, 2000). Fontaine *et al.* (2007) estipulan que la principal causa de las tasas reducidas de descomposición en las capas más profundas de este es la falta de C orgánico fresco que restringe la disponibilidad de energía para los microorganismos.

Además del decremento de la biomasa de las raíces finas con la profundidad del suelo, la relación inversa de estas con la densidad aparente se asocia al aumento de la resistencia del suelo con el aumento de esta con la profundidad (Bingham y Bengough, 2003). En estas condiciones, la elongación y la masa de las raíces finas decrecen al incrementarse la resistencia del suelo (Zhou y Shangguan, 2007).

La densidad aparente se correlacionó negativamente con el COS, coincidiendo con los resultados obtenidos por otros investigadores (Crowe, McClean y Cresser, 2006; Don *et al.*, 2007). La ordenada al origen y la pendiente de los modelos ajustados fueron significativamente diferentes, lo que indica que hay una relación de la edad de los bosques con la cantidad de COS acumulada en el suelo. Los coeficientes de determinación de estas relaciones fueron mayores a 0.60, lo cual es coincidente lo señalado por trabajos que relacionan la densidad aparente el COS (Crowe *et al.*, 2006; Don *et al.*, 2007).

CONCLUSIONES

La concentración de carbono orgánico del suelo (COS) y los almacenes de dicho elemento presentaron un patrón de distribución con tendencia decreciente al aumentar la profundidad del suelo en los tres estados sucesionales (10 años, 20 años y 40 años) de un bosque predominante de *Quercus*. El patrón de cambio de la densidad aparente con la profundidad del perfil indica que esta característica



incrementa con la profundidad en ese suelo boscoso. Más de la mitad del carbono almacenado en el suelo (0 cm a 90 cm) se encontró en los primeros 30 cm de este, independientemente de edad del bosque. La biomasa de raíces finas disminuyó de manera exponencial con la profundidad, mientras que la biomasa de las raíces medias y gruesas tuvo un patrón irregular. En las tres condiciones del bosque la biomasa de las raíces finas, medias y gruesas se correlacionó más estrechamente con la densidad aparente que con el carbono acumulado en el suelo. El contenido de COS se relacionó linealmente con la densidad aparente del suelo.

REFERENCIAS

- Arrouays, D., & Péliissier, P. (1994). Modeling carbon storage profiles in temperate forest humic loamy soils of France. *Soil Science*, 157, 185-192.
- Bandaranayake, W., Qian, Y. L., Parton, W. J., Ojima, D. S., & Follett, R. F. (2003). Estimation of soil organic carbon changes in Turfgrass systems using the CENTURY Model. *Agronomy Journal*, 95(3), 558-563. doi: 10.2134/agronj2003.5580
- Beets, P. N., Oliver, G.R., & Clinton, P.W. (2002). Soil carbon protection in podocarp/hardwood forest, and the effects of conversion to pasture and exotic pine forest. *Environmental Pollution*, 166, 563-573. doi: 10.1016/S0269-7491(01)00248-2
- Bernoux, M., Arrouays, D., Cerri, C., & Bourennane, H. (1998). Modeling vertical distribution of carbon in oxisols of the western Brazilian Amazon (Rondonia). *Soil Science*, 163(12), 941-951.
- Bingham, I. J., & Bengough, A. G. (2003). Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. *Plant and Soil*, 250, 273-282. doi: 10.1023/A:1022891519039
- Bouillet, J. P., Laclau, J. P., Arnaud, M., M'Bou, A. T., Saint-André, L., & Jourdan, C. (2002). Changes with age in the spatial distribution of roots of *Eucalyptus* clone in Congo: Impact on water and nutrient uptake. *Forest Ecology and Management*, 171(1-2), 43-57. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00460-7
- Cairns, M. A., Brown, S., Helmer, E. H., & Baumgardner, G. A. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111, 1-11. doi:10.1007/s004420050201
- Challenger, A. (1998). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Conabio. 847pp.
- Chen, X., Eamus, D., & Hutley, L. B. (2004). Seasonal patterns of fine-root productivity and turnover in a tropical savanna of northern Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 221-224. doi: 10.1017/S0266467403001135
- Cheng, Y., Han, Y., Wang, Q., & Wang, Z. (2006). Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length and soil resource availability in a *Larix gmelinii* plantation. *Frontiers of Biology in China*, 1(3), 310-317. doi: 10.1007/s11515-006-0039-2
- Claus, A., & George, E. (2005). Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7), 1617-1625. doi: 10.1139/x05-079
- Crowe, A. M., McClean, C. J., & Cresser, M. S. (2006). An application of genetic algorithms to the robust estimation of soil organic and mineral fraction densities. *Environmental Modelling & Software*, 21(10), 1503-1507. doi: 10.1016/j.envsoft.2006.03.001
- Daly, C., Bachelet, D., Lenihan, J. M., Neilson, R. P., Parton, W., & Ojima, D. (2000). Dynamic simulation of tree-grass interactions for global change studies. *Ecological Applications*, 10(2), 449-469. doi: 10.1890/1051-0761(2000)010[0449:DSOTGI]2.0.CO;2
- Don, A., Schumacher, J., Scherer L., M., Scholten, T., & Schulze, E. D. (2007). Spatial and vertical variation of soil carbon at two grassland sites-Implications for measuring soil carbon stocks. *Geoderma*, 141(3-4), 272-282. doi: 10.1016/j.geoderma.2007.06.003
- Etchevers, J. D., Monreal, B. C., Hidalgo, C., Acosta, M., Padilla, J., & López, R. M. (2005). Manual para la determinación de carbono en la parte aérea y subterránea de sistemas de producción en laderas. Colegio de postgraduados, Montecillo, México. 29 pp

- Finér, L., Ohashi, M., Noguchi, K., & Hirano, Y. (2011). Factors causing variation in fine root biomass in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 261(2), 265–277. doi: 10.1016/j.foreco.2010.10.016
- Fontaine, S., Barot, S., Barré, P., Bdioui, N., Mary, B., & Rumpel, C. (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 450, 277–280. doi: 10.1038/nature06275
- Fujimaki, R., Tateno, R., Hirobe, M., Tokuchi, N., & Takeda, H. (2004). Fine root mass in relation to soil N supply in a cool temperate forest. *Ecological Research*, 19(5), 559–562. doi: 10.1111/j.1440-1703.2004.00669.x
- Gal, A., Vyn, T.J., Micheli, E., Kladivko, E.J., & McFee, W.W. (2007). Soil carbon and nitrogen accumulation with long-term no-till versus moldboard plowing overestimated with tilled-zone sampling depths. *Soil & Tillage Research*, 96(1-2), 42–51. doi: 10.1016/j.still.2007.02.007
- Gill, R. A., & Jackson, R. B. (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist Foundation*, 147(1), 13–31. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00681.x
- Goberna., M., Sánchez, J, Pascual, J. A., & García, C. (2006). Surface and subsurface organic carbon, microbial biomass and activity in a forest soil sequence. *Soil Biology & Biochemistry*, 38(8), 2233–2243. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.02.003
- Gómez, J. D. (2008). Determinación de los almacenes de carbono en los compartimentos aéreo y subterráneo de dos tipos de vegetación en la reserva de la biosfera “Sierra de Huautla”, Morelos, México. PhD Thesis, Colegio de Postgraduados, Montecillos, México. 194 pp.
- Gordon, W. S., & Jackson, R. B. (2000). Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology*, 81(1), 275–280. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[0275:NCIFR]2.0.CO;2
- Grace, J. (2004). Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology*, 92(2), 189–202. doi: 10.1111/j.0022-0477.2004.00874.x
- Helmisaari, H. S., Derome, J., Nöjd, P., & Kukkola, M. (2007). Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. *Tree Physiology*, 27(10), 1493–1504. doi: 10.1093/treephys/27.10.1493
- Hodge, A. (2004). The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol*, 162, 9–24. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x
- Huntington T. G., Johnson, C. E. Johnson, A. H., Siccama, T. G., Ryan, D. F. (1989). Relationship between soil organic carbon and bulk density relationships in a forested spodosol. *Soil Science*, 148, 380–386.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., & Schulze, E. D. (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108, 389–411. doi: 10.1007/BF00333714
- Janos, D. P., Scott, J., & Bowman, D. M. (2008). Temporal and spatial variation of fine roots in a northern Australian *Eucalyptus tetrodonta* savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 177–188. doi: 10.1017/S0266467408004860
- Janzen, H., (2004). Carbon cycling in earth systems: a soil science perspective. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 104(3), 399–417. doi: 10.1016/j.agee.2004.01.040
- Jasso F. I., Galicia, L., Chávez-Vergara, B., Merino, A., Tapia-Torres, Y., & García-Oliva, F. (2020). Soil organic matter dynamics and microbial metabolism along an altitudinal gradient in Highland tropical forest. *Science of the Total Environment*, 741, 140143. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.140143
- Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications* 10(2), 423–436. doi: 10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOS0]2.0.CO;2
- Joslin, J. D., & Henderson, G. S. (1987). Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *Forest Science*, 33(2), 330–346. doi: 10.1093/forestscience/33.2.330
- Lal, R., & Kimble, J. M. (2001). Importance of soil bulk density and methods of its importance. In: Lal, R., Kimble, J. M., Follett, R. F., Stewart, B. A. (Eds.), *Assessment methods for soil carbon*. Lewis Publishers, London, pp. 31–44.
- Leuschner, C., & Hertel, D. (2002). Fine root biomass of temperate forests in relation to soil acidity and fertility, climate, age and species. In: Esser K., Lüttge U., Beyschlag W., Hellwig F. (eds). *Progress in Botany*, 64, (pp. 40–438).



- Springer, Berlin, Heidelberg. doi: 10.1007/978-3-642-55819-1_16
- Meier, I. C., & Leuschner, C. (2008). Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, 14(9), 2081-2095. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01634.x
- Meersmans, J., van Wesemael, B., De Ridder, F., & Van Molle, M. (2009). Modelling the three-dimensional spatial distribution of soil organic carbon (SOC) at the regional scale (Flanders, Belgium), *Geoderma*, 152(1-2), 43-52. doi: 10.1016/j.geoderma.2009.05.015
- Mund, M., Kummerow, E., Hein, M., Bauer, G. A., & Schulze, E. D. (2002). Growth and carbon stock of a spruce forest chronosequence in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 171(3), 275-296. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00788-5
- Oliver, G. R., Beets, P. N., Garrett, L. G., Pearce, S. H., Kimberley, M. O., Ford-Robertson, J. B., & Robertson, K. A. (2004). Variation in soil carbon in pine plantations and implications for monitoring soil carbon stocks in relation to land-use change and forest site management in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 203(1-3), 283-295. doi: 10.1016/j.foreco.2004.07.045
- Omonode, R. A., & Vyn, T. J. (2006). Vertical distribution of soil organic carbon and nitrogen under warm-season native grasses relative to croplands in west-central Indiana, USA. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 117(2-3), 159-170. doi: 10.1016/j.agee.2006.03.031
- Pattison, A. B., Moody, P. W., Badcock, K. A., Smith, L. J., Armour, J. A., Rasiyah, V., Cobon, J. A., Gulino, L.-M., & Mayer, R. (2008). Development of key soil health indicators for the Australian banana industry. *Applied Soil Ecology*, 40(1), 155-164. doi: 10.1016/j.apsoil.2008.04.002
- Paustian, K., Lehmann, J., Ogle, S., Reay, D., Robertson, P., & Smith, P. (2016). Climate-smart soils. *Nature*, 532, 49-57. doi: 10.1038/nature17174. <https://doi.org/10.1038/nature17174>
- Paz, F. y Etchevers, J. (2016). Distribución a profundidad del carbono orgánico en los suelos de México. *Terra Latinoamericana*, 34(3), 339-355.
- Powers, J. S., Treseder, K. K., & Lerdau, M. T. (2005). Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four neotropical rain forests: patterns across large geographic distances. *New Phytologist*, 165(3), 913-921. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01279.x
- SAS. (2004). Statistical Analysis System, Version 9. SAS Institute, Cary, NC
- Schenk, H. J., & Jackson, R. B. (2002). The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 72(3), 311-328. doi: 10.1890/0012-9615(2002)072[0311:TGBOR]2.0.CO;2
- Schenk, H. J., & Jackson, R. B. (2005). Mapping the global distribution of deep roots in relation to climate and soil characteristics. *Geoderma*, 126(1-2), 129-140. doi: 10.1016/j.geoderma.2004.11.018
- Sleutel, S., De Neve, S., & Hofman, G. (2003). Estimates of carbon stock changes in Belgian cropland. *Soil Use and Management*, 19(2), 166-171. doi: 10.1111/j.1475-2743.2003.tb00299.x
- Slobodian, N., Van Rees, K., & Pennock, D. (2002). Cultivation-induced effects on belowground biomass and organic carbon. *Soil Science Society of America Journal* 66 (3), 924-930. doi: 10.2136/sssaj2002.9240
- Trumbore, S. (2000). Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications*, 10(2), 399-411. doi: 10.1890/1051-0761(2000)010[0399:AOSOMA]2.0.CO;2
- Vadeboncoeur, M. V., Hamburg, S. P., & Yanai, R. D. (2007). Validation and refinement of allometric equations for roots of northern hardwoods. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1-7. doi: 10.1139/X07-032
- Yanai, R. D., Park, B. B., & Hamburg, S. P. (2006). The vertical and horizontal distribution of roots in northern hardwood stands of varying age. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(2), 450-459. doi: 10.1139/x05-254
- Zhou, Z., & Shangguan, Z. (2007). Vertical distribution of fine root in relation to soil factors in *Pinus tabulaeformis* Carr. forest of the Loess Plateau of China. *Plant and Soil*, 291, 119-129. doi: 10.1007/s11104-006-9179-z

Manuscrito recibido el 17 de septiembre de 2020

Aceptado el 25 de junio de 2021

Publicado el 02 de diciembre de 2021

Este documento se debe citar como:

Gómez, J. D., Etchevers, J. D., Monterroso, A. I., Campo, J., Paustian, K., & Asensio, C. (2021). Carbono orgánico del suelo y su relación con la biomasa radical de *Quercus* sp. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742445. doi: 10.21829/myb.2021.2742445



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.



Un modelo alométrico pantropical global y local

A global and local allometric pantropical model

Fernando Paz-Pellat*

¹ GRENASER, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Montecillo, Estado de México, México. * Autor de correspondencia: ferpazpel@gmail.com

RESUMEN

El desarrollo de modelos alométricos generalizados que permitan realizar estimaciones comparables con modelos locales, es un gran reto para la realización de estimaciones de la biomasa aérea en los bosques tropicales. Las estimaciones de los modelos alométricos parametrizados en el espacio logarítmico (transformación a formato logarítmico) minimizando el error cuadrático de estimación requieren de la estimación de factores de corrección para la transformación inversa al espacio aritmético. Adicionalmente, si el objetivo es la minimización de sesgos (error relativo medio, ERM y error absoluto medio, EAM), entonces se puede minimizar el error absoluto de estimación. En este trabajo se usaron modelos alométricos clásicos, basados en la relación entre la biomasa (B) y el diámetro normal (D), altura total (H) y densidad de la madera (ρ), para revisar las relaciones entre sus parámetros. Para analizar las relaciones alométricas planteadas se utilizó una base de datos pública pantropical (4004 datos, 58 sitios de muestreo). Los análisis mostraron que para modelos globales (todos los sitios) y locales (cada sitio) el modelo de regresión lineal de la relación B versus $\rho D^2 H$ resultó en el mejor modelo (métrica de la raíz del error cuadrático medio o RECM), por ello fue usado como estándar de referencia. Los modelos parametrizados en el espacio logarítmico para las estimaciones globales resultaron con errores de estimación mayores al modelo $B = a_{v0} (D^2 H)$ con a_{v0} como función lineal con ρ . La estimación de a_{v0} fue realizada minimizando el error absoluto, resultando en los menores errores de sesgos de estimación (EAR y EAM), con valores del RECM comparables al proceso de minimización del error cuadrático. Para las estimaciones locales, usando modelos alométricos a nivel de sitio, se utilizó el modelo con solo a_{v0} (minimización del error absoluto) y cambiando el factor de corrección del estimador simple al de razones, resultando en un modelo de predicción con error de estimación comparables al de las regresiones no lineales y superando los modelos de alometría clásicos. Dado que no se cuenta con información de la biomasa aérea en los inventarios forestales normales, la estimación del factor de corrección de razones fue parametrizado en forma empírica por un proceso de regresión lineal multivariada de datos medidos en campo con resultados comparables a contar con mediciones de campo de la biomasa aérea.

PALABRAS CLAVE: alometría condicionada a campo, densidad de madera, errores de estimación, factores de corrección, minimización del error absoluto.

ABSTRACT

The development of generalized allometric models that allow estimations that are comparable with local models is a great challenge for estimating aerial biomass in tropical forests. The estimates of the parametrized allometric models in the logarithmic space (transformation to logarithmic format) minimizing the squared error of estimation requires the estimation of correction factors for the inverse transformation to the arithmetic space. Additionally, if the objective is the minimization of biases (mean relative error MRE and mean absolute error MAE), then the absolute estimation error can be minimized. In this work, classic allometric models were used, based on the relationship between biomass (B) and normal diameter (D), total height (H) and wood density (ρ), to review the relationships between their parameters. To analyze the proposed allometric relationships, a pantropical public database (4 004 data, 58 sampling sites) was used. The analyzes showed that for global models (all sites) and local (each site) the linear regression model of the relationship B versus $\rho D^2 H$ resulted in the best model (root mean square error or RMSE metric), for which was used as a reference standard. The models parametrized in the logarithmic space for the global estimates resulted with estimation errors greater than the model $B = a_{v0} (D^2 H)$ with a_{v0} as a linear function with ρ . The estimation of a_{v0} was performed by minimizing the absolute error, resulting in the lowest estimation bias errors (MRE and MAE), with RMSE values comparable to the quadratic error minimization process. For local estimates using allometric models at the site level, the model was used with only a_{v0} (minimization of the absolute error) and changing the correction factor from the simple estimator to that of ratio estimator, resulting in a prediction model with an estimation error comparable to the nonlinear regressions and surpassing the classic allometry models. Since there is no information on aerial biomass in normal forest inventories, the estimation of the ratio correction factor was empirically parameterized by a multivariate linear regression process of data measured in the field, with results comparable to having measurements of aerial biomass on the field.

KEYWORDS: absolute error minimization, correction factors, estimation errors, field-conditioned allometry, wood density.

INTRODUCCIÓN

Uno de los grandes retos del sector forestal con relación a su manejo para mitigar los impactos del cambio climático es la necesidad de conocer los almacenes de carbono de estos ecosistemas. En lo particular, la biomasa aérea de los bosques requiere del uso de ecuaciones alométricas (Brown, 1997), donde las variables diámetro a la altura del pecho (1.3 m) o diámetro normal (D), altura total de los árboles (H) y densidad de la madera (ρ) son utilizadas normalmente en forma individual o combinada (Brown, 1997; Chave *et al.*, 2005; Vargas-Larreta *et al.*, 2017). La selección del modelo alométrico es una de las principales fuentes de incertidumbre en la propagación de los errores de estimación de la biomasa aérea (B) (Pelletier, Kirby y Potvin, 2012; Picard, Boyemba y Rossi, 2015).

Para las estimaciones confiables de la biomasa aérea de especies de árboles en un determinado sitio es necesario el conocimiento de la ecuación alométrica de cada especie en el área de análisis. Esto conlleva a contar con un catálogo de ecuaciones (Jenkins, Chojncky, Heath y Birdsey, 2003; Henry *et al.*, 2011; Rojas-García, de Jong, Martínez-Zurimendi y Paz-Pellat, 2015) para la selección adecuada. Evidentemente este esquema es costoso en tiempo y en recursos, además de que no garantiza que la ecuación seleccionada para una especie sea representativa de la población particular en análisis (p. ej. Méndez González, Turlan Medina, Ríos Saucedo y Nájera Luna, 2012), ya que los parámetros de los modelos alométricos son función del tipo de vegetación, clima, estructura de la población, arquitectura de las plantas, condición del sitio de muestreo, ontogenia, entre otros factores (Wutzler, Wirth y Schumacher, 2008; Genet *et al.*, 2011; Chave *et al.*, 2014; Paul *et al.*, 2016; Forrester *et al.*, 2017). El uso de un modelo alométrico en un sitio diferente al que fue desarrollado conlleva alta incertidumbre no cuantificada en las estimaciones (Jenkins *et al.*, 2003; Temesgen, Affleck, Poudel, Gray y Sessions, 2015), por lo que se debe tener cuidado en la implementación a ciegas de este enfoque.

Una alternativa a la complejidad del problema que ha sido explorada es el desarrollo de modelos generalizados

por tipo de ecosistema o de tipo pantropical (p. ej. Chave *et al.*, 2005 y 2014) que consiste en la recopilación de datos medidos en campo y laboratorio de sitios alrededor del mundo, donde cada sitio consta de un conjunto de especies característico del ecosistema terrestre en evaluación. El modelo generalizado obtenido se espera que sea representativo del ecosistema y que genere estimaciones no sesgadas y precisas. Este enfoque ha sido seriamente cuestionado con relación al uso de modelos locales (a nivel de sitio), que generalmente realizan mejores estimaciones (Basuki, Vaan Laake, Skidmore y Hussin; 2009; Henry *et al.*; 2011; Van Breugel, Ransijn, Craven, Bongers y Hall, 2011; Álvarez *et al.*; 2012; Ngomanda *et al.*; 2014; Sato *et al.*; 2015; Manuri *et al.*, 2016; Ploton *et al.*, 2016). Lo ideal es el desarrollo de un modelo alométrico adaptativo que considere datos locales (D, H, ρ) para las estimaciones de la biomasa aérea (B) y que sea comparable al uso de ecuaciones alométricas locales con relación a la incertidumbre de estas.

Un problema asociado al desarrollo de modelos alométricos tipo $Y = aX^b$, es el proceso de estimación de sus parámetros. La práctica común es transformar el espacio aritmético a uno logarítmico, $\ln(Y) = \ln(a) + b\ln(X)$, para estimar a y b usando regresión (ordinaria) lineal simple, minimizando el error cuadrático de estimación. La transformación inversa del espacio logarítmico al aritmético introduce sesgos que requieren ser corregidos (Zar, 1968). Al respecto, existen diferentes estimadores para corregir los sesgos fundamentados en diferentes hipótesis y modelos (Finney, 1941; Bradu y Mundlak, 1970; Baskerville, 1972; Beauchamp y Olson, 1973; Duan, 1983; Snowdon, 1991; El-Shaarawi y Viveros, 1997; Shen y Zhu, 2008). En el proceso de evaluación de los métodos de corrección de sesgos (Lee, 1982; Smith, 1993; Hui, Terblance, Chown y McGeoch, 2010; Zeng y Tang, 2011; Clifford, Cressie, England, Roxburgh y Paul, 2013) se han encontrado resultados mixtos dependientes del grado en que los datos representan las hipótesis utilizadas. En esta perspectiva, se ha argumentado que la mejor opción para evitar la incertidumbre de los métodos de corrección de



sesgos es el uso de técnicas de regresión no lineal aplicada directamente en el espacio aritmético (Packard, 2017).

OBJETIVOS

En este trabajo se analizan los enfoques típicos de desarrollo de modelos alométricos clásicos, así como la corrección de sesgos más utilizada, con el objetivo de desarrollar un modelo a escala global (multiespecie y multisitio) que puede ser parametrizado empíricamente a escala local (sitio y multiespecie), aproximando el ideal del uso de alometría en bosques tropicales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Modelos alométricos utilizados

Para posicionar el problema de estimación usando modelos alométricos de la biomasa aérea, esta puede ser puesta como $B = \rho V$ (Cannell, 1984), donde V es el volumen que puede ser aproximado por el volumen de un fuste cilíndrico, $V = (\pi/4) (D^2H)$, con un factor de corrección para otras geometrías, además de la consideración del volumen de las ramas y hojas de la corona del árbol usando un factor de expansión de la biomasa. Este enfoque geométrico plantea una ecuación del tipo $B = a_c(\rho D^2H)$, donde a_c es un factor de corrección general (forma del fuste y volumen de la corona y sus componentes). La densidad de la madera se considera como representativa de todas las componentes estructurales de los árboles. En la perspectiva discutida, los modelos alométricos considerados son:

$$M1: B = a_v(D^2H)^{b_v} \quad (1)$$

$$M2: B = a_{vd}(\rho D^2H)^{b_{vd}} = a_{vd}\rho^{b_{vd}}(D^2H)^{b_{vd}} \quad (2)$$

$$M3: B = a_{v0}(D^2H) \quad (3)$$

donde a y b representan constantes del ajuste estadístico.

Usando el modelo M2 como referencia, comparándolo con el modelo M1 y M3, se obtiene:

$$a_v = a_{vd}\rho^{b_{vd}} \text{ y } b_v = b_{vd} \quad (4)$$

$$a_{v0} = a_{vd}\rho \text{ y } b_{v0} = 1 \quad (5)$$

En términos algebraicos, el modelo M1 y M2 son equivalentes entre sí por la relación (4) de sus parámetros. En el caso del modelo M3, la equivalencia entre parámetros está dada por la relación (5), para el caso de $b_{vd} = b_v = 1$.

Estimación de los parámetros de los modelos alométricos

La ecuación alométrica dada por:

$$Y = aX^b\varepsilon \quad (6)$$

puede transformarse logarítmicamente como:

$$\text{Ln}(Y) = Y' = a + b\text{Ln}(X) + \text{Ln}(\varepsilon) \quad (7)$$

para estimar los parámetros a y b por regresión lineal simple, donde ε es el error de estimación [Y' medido - Y' estimado].

Aunque hay diferentes estimadores del factor de corrección de la transformación inversa del espacio logarítmico al aritmético, el estimador simple o ES ("naive estimator", Duan, 1983) de Baskerville (1972) es el más utilizado:

$$Y = \text{Exp} \left[\frac{\sigma}{2} + a + b\text{Ln}(X) \right] \quad (8)$$

$$Y = (aX^b)\text{FC}_{\text{ES}} \quad (9)$$

donde $\text{FC}_{\text{ES}} = \text{Exp}(\sigma/2)$ es el factor de corrección del estimador simple y σ es la desviación estándar (error estándar residual o EER) del error ε , el cual es supuesto como distribuido normalmente con media cero y desviación estándar σ , definida como:

$$\sigma = \text{EER} = \sqrt{\frac{1}{n-p} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2} \quad (10)$$

donde \hat{Y}'_i es el valor estimado, Y'_i el valor medido, n el número de datos y p los parámetros del modelo ($p = 2$ para los modelos M1 y M2).

Otro estimador utilizado (e.g. Búrquez y Martínez-Yrizar, 2011) es el estimador de razón (ER) de Snowdon (1991):

$$Y = (aX^b)FC_{ER} \quad (11)$$

donde $FC_{ER} = \text{Promedio (Bmed)}/\text{Promedio (Best)}$, donde Best es obtenida de la aplicación del modelo alométrico en el espacio logarítmico, sin realizar ninguna corrección, y el término est se refiere a estimada y med a medida.

El ajuste de los modelos alométricos se analizó a través del uso de diferentes métricas de incertidumbre, incluyendo el coeficiente de determinación (R^2), como la raíz del error cuadrático medio (RECM):

$$RECM = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (Y'_i - \hat{Y}'_i)^2} \quad (12)$$

y el error relativo medio (ERM) y error absoluto medio (EAM), ambos en porcentaje:

$$ERM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{Y'_i - \hat{Y}'_i}{Y'_i} \right\} \quad (13)$$

$$EAM = 100 \left\{ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{Y'_i - \hat{Y}'_i}{Y'_i} \right| \right\} \quad (14)$$

Los resultados del proceso de estimación pueden ser analizados con relación entre lo medido (med) y lo estimado (est):

$$\text{Ln}(Y)est = q + r\text{Ln}(Y)med \quad (15)$$

$$Yest = s + tYmed \quad (16)$$

donde para una estimación perfecta se espera que q y s sean igual a 0.0 y los parámetros r y t igual a 1.0.

La estimación de los parámetros de los modelos alométricos generalmente se obtiene por un proceso de regresión lineal simple al minimizar el error cuadrático de estimación (ϵ^2), lo cual implica una simetría (término cuadrático) que no necesariamente es la mejor opción de estimación. Una alternativa de estimación es minimizar el error absoluto de estimación ($|\epsilon|$) (Journel, 1984).

Base de datos de alometría pantropical analizada

Para tener un base de datos representativa de los bosques tropicales en el mundo, se analizó la publicada por Chave *et al.* (2014), disponible públicamente, la cual consiste en 4004 mediciones de D (cm), H (m) y ρ (g cm^{-3}) en 58 sitios en diferentes partes del mundo, donde 53 sitios son de vegetación no perturbada. La densidad de la madera de la base de datos fue medida o estimada; en un 58% de los datos se midió y en el resto fue estimada por el valor promedio de la especie, género o familia usando una base de datos global (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2009). La documentación de los sitios y de la base de datos se encuentra en Chave *et al.* (2014), por lo que solo se presenta una descripción mínima en este trabajo. Adicionalmente, Burt *et al.* (2020) analizaron la base de datos con relación a errores, y discuten sus implicaciones y limitaciones.

Las unidades de las variables de la base de datos son las mismas que las usadas en todos los análisis presentados en este trabajo, por lo que no serán incluidas en lo siguiente.

En la tabla 1 se muestran los sitios incluidos en la base de datos, además del número de datos y el valor máximo de D en cada sitio.

La figura 1 muestra la relación entre la biomasa B con relación a $\rho D^2 H$, donde se muestra una gran dispersión, por lo que el uso de un modelo alométrico generalizado tendrá limitaciones en explicar la variabilidad observada.

Posicionamiento del problema

Para posicionar el problema planteado en este trabajo, la figura 2 muestra los modelos alométricos (M2) locales



(58) ajustados por regresión no lineal a la base de datos, además del modelo global (curva punteada). En la figura se observa que el modelo global solo aproxima algunos modelos locales, por lo que en muchos casos se sobre o

subestima con relación a los modelos alométricos de sitios particulares. La solución al modelo planteado de una solución general que sea aplicable a nivel local requiere redefinir el problema de estimación.

TABLA 1. Sitios y características generales incluidos en la base de datos.

<i>Sitio</i>	<i>n</i>	<i>D máx. (cm)</i>	<i>Sitio</i>	<i>n</i>	<i>D máx. (cm)</i>	<i>Sitio</i>	<i>n</i>	<i>D máx. (cm)</i>
Australia	46	24.9	Kaliman1	23	77.6	PuertoRi	30	45.7
BraMan2	123	38.2	Kaliman2	69	130.5	PuertoRi2	25	45.0
BraPara1	127	138.0	Kaliman4	40	68.9	SaoPaulo3	75	67.8
BraPara3	21	55.0	Kaliman6	25	84.4	Sarawak	21	44.1
BraRond	8	89.0	Karnataka	189	60.9	SouthAfrica	469	79.3
Cambodia	34	133.2	Llanosec	24	23.3	SouthBrazilI	150	95.0
Cameroon	5	79.4	Llanosol	27	156.0	SouthBrazilII	50	124.8
Cameroon3	59	212.0	Madagascar1	76	54.0	SouthBrazil3	64	34.5
CentralAfric	12	52.2	Madagascar2	90	35.0	Sumatra	29	48.1
ColombiaCI	60	126.7	Madagascar3	87	31.8	Sumatra2	11	114.6
ColombiaGI	36	70.9	Madagascar4	80	37.0	TanzaniaI	38	78.0
ColombiaG2	10	12.5	Madagascar5	90	36.0	Tanzania2	42	110.0
ColombiaMI	24	111.9	Malaysia	139	101.6	Tanzania3	38	79.0
ColombiaM2	9	11.8	Malaysia2	24	66.7	Tanzania4	34	95.0
CostaRic	97	116.0	MFrenchG	29	42.0	Venezuela2	40	136.8
FrenchGu	360	117.8	MGuadel	55	40.7	WestJava	41	31.8
Gabon	103	109.4	Moluccas	25	41.7	Yucatan	175	63.4
Ghana	37	180.0	Mozambique	28	72.0	Zambia	141	37.4
IndiaCha	23	34.7	NewGuinea	42	110.1			
Jalisco	124	44.9	Peru	51	169.0			

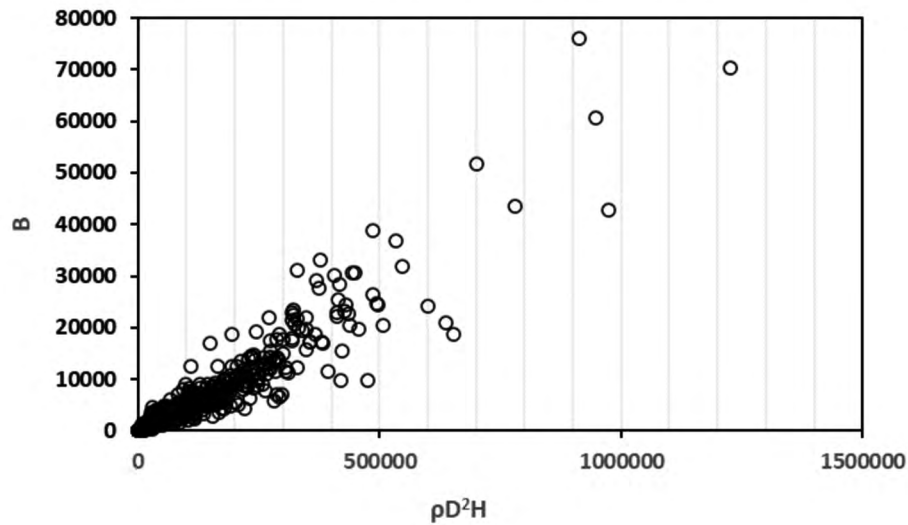


Figura 1. Relación entre la biomasa B y $\rho D^2 H$ para todos los sitios de la base de datos pantropical.

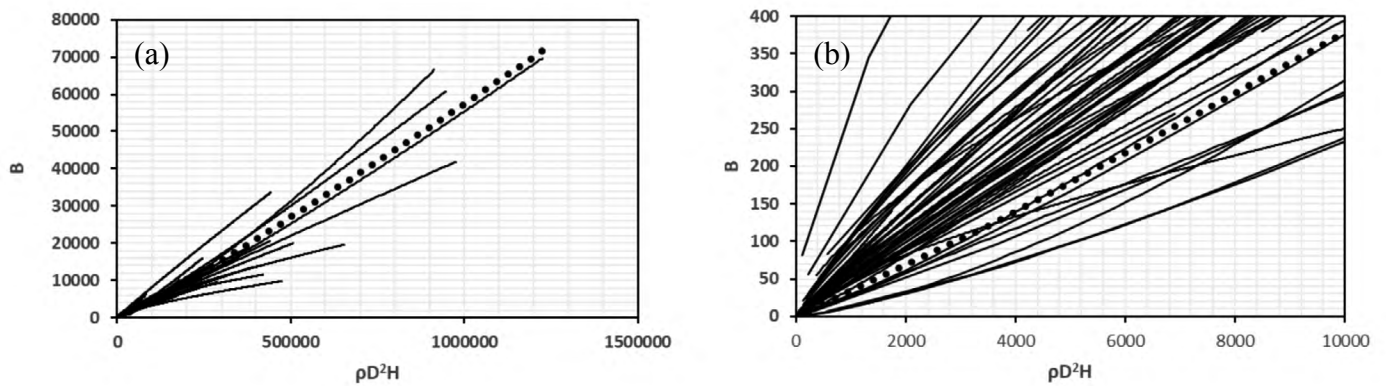


Figura 2. Modelos alométricos ajustados por regresión no lineal a cada sitio de la base de datos, además del modelo global (curva punteada). (a) Valores generales y, (b) valores pequeños de $\rho D^2 H$.

RESULTADOS

Los ajustes por regresión estadística fueron realizados usando la función Solver^{MR} de Excel^{MR}, minimizando el error cuadrático de estimación.

Modelos alométricos globales

Los resultados de los ajustes estadísticos están mostrados en la tabla 2 para el espacio logarítmico y la tabla 3 para el aritmético. En el modelo M3 de la relación (3), este representa el caso donde a_{v0} fue estimada por regresión

lineal en el espacio logarítmico y el modelo 3b utiliza la relación (5) para el modelo M3, donde ρ representa valores específicos en cada sitio de la base de datos y el valor $a_{vd} = 0.0524$ fue estimado en el análisis realizado. El modelo M2a (Chave *et al.*, 2014) fue estimado usando regresión lineal en el espacio logarítmico y el modelo M2b fue parametrizado por regresión no lineal directamente en el espacio aritmético y los parámetros mostrados son simples conversiones al espacio logarítmico ($FC = 1.0$). Para el espacio aritmético, la conversión utilizó FC_{ES} .



TABLA 2. Parámetros y estadísticos de los ajustes en el espacio logarítmico de modelos globales.

Modelo	Parámetros	q	r	R^2	ERM	EAM	RECM
M1	$\text{Ln}(a_v)=-3.0626, b_v=0.9535$	0.1954	0.9590	0.9590	-2.4131	10.1037	0.4294
M3a	$\text{Ln}(a_v)=-3.4443, b_v=1$	-0.0274	1.0057	0.9590	-1.0066	10.0904	0.4412
M3b	$\text{Ln}(a_{v0})=\text{Ln}(0.0524\rho), b_v=1$	0.0210	0.9956	0.9716	-0.7326	7.9350	0.3612
M2a	$\text{Ln}(a_{vd})=-2.7628, b_{vd}=0.9759$	-0.1354	0.9716	0.9716	-1.4706	8.0312	0.3575
M2b	$\text{Ln}(a_{vd})=\text{Ln}(0.0164), b_{vd}=1.0906$	-0.8703	1.0858	0.9716	14.7458	15.9937	0.6333

TABLA 3. Parámetros y estadísticos de los ajustes en el espacio aritmético de modelos globales.

Modelo	Parámetros	FC_{ES}	s	t	R^2	ERM	EAM	RECM
M1	$a_v=\text{Exp}(-3.0626), b_v=0.9535$	1.0966	206.88	0.8278	0.8259	-21.2015	41.0710	1634.8729
M3a	$a_v=\text{Exp}(-3.4443), b_v=1$	1.1023	185.30	1.0675	0.8246	-22.3489	42.4035	1964.1605
M3b	$a_{v0}=0.0524\rho, b_v=1$	1.0674	153.50	0.9641	0.9116	-13.9983	31.5284	1190.0537
M2a	$a_{vd}=\text{Exp}(-2.7628), b_{vd}=0.9759$	1.0660	168.60	0.8478	0.9091	-13.7583	31.3052	1207.8154
M2b	$a_{vd}=0.0164, b_{vd}=1.0906$		27.82	0.9205	0.9161	30.7668	38.5995	1136.3307

En la figura 3 se muestran los resultados espacio logarítmico y aritmético de los modelos M2a (Chave *et al.*, 2014) y el modelo M2b de la regresión no lineal. De la tabla 3, el modelo de regresión no lineal es el mejor modelo usando el criterio de la métrica RECM, la cual es la única relevante, dado que el proceso de regresión, lineal y no lineal busca minimizarla. Las otras métricas de error son estimadas como consecuencia del proceso de minimización del error cuadrático. De las tablas 2 y 3, tener un error menor en el espacio logarítmico no implica que al transformar el modelo al espacio aritmético este siga teniendo un error menor. El caso del modelo M2b (regresión no lineal) ejemplifica esta situación.

El modelo M1 (no inclusión de ρ) muestra resultados pobres con relación a los otros modelos analizados, mostrando que el no considerar la densidad de la madera produce resultados con errores mayores a los de su consideración, algo similar ocurre con el modelo M3a. Ahora bien, el caso del modelo M3b (inclusión de ρ a nivel de sitio) (Fig. 4) que utiliza la hipótesis de que $b_{vd} = 1$, mues-

tra estadísticos de errores menores que el caso del modelo de Chave *et al.* (2014) (Tabla 2 y 3), que además reduce la dimensionalidad del problema (modelo con un solo parámetro).

Modelos alométricos locales

Para el caso de los ajustes de modelos alométricos locales (en cada sitio), la tabla 4 (espacio logarítmico) y tabla 5 (espacio aritmético) muestran los resultados obtenidos, donde el mejor ajuste fue el modelo M2b (regresión no lineal) y después el modelo M2a de regresión lineal en el espacio logarítmico (Fig. 5). El modelo M3b, que considera la densidad de la madera a nivel local (sitio), mostró un comportamiento ligeramente no mejor que el caso global.

En la figura 5 y de la tabla 4 se observa que el mejor modelo (M2b) muestra los peores resultados en el espacio logarítmico, por lo que es necesario considerar la inversión de los modelos del espacio logarítmico al aritmético, ya que estos están orientados a la minimización de errores en el formato logarítmico que, si no se usa un factor de correc-

ción adecuado, pueden tener errores grandes de estimación en el espacio aritmético.

Minimización del error absoluto

Para el caso del modelo M3b se realizó un proceso de minimización del error absoluto (EAM), obteniéndose resulta-

dos en el espacio logarítmico con el menor sesgo (ERM y EAM), con resultados mejores de RECM a los de la minimización del error cuadrático. La figura 6 muestra los resultados obtenidos. El modelo fue parametrizado con el valor $a_{v0} = 0.0595$, cuyo valor será utilizado en lo siguiente.

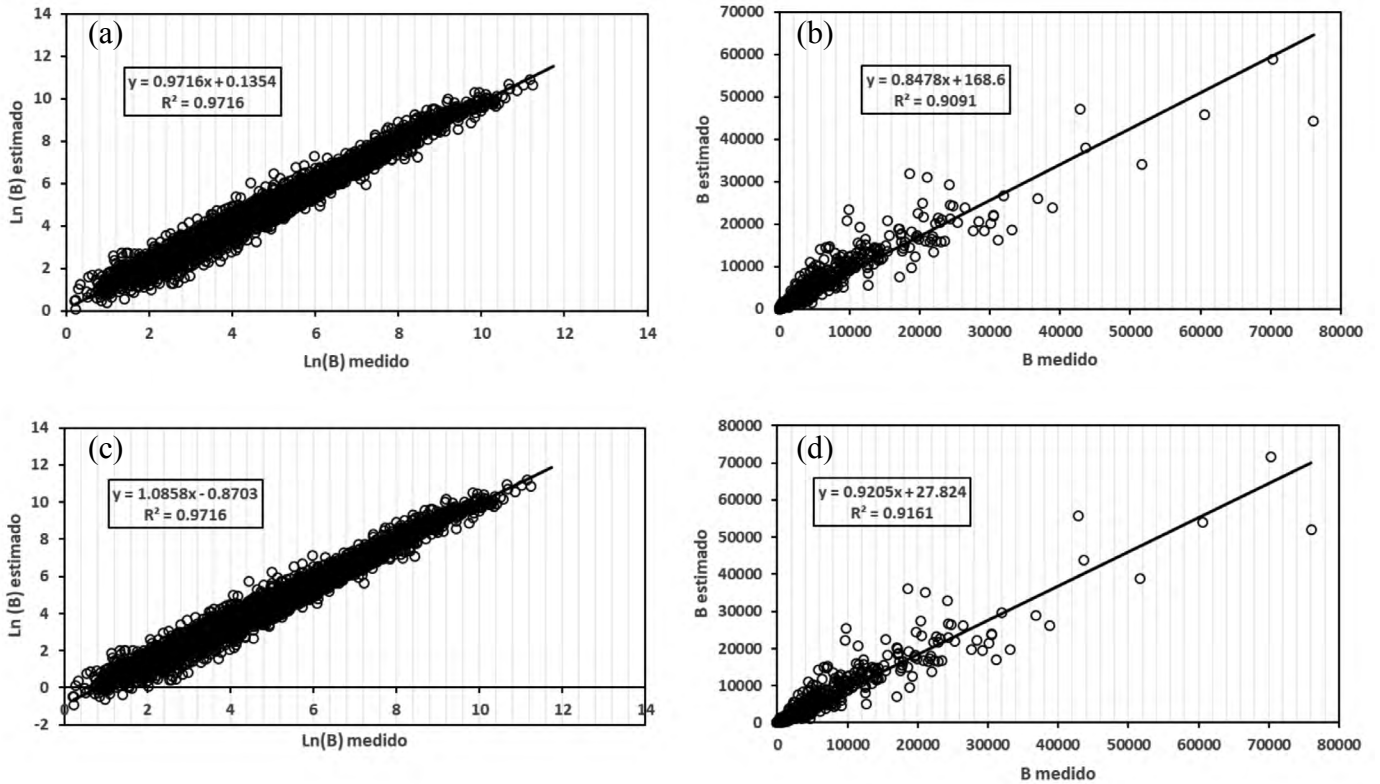


FIGURA 3. Resultados del proceso de estimación de modelos globales. (a) Modelo M2a en espacio logarítmico, (b) Modelo M2a en espacio aritmético, (c) Modelo M2b en espacio logarítmico y (d) Modelo M2b en espacio aritmético.

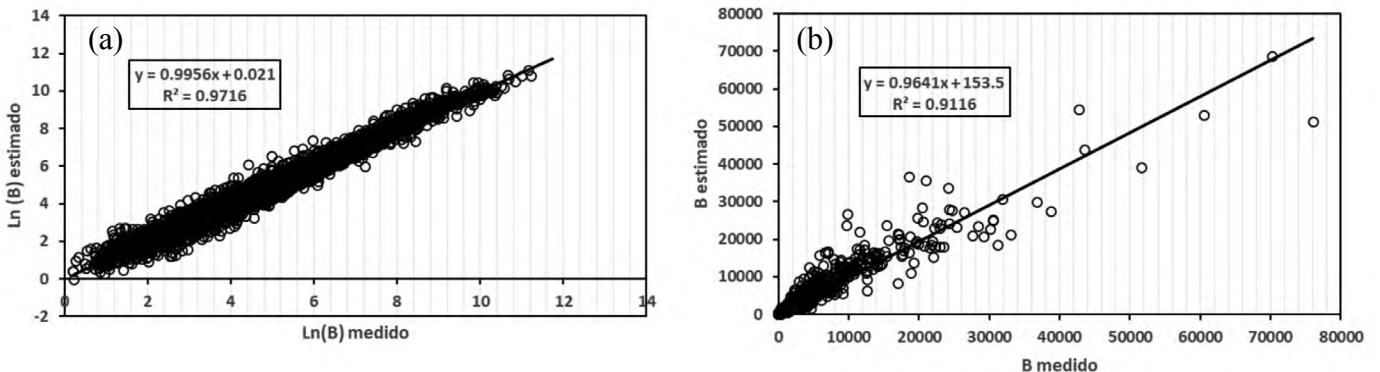


Figura 4. Resultados del ajuste del modelo M3b, función de ρ a nivel de sitio para: (a) espacio logarítmico y (b) espacio aritmético.



TABLA 4. Parámetros y estadísticos de los ajustes en el espacio logarítmico de modelos locales.

Modelo	Parámetros	q	r	R^2	ERM	EAM	RECM
M1	Locales	0.1250	0.9738	0.9738	-1.9888	8.2688	0.3435
M3a	Locales	0.0306	0.9936	0.9708	-1.3119	8.5545	0.3659
M3b	$\ln(a_{vo})=\ln(0.0524\rho), b_v=1$	0.0210	0.9956	0.9716	-0.7326	7.9350	0.3612
M2a	Locales	0.0905	0.9810	0.9810	-1.0681	6.5724	0.2923
M2b	Locales	-0.0718	2.0136	0.9570	0.6735	9.8212	0.4564

TABLA 5. Parámetros y estadísticos de los ajustes en el espacio aritmético de los modelos locales.

Modelo	Parámetros	FC_{ES}	s	t	R^2	ERM	EAM	RECM
M1	Locales	Locales	176.77	0.8431	0.8501	-13.8864	30.5121	1516.9626
M3a	Locales	Locales	159.03	0.9303	0.8317	-16.1245	33.4404	1663.8007
M3b	$a_{vo}=0.0524\rho, b_v=1$	Locales	165.04	0.9434	0.9062	-14.144	31.5702	1213.4614
M2a	Locales	Locales	86.191	0.9200	0.9371	-9.2284	24.2851	984.8277
M2b	Locales		48.444	0.9593	0.9595	-10.5418	35.7043	788.0718

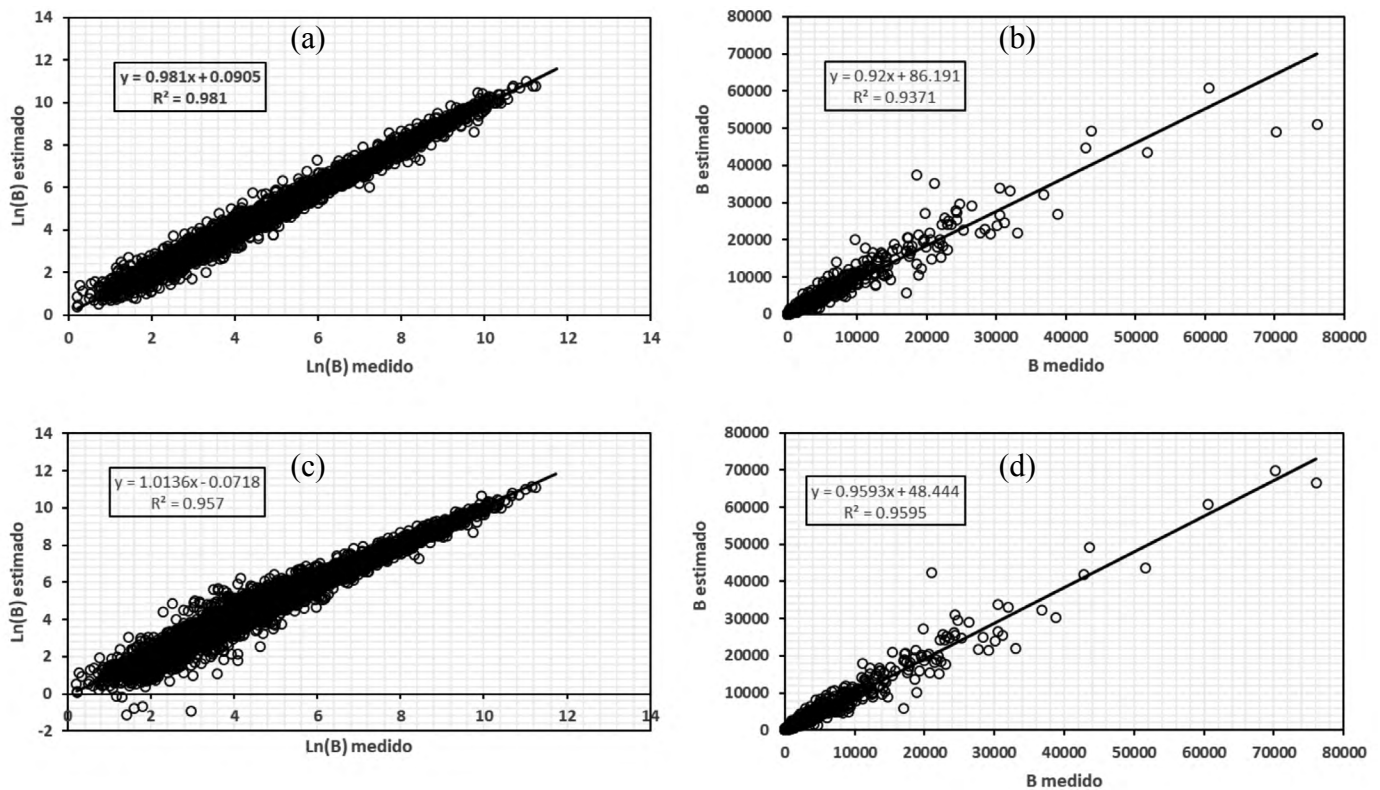


FIGURA 5. Resultados del proceso de estimación de modelos locales. (a) Modelo M2a en espacio logarítmico, (b) Modelo M2a en espacio aritmético, (c) Modelo M2b en espacio logarítmico y, (d) Modelo M2b en espacio aritmético.

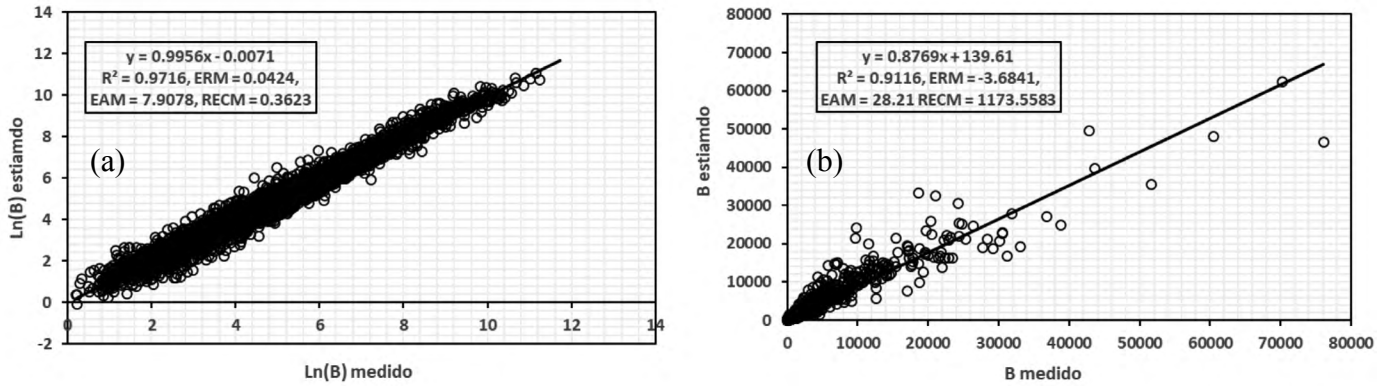


FIGURA 6. Resultados del ajuste del modelo M3b usando un proceso de minimización del error absoluto para: (a) espacio logarítmico y (b) espacio aritmético.

Uso del factor de corrección FC_{ER}

El uso del factor de corrección FC_{ER} , relación (11), fue analizado para la conversión de los modelos locales ajustados en el espacio logarítmico al espacio aritmético, particularmente para el caso del modelo M3b que es de solo un parámetro e incorpora la densidad de la madera en forma explícita. La figura 7 muestra los resultados de la aplicación de FC_{ER} al modelo M3b, donde se observa una RECM menor al caso del resto de los modelos, con excepción del M2b de regresión lineal; aunque los valores del error de estimación (RECM) no están alejados del mínimo observado y las métricas ERM y EAM son mejores que el modelo de regresión no lineal.

Modelo empírico para parametrizar FC_{ER}

El factor de corrección FC_{ER} requiere del promedio de la biomasa medida, por lo que es necesario estimarla. Aunque la relación entre B_{est} y B_{med} está bien caracterizada (Fig. 8), los errores de estimación producen una relación inestable para la estimación de FC_{ER} . El promedio de la biomasa estimada se refiere a las estimaciones del modelo ajustado en el espacio logarítmico, modelo M3b, convertidas al espacio aritmético usando $FC=1$: $B_{est} = \text{Exp}[\text{Ln}(0.0595\rho) + \text{Ln}(D^2H)]$.

Una alternativa realizada, como prueba de concepto, fue ajustar un modelo multivariado lineal de regresión estadística para estimar FC_{ER} , usando para esto datos medidos en campo en los inventarios forestales (D , H y ρ). El modelo multivariado lineal ajustado a los datos experimentales fue:

$$\begin{aligned}
 FC_{ER} = & 1.99 - 0.963 \left\{ \frac{\text{Ln}[P(D^2H)]}{P(Best)} \right\} - 0.894 \left\{ \frac{CV(D^2H)}{CV(Best)} \right\} + 2.39619E-05 \{ DE(D^2) \} - \\
 & 1.52984E-05 \{ DE(Best) \} + 0.928 \{ \text{Ln}[DE(D^2H)] \} - 0.925 \{ \text{Ln}[DE(Best)] \} + \\
 & 0.448 \left\{ \frac{DE(D)}{DE(Best)} \right\}
 \end{aligned} \tag{17}$$



donde se usaron los operadores P (promedio), DE (desviación estándar) y CV (coeficiente de variación). La relación (17) es aplicable a nivel de sitio (local).

Los estadísticos del ajuste estadístico multivariado de la relación (17) son: $R^2 = 0.987$, R^2 ajustada = 0.985, R^2 predicción = 0.978, error estándar = 0.024, d de Durbin-Watson = 2.648, autocorrelación de primer orden =

-0.356, colinealidad = 0.000, coeficiente de variación = 2.353.

La figura 9 muestra los resultados del modelo desarrollado usando la relación (17) para estimar FC_{ER} a nivel de sitio para el modelo 3b. Los resultados obtenidos son comparables al uso de FC_{ER} medido (Fig. 7).

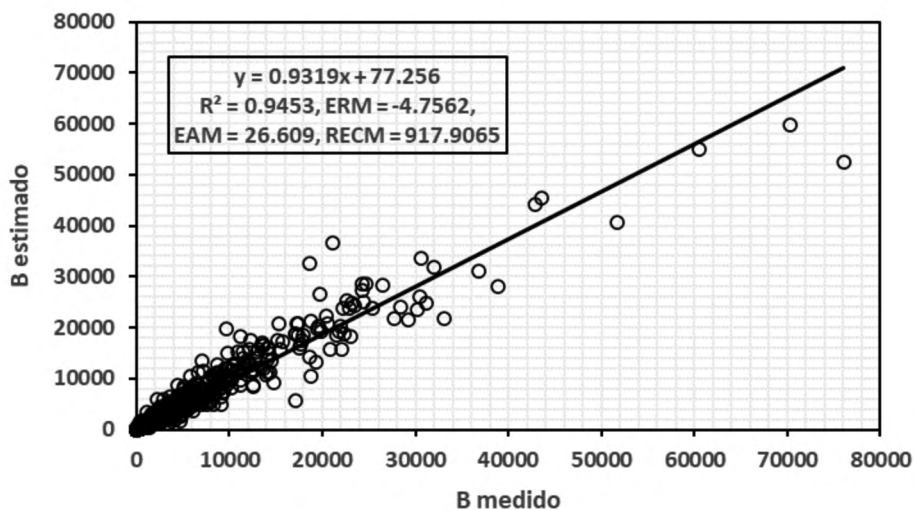


FIGURA 7. Resultados del ajuste del modelo M3b en el espacio aritmético usando FC_{ER} a nivel local.

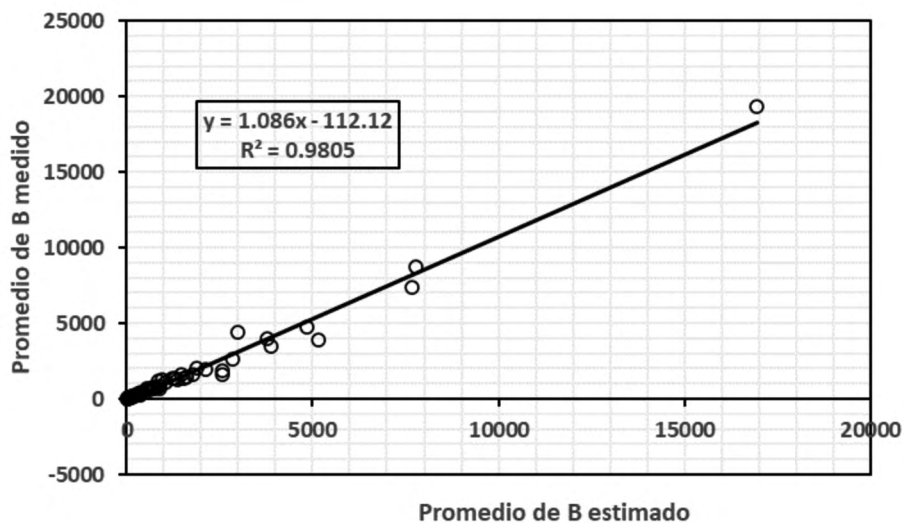


FIGURA 8. Relación entre los promedios de B estimada y B medida de los sitios de la base de datos.

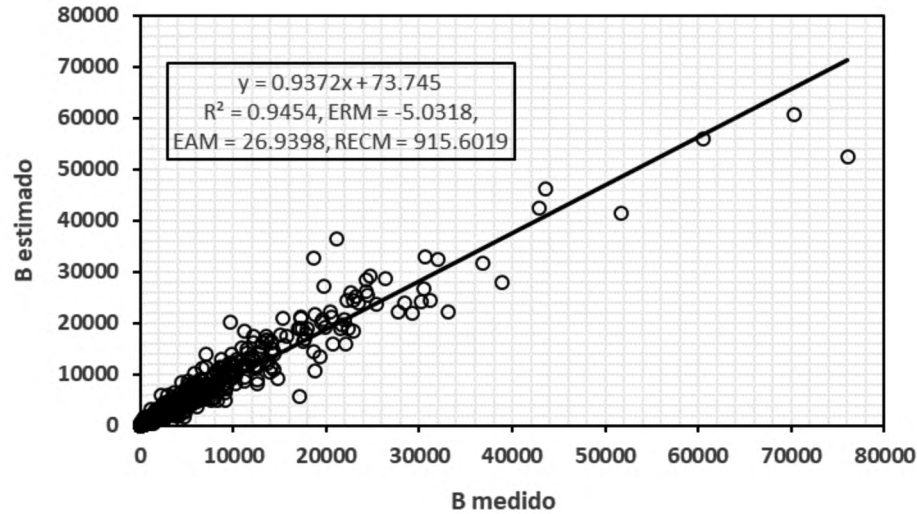


FIGURA 9. Resultados del ajuste del modelo M3b en el espacio aritmético usando FC_{ER} a nivel local estimado de análisis lineal multivariado.

DISCUSIÓN

Los diferentes análisis realizados para los ajustes de modelos alométricos en el espacio logarítmico muestran que el objetivo de minimización del error de estimación es de doble paso, ya que también se requiere de la estimación de un factor de corrección. Esta situación está ejemplificada por el modelo de regresión no lineal, donde los resultados del proceso de estimación en el espacio logarítmico son los peores de todos los modelos analizados.

La aproximación clásica de regresión lineal, espacio logarítmico, que minimiza el error cuadrático de estimación (estimación del promedio) fue revisada para considerar otros objetivos, particularmente los sesgos de las estimaciones (error relativo medio y error absoluto medio) por un proceso de minimización del error absoluto. Los resultados mostraron una reducción de los sesgos de estimación con errores de estimación (RECM) comparable al proceso de mínimos cuadrados.

Intentos previos de reducir la dimensionalidad del problema de estimación usando modelo alométricos (Zianis y Mencuccini, 2004; Zianis, 2008; Zhang *et al.*, 2016) han generado resultados mixtos y requerimientos de contar con información de campo normalmente no disponible en los inventarios forestales.

El cambio de factor de corrección simple (Baskerville, 1972) al factor de corrección de estimador de razones de Snowdon (1991), para el caso de estimaciones locales o a nivel de sitio usando el modelo $B = 0.0595\rho(D^2H)$, mejora sustancialmente las estimaciones, aproximándolas a las del modelo de regresión no lineal aplicado a nivel de sitio y con errores de estimación menores al caso de aplicar modelos tipo el usado por Chave *et al.* (2015) a nivel local, con el uso de factores de conversión clásicos (Baskerville, 1972).

Si se considera que el factor de corrección de Snowdon (1991) requiere de la biomasa medida a nivel de sitio, el desarrollo de un modelo estadístico lineal multivariado usando información disponible en campo, permitió hacer estimaciones comparables al caso de conocer la biomasa medida y con errores de estimación cercanos al modelo de regresión no lineal local que resultó en el mejor modelo.

CONCLUSIONES

El ideal de desarrollar un modelo alométrico general que permita hacer estimaciones a nivel local, considerando los factores específicos de cada sitio, es uno de los grandes retos en el proceso de estimación de la biomasa aérea, evitando así discusiones sesgadas relacionadas sobre si un



modelo global es adecuado para las escalas locales, respuesta que es negativa en la gran mayoría de los casos; exceptuando donde la alometría local es similar a la global en todos los casos con el uso de técnicas de regresión estadísticas iguales.

En este trabajo se desarrolló un modelo alométrico generalizado que reduce la dimensionalidad del problema de estimación a un solo parámetro en el espacio logarítmico, pero que requiere un parámetro adicional (factor de corrección) para convertirlo al espacio aritmético usado en las estimaciones de la biomasa aérea. Como prueba de concepto, se desarrolló un modelo estadístico lineal multivariado para estimar el factor de corrección con resultados comparables al caso de conocer la biomasa aérea en cada sitio, requisito para calcular el factor de corrección.

Los resultados obtenidos en este trabajo son altamente promisorios y requieren un análisis de estabilidad de resultados al variar (simulación Monte Carlo) la estructura de las bases de datos de cada sitio (diferentes combinaciones de número de datos y su selección aleatoria); aunque dada la variabilidad de estas estructuras de datos en los sitios de la base de datos pantropical usada permite inferir que la estabilidad es buena.

REFERENCIAS

- Álvarez, E., Duque, Saldarriaga, J., Cabrera, K., De las Salas, G., Del Valle, I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S., & Rodríguez, L. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267(1), 297-308. doi: 10.1016/j.foreco.2011.12.013
- Baskerville, G. L. (1972). Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forestry*, 2(1), 49-53. doi: 10.1139/x72-009
- Basuki, T. M., Van Laake, P. E., Skidmore, A. K., & Hussin, Y. A. (2009). Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1684-1694. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.027
- Beauchamp, J., & Olson, J. (1973). Corrections for bias in regression estimates after logarithmic transformation. *Ecology*, 54(1), 1403-1407. doi: 10.2307/1934208
- Bradu, D. & Mundlak, Y. (1970). Estimation in lognormal linear models. *Journal of the American Statistical Association*, 65(329), 198-211. doi: 10.2307/2283587
- Brown, S. (1997). Estimating biomass change of tropical forests, a primer. Forest Resources Assessment Publication. *Forestry Papers* 134. Rome: FAO. Recuperado de <https://www.fao.org/3/w4095e/w4095e00.htm>
- Búrquez, A., & Martínez-Yrizar, A. (2011). Accuracy and bias on the estimation of aboveground biomass in the woody vegetation of the Sonoran Desert. *Botany*, 89(9), 625-633. doi: 10.1139/b11-050
- Burt, A., Calders, K., Cuni-Sanchez, A., Gómez-Dans, J., Lewis, P., Lewis, S. L., Mali Y., Phillips, O. & Disney, M. (2020). Assessment of Bias in Pan-Tropical Biomass Predictions. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3(1), 1-20. doi: 10.3389/ffgc.2020.00012
- Cannell, M. G. R. (1984). Woody biomass of forest stands. *Forest Ecology and Management*, 8(3-4), 299-312. doi:10.1016/0378-1127(84)90062-8
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. S., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Men-

- cuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177–3190. doi:10.1111/gcb.12629
- Clifford, D., Cressie, N., England, J. R., Roxburgh, S. H., & Paul, K. I. (2013). Correction factors for unbiased, efficient estimation and prediction of biomass from log–log allometric models. *Forest Ecology and Management*, 310, 375–381. doi: 10.1016/j.foreco.2013.08.041
- Duan, N. (1983). Smearing Estimate: A Nonparametric Retransformation Method. *Journal of the American Statistical Association*, 78(383), 605. doi:10.2307/2288126
- El-Shaarawi, A. H., & Viveros, R. (1997). Inference About the Mean in Log-Regression with Environmental Applications. *Environmetrics*, 8(5), 569–582. doi:10.1002/(SICI)1099-095X(199709/10)8:5<569::AID-ENV274>3.0.CO;2-I
- Finney, D. J. (1941). On the Distribution of a Variate Whose Logarithm is Normally Distributed. *Supplement to the Journal of the Royal Statistical Society*, 7(2), 155-161. doi:10.2307/2983663
- Forrester, D. I., Tachauer, I. H. H., Annighoefer, P., Barbeito, I., Pretzsch, H., Ruiz-Peinado, R., Stark, H., Vacchiano, G., Zlatanov, T., Chakraborty, T., Saha, S., & Sileshi, G. W. (2017). Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 396, 160–175. doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.011
- Genet, A., Wernsdörfer, H., Jonard, M., Pretzsch, H., Rauch, M., Ponette, Q., Nys, C., Legout, A., Ranger, J., Vallet, L., & Saint-André, L. (2011). Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1188–1202. doi: 10.1016/j.foreco.2010.12.034
- Henry, M., Picard, N., Trotta, C., Manlay, R. J., Valentini, R., Bernoux, M., & Saint-André, L. (2011). Estimating tree biomass of Sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations. *Silva Fennica*, 45(3B), 477–569. doi: 10.14214/sf.38
- Hui, C., Terblanche, J. S., Chown, S. L., & McGeoch, M. A. (2010). Parameter landscapes unveil the bias in allometric prediction. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 69–74. doi: 10.1111/j.2041-210X.2009.00005.x
- Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S., & Birdsey, R. A. (2003). National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science*, 49(1), 12-35.
- Journel, A.G. (1984). mAD and conditional quantile estimators. In: G. Verly, M. David, A.G. Journel and A. Marechal (eds.). *Geostatistics for Natural Resources Characterization*, (pp. 261-270). Part 1. D. Reidel Publishing Company. Dordrecht. doi: 10.1007/978-94-009-3699-7_16
- Lee, C. Y. (1982). Comparison of two correction methods for the bias due to the logarithmic transformation in the estimation of biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 12(2), 326–331. doi:10.1139/x82-047
- Manuri, S., Brack, C., Noor'an, F., Rusolono, T., Anggraini, S. M., Dotzauer, H., & Kumara, I. (2016). Improved allometric equations for tree aboveground biomass estimation in tropical dipterocarp forests of Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecosystems*, 3(1). doi: 10.1186/s40663-016-0087-2
- Méndez González J., Turlan Medina, O. A., Ríos Saucedo J. C., & Nájera Luna J. A. (2012). Ecuaciones alométricas para estimar biomasa aérea de *Prosopis laevigata* (Humb. and Bonpl. Ex Willd.) m. C. Johnst. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(13), 57-72. doi: 10.29298/rmcf.v3i13.489
- Ngomanda, A., Obiang, N., Lebamba, J., Mavouroulou, Q., Gomat, H., Mankou, G., Loumeto, J., Iponga, D., Ditsouga, F., Koumba, C. R., Henga-Botsikabobe, K., Okouyi, C., Nyangadouma, R., Lepengue, A., Mbatchi, B. & Picard, N. (2014). Site-specific versus pantropical allometric equations: Which option to estimate the biomass of a moist central African forest? *Forest Ecology and Management*, 312(1), 1–9. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.029



- Packard, G. C. (2017). Misconceptions about logarithmic transformation and the traditional allometric method. *Zoology*, 123(1), 115–120. doi: 10.1016/j.zool.2017.07.005
- Paul, K. I., Roxburgh, S.H., Chave, J., England, J. R., Zerihun, A., Specht, A., Lewis, T., Bennet, L. T., Baker, T. G., Adams, M. A., Huxtable, D., Montagu, K. D., Falster, D. S., Feller, M., Sochacki, S., Ritson, P., Bastin, G., Bartle, J., Wildy, D., Hobbs, T., Larmour, J., Waterworth, R., Stewart, H. T. L., Jonson, J., Forrester, D. I., Applegate, G., Mendham, D., Bradford, M., O'Grady, D. A., Green, D., Sudmeyer, R., Rance, S. J., Turner, J., Barton, C., Wenk, E. H., Grove, T., Attiwill, P. M., Pinkard, E., Butler, D., Brooksbank, K., Spencer, B., Snowdon, P., O'Brien, N., Battaglia, M., Cameron, D. M., Hamilton, S., McAuthur, G. & Sinclair, J. (2016). Testing the generality of above-ground biomass allometry across plant functional types at the continental scale. *Global Change Biology*, 22(6): 2106-2124. doi: 10.1111/gcb.13201
- Pelletier, J., Kirby, K. R., & Potvin, C. (2012). Significance of carbon stock uncertainties on emission reductions from deforestation and forest degradation in developing countries. *Forest Policy and Economics*, 24(1), 3–11. doi: 10.1016/j.forpol.2010.05.005
- Picard, N., F. Boyemba B., & Rossi, V. (2015). Reducing the error in biomass estimates strongly depends on model selection. *Annals of Forest Science*, 72(1), 811-823. doi: 10.1007/s13595-014-0434-9
- Ploton, P., Barbier, N., Takoudjou Momo, S., Réjou-Méchain, M., Boyemba Bosela, F., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Fayolle, A., Goodman, R. C., Henry, M., Kamdem, N. G., Mukirania, J. K., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonké, B., Texier, N., Thomas, D., Zebaze, D., Couteron, P., Berger, U., and Péliissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences* 13(1), 1571-1585. doi: 10.5194/bg-13-1571-2016
- Rojas-García, F., De Jong, B. H. J., Martínez-Zurimendí, P., & Paz-Pellat, F. (2015). Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Annals of Forest Science*, 72(6), 835–864. doi:10.1007/s13595-015-0456-y
- Sato, T., Saito, M., Ramírez, D., Pérez De Molas, L. F., Toriyama, J., Monda, Y., Kiyono, Y., Herebia, E., Dubie, N., Duré Vera, E., Ramírez Ortega, J. D., & Vera De Ortiz, M. (2015). Development of Allometric Equations for Tree Biomass in Forest Ecosystems in Paraguay. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 49(3), 281–291. doi: 10.6090/jarq.49.281
- Shen, H., & Zhu, Z. (2008). Efficient mean estimation in log-normal linear models. *Journal of Statistical Planning and Inference*, 138(3), 552–567. doi: 10.1016/j.jspi.2006.10.016
- Smith, R. J. (1993). Logarithmic transformation bias in allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 90(2), 215–228. doi: 10.1002/ajpa.1330900208
- Snowdon, P. (1991). A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(5), 720–724. doi: 10.1139/x91-101
- Temesgen, H., Affleck, D., Poudel, K., Gray, A., & Sessions, J. (2015). A review of the challenges and opportunities in estimating above ground forest biomass using tree-level models. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(4),1–10. doi: 10.1080/02827581.2015.1012114
- Van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., & Hall, J. S. (2011). Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1648–1657. doi: 10.1016/j.foreco.2011.07.018
- Vargas-Larreta, B., López-Sánchez, C. A., Corral-Rivas, J. J., López-Martínez, J. O., Aguirre-Calderón, C. G., & Álvarez-González, J. G. (2017). Allometric Equations for Estimating Biomass and Carbon Stocks in the Temperate Forests of North-Western Mexico. *Forests*, 8(8), 269. doi: 10.3390/f8080269
- Wutzler, T., Wirth, C., & Schumacher, J. (2008). Generic biomass functions for Common beech (*Fagus sylvatica*) in Central Europe: predictions and components of uncertainty. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1661–1675. doi: 10.1139/x07-194

- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Jansen, S., Lewis, L.S., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., & Chave, J. Data from: Towards a worldwide Wood economics spectrum, V5, Dryad, Dataset. doi: 10.506/dryad.234
- Zar, J. H. (1968). Calculation and Miscalculation of the Allometric Equation as a Model in Biological Data. *BioScience*, 18(12), 1118–1120. doi: 10.2307/1294589
- Zeng, W. S., & Tang, S. Z. (2011). Bias Correction in Logarithmic Regression and Comparison with Weighted Regression for Nonlinear Models. *Nature Precedings*. doi:10.1038/npre.2011.6708.1
- Zhang, Z., Zhong, Q., Niklas, K. J., Cai, L., Yang, Y., & Cheng, D. (2016). A predictive nondestructive model for the covariation of tree height, diameter and stem volume scaling relationships. *Scientific Reports*, 6(1), 1-9. doi: 10.1038/srep31008
- Zianis, D. (2008). Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *Forest Ecology and Management*, 256(6), 1400–1407. doi: 10.1016/j.foreco.2008.07.002
- Zianis, D., & Mencuccini, M. (2004). On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187(2-3), 311–332. doi: 10.1016/j.foreco.2003.07.007
- Manuscrito recibido el 19 de mayo de 2021
Aceptado el 12 de octubre de 2021
Publicado el 02 de diciembre de 2021
- Este documento se debe citar como:
- Paz-Pellat, F. (2021). Un modelo alométrico pantropical global y local. *Madera y Bosques*, 27(4), e2742446. doi: 10.21829/myb.2021.2742446



Madera y Bosques, por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.