



U N I V E R S I D A D N A C I O N A L
A U T Ó N O M A D E M É X I C O

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

**“ESTIMACIÓN DE BIOMASA AÉREA Y
ALMACENAMIENTO DE CARBONO EN PAISAJES
DE BOSQUES TEMPLADOS EN COFRE DE
PEROTE, VERACRUZ”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A :

ALMA VIRGEN MENDOZA PONCE

Director de Tesis:

DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO

MÉXICO, D. F.

JUNIO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradezco al CONACYT por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría (número de registro 198044), a (DGAPA-PAPIIT) por el financiamiento a través del proyecto “Consecuencias del uso del suelo sobre la dinámica del ciclo de carbono en bosques templados de montaña en el Centro de México” con clave IN220106-3 (UNAM), del cual forma parte el presente estudio, y muy especialmente a la Universidad Nacional Autónoma de México por todo lo que me ha dado en todos estos años de estudios.

Deseo también agradecer el apoyo de los Técnicos Académicos del Instituto de Geografía y el Instituto de Geología que directa o indirectamente determinó que este trabajo esté hoy terminado. Entre ellos a la M. C. Kumiko Shimada, a la Dra. Lucy Mora por su gran ayuda en el procesamiento de las muestras, también al laboratorio de análisis físicos y químicos del ambiente, especialmente a la M. C. María del Pilar Fernández Lomelín por su ayuda en el laboratorio para el procesamiento y análisis de muestras a la Dra. Christina Siebe Grabach por facilitarnos trabajar en su laboratorio y la utilización de su equipo para la determinación de carbono.

Al Dr. Germán Calva del Laboratorio de Contaminación Atmosférica, FES Zaragoza, UNAM, y al Biól. Iván Martínez quienes brindaron una ayuda incomparable en el procesamiento de muestras dendrocronológicas. Al Laboratorio de Suelos del Colegio de Posgraduados, en especial a la Mtra. Juliana Padilla por su colaboración en el análisis de muestras. Al geógrafo René Ramos del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Percepción Remota del Instituto de Geografía por la ayuda en la elaboración del INDV. A mi comité tutorial, al Dr. Leopoldo Galicia por su asesoría, sus conocimientos, tiempo, amistad, paciencia y apoyo en la elaboración de esta tesis, al Dr. Zenón Cano Santana y al Dr. Julio Campo por sus conocimientos, asesorías, así como por su ayuda y paciencia; al Dr. Lorenzo Vázquez por sus incomparables enseñanzas, por su compañía y ayuda en el campo, por enseñarme la maravilla de esa ciencia, la dendrocronología, que me ayudó a querer aún más a los árboles y a los bosques en general; también le agradezco el préstamo de su material para la toma de muestras el cual no siempre llegó sano y salvo. Al Dr. Francisco Álvarez por su enseñanza y amabilidad, a todos ellos agradezco por sus amables y útiles comentarios sin los cuales esta tesis no estaría terminada.

En esta tesis colaboraron directa e indirectamente muchos seres, los cuales facilitaron o contribuyeron directamente a ella. Así que mi lista será larga, porque tengo mucho que agradecerles.....

Quisiera agradecer a varios humanos como a mis padres Carlos Enrique y Carolina quienes me han querido, iluminado e intentado entenderme apoyándome en muchas ocasiones aunque no entiendan el porqué de mis acciones, mil gracias por todo.

A mis abuelos que siempre están presentes en mis pensamientos aunque ya no estén conmigo.

A mi hermano por su apoyo y ejemplo.

A mis compañeros y amigos por estos años de amistad en que me ayudaron incondicionalmente en los intensos muestreos de campo bajo la lluvia y bajo el sol, siempre estuvieron ahí dispuestos a seguir abrazando árboles, y a aquellos que me regalaban su compañía en el cubículo 34 del Instituto de Geografía: a Polo mi asesor quien me ayudó en campo y me brindó su confianza y amistad, a Ana María gracias por la amistad que me brindaste y por tus enseñanzas, a Ricardo, Edgar, también por su amistad y por su ayuda, a Laura, Hugo, Elizabeth, Marina, Arturo, Celia y Lety a todos ellos mil gracias.

También quiero agradecer a mis amigos Víctor, Jacqueline, Lilia, José Luis, Mabel, Susana, Benito, a todos ellos gracias, los quiero mucho.

A todos los otros seres no humanos que me han dado felicidad diaria, a ellos que me han enseñado las cosas importantes de la vida como a Nix, a Benita, a Inés y a Sosó, a todos los que ya no viven, a los que vendrán. Gracias a todos los seres no humanos aquí no mencionados y que día a día me dan un motivo para seguir en los estudios ambientales y intentando que las cosas sean algún día diferentes.

Especialmente a ti, Rogelio, gracias por todo, no tengo palabras, sin duda alguna esta tesis no estaría terminada sin ti. Gracias por tu ayuda, amor y por hacerme feliz también por ser mi compañero en todos los sentidos.

La preponderancia económica de esta era globalizada ha hecho que a muchos seres vivos (denominados materialmente recursos naturales) se les atribuya una valoración económica, ésta es dada en relación con la utilidad que les damos. Dentro de este marco se conciben los servicios ambientales, los bosques, los ríos y otras entidades son ahora conceptualizadas no sólo dentro de un marco ecológico sino también económico y, aunque esta inmersión del discurso neoliberal ha permeado también en la ecología para “entrarle al juego del mercado”, es importante mencionar que existen biólogos que le a veces hacemos eco de ese discurso de ponerle pesos a los seres vivos, no porque estemos de acuerdo con ello, sino porque sabemos que lamentablemente tal vez sea de las pocas oportunidades que tengan muchos seres de garantizar su existencia. No obstante, mi postura como bióloga universitaria y como mexicana es que algún día pueda destituirse la hegemonía económica ahora imperante, deseando que todos los seres vivos sean respetados no por una cuestión económica, sino porque en un futuro próximo reconozcamos y les otorguemos derechos y respeto.

Esta tesis está dedicada a todos los seres no humanos que son sobreexplotados, en todos sentidos, por esta especie (*Homo sapiens*). El presente trabajo es para todos ellos, quienes jamás leerán esta dedicatoria. Por la lucha de una revolución conceptual axiológica que nos haga tomar las decisiones más sabias y adecuadas.

| | |
|--|----|
| Resumen | 1 |
| Abstract | 3 |
| 1.Marco Teórico | 5 |
| 1.1 Cambio Global | 5 |
| 1.2 Cambios de uso/cobertura del suelo | 6 |
| 1.3 Biogeoquímica ecosistémica | 9 |
| 1.4 Sumideros de C | 11 |
| 1.5 Bosques templados como sumideros de C | 13 |
| 1.6 Bosques templados en México | 15 |
| 2. Planteamiento del problema | 17 |
| 3. Objetivo general | 19 |
| 3.1 Objetivos particulares | 19 |
| 4. Área de estudio y métodos | 20 |
| 4.1 Área de estudio | 20 |
| 4.2 Diseño de estudio | 21 |
| 4.2.1 Estructura forestal y biomasa aérea | 23 |
| 4.2.1.1 Bosques | 23 |
| 4.2.1.2 Pastizales | 23 |
| 4.2.1.3 Arbustos | 24 |
| 4.2.2 Biomasa subterránea | 25 |
| 4.3 Contenido de C, N, P, Ca, K y Mg | 25 |
| 4.4 Incremento corriente anual (ICA) | 25 |
| 4.5 Distribución espacial de la biomasa a escala del paisaje | 26 |
| 4.6 Análisis de datos | 26 |
| 5. Resultados | 27 |
| 5.1 Estructura forestal | 27 |
| 5.2 Biomasa aérea y subterránea | 29 |
| 5.2.1 Bosques | 29 |
| 5.2.2 Pastizales y arbustos | 31 |
| 5.2.3 Biomasa subterránea | 32 |
| 5.2.4 Relaciones biomasa aérea:biomasa subterránea y biomasa:necromasa | 33 |
| 5.3 Concentración de C y nutrientes | 35 |

| | | |
|---------|---|----|
| 5.3.1 | Carbono | 35 |
| 5.3.2 | Nitrógeno | 36 |
| 5.3.2.1 | Relación C:N | 36 |
| 5.3.3 | Fósforo | 37 |
| 5.3.3.1 | Relación C:N:P | 38 |
| 5.3.4 | Potasio | 38 |
| 5.3.5 | Calcio | 39 |
| 5.3.6 | Magnesio | 40 |
| 5.4 | Capitales de C y nutrientes | 41 |
| 5.4.1 | Carbono | 41 |
| 5.4.2 | Nitrógeno | 43 |
| 5.4.3 | Fósforo | 44 |
| 5.4.4 | K, Ca y Mg | 45 |
| 5.5 | Incremento corriente anual, incremento medio anual y proyecciones | 46 |
| 5.5.1 | Reforestación de Aguazuelas (Rf12) | 46 |
| 5.5.2 | Reforestación de Normal (Rf28-Rf30) | 46 |
| 5.5.3 | Regeneración del Conejo (Rg23-Rg41) | 47 |
| 5.5.4 | Bosque de maduro de oyamel (Bm75) | 47 |
| 5.5.5 | Bosque maduro de Lajas (Bm103) | 47 |
| 5.5.6 | Proyecciones de biomasa aérea | 49 |
| 5.5.6.1 | Proyecciones por individuo | 49 |
| 5.5.6.2 | Proyecciones de biomasa a los 200 años de edad | 51 |
| 5.5.6.3 | Proyecciones de biomasa al año 2056 | 52 |
| 5.5.6.1 | Proyecciones de almacenamiento de C al año 2056 | 53 |
| 5.6 | Distribución espacial de la biomasa a escala del paisaje | 54 |
| 6. | Discusión | 56 |
| 6.1 | Biomasa aérea, capitales de C y nutrientes | 56 |
| 6.1.1 | Mantillo, capitales de C y nutrientes | 62 |
| 6.2 | Biomasa subterránea, capitales de C y nutrientes | 68 |
| 6.3 | Incrementos corrientes anuales y proyecciones | 74 |
| 6.4 | Espacialización de la biomasa del paisaje | 76 |
| 7. | Conclusiones | 78 |
| 8. | Referencias | 80 |

Resumen

El cambio de uso/cobertura del suelo y la deforestación son la segunda fuente de emisiones de CO₂ a la atmósfera, contribuyendo con ello al calentamiento del planeta. A escala global, los bosques templados contienen el almacén más grande de carbono (1.4×10^{17} g de C y 2.6×10^{17} g de C en la biomasa aérea y en el suelo, respectivamente). En México, los bosques templados cubrían ~25.5 millones de hectárea, pero actualmente se estima que ~40% de las áreas que originalmente ocupaban estos ecosistemas han sido transformadas a otros usos/coberturas del suelo con una tasa de deforestación anual de 0.5-0.8%. Los cambios de uso/cobertura del suelo en estos ecosistemas son complejos temporal y espacialmente, identificado que la expansión de áreas ganaderas y la urbanización son los procesos determinantes en la conversión histórica de bosques, así como el reciente abandono de las áreas agrícolas. Esto es de gran importancia debido a que existen pocos estudios que se hayan enfocado en ecosistemas de bosques templados de montaña y que hayan puesto énfasis en estas trayectorias de cambio (extracción forestal, reforestación y regeneración). Este tipo de estudios que permitirá mejorar el entendimiento de los ecosistemas terrestres como sumideros de C a escala regional para reducir la incertidumbre sobre la cantidad y distribución espacial del C almacenado a nivel regional. El objetivo del presente trabajo fue cuantificar la biomasa aérea y subterránea y sus capitales de C en un mosaico de coberturas de regeneración, reforestación y bosques maduros templados del Cofre de Perote, Veracruz. Para cumplir con este objetivo, en cuatro diferentes áreas del oeste y una del este del Cofre de Perote se seleccionaron parcelas en tres tipos de coberturas con base en su representatividad y en las trayectorias de los diferentes usos/cobertura del suelo con diferente composición y conservación: bosque maduro, bosque reforestado (n=7), estados sucesionales (n=2) y pastizales (n=3). En estos sitios se estimó la biomasa arbórea, la biomasa del mantillo y la biomasa de raíces; asimismo se estimó la concentración de carbono, nutrientes y cationes de todos los componentes. También se estimaron los capitales de carbono y nutrientes de los diferentes componentes de la vegetación. Se tomaron muestras dendrocronológicas para estimar el índice de incremento anual (ICA) para estimar el potencial de captura de carbono futuro. Finalmente, a partir del índice normalizado de la vegetación (INDV) se realizó un mapa de la distribución espacial de la biomasa y el potencial de captura de carbono a nivel regional.

Los resultados obtenidos en el mosaico de coberturas del Cofre de Perote muestran que el bosque mono-específico de *Abies religiosa* (75 años) fue el sitio que presentó mayor biomasa total (aérea y subterránea) con 381.9 Mg ha⁻¹, le siguen el bosque de *P. hartweggi* (103 años) con 320.0 Mg ha⁻¹, la regeneración de *P. montezumae* y *Abies religiosa* (41 años) con 273.2 Mg ha⁻¹, la reforestación de *P. patula* (12 años) con 237.2 Mg ha⁻¹, la regeneración de *P. montezumae* y *Abies religiosa* (23 años) con 161.0 Mg ha⁻¹ y las reforestaciones mixtas de *P. teocote*, *P. oaxacana* y *P. patula* (30 y 28 años, respectivamente) con 149.3 Mg ha⁻¹ y 89.9 Mg ha⁻¹. La contribución de la biomasa arbórea osciló entre 81- 97%, la del mantillo entre 1-16% y la radicular fina entre 1-3%. Los valores de biomasa aérea en pastos oscilaron entre 9.8 Mg ha⁻¹ y 24.9 Mg ha⁻¹ y para arbustos de 6.3 Mg ha⁻¹ y 7.7 Mg ha⁻¹. El aporte radicular en los pastizales fue entre 9-29% y en arbustos entre 26-39%. Los cambios de uso/cobertura del suelo no sólo disminuyeron entre el 93 y del 97% en la biomasa aérea con el cambio de bosque a pastizal y de bosque a arbustos, sino que también influyen en los patrones de distribución de la biomasa aérea y subterránea. Los datos bajos en biomasa aérea en las zonas arbustivas nos lleva a reconsiderar el papel de los sitios sucesionales secundarios como sumideros de C, ya que aunque resultan tener hasta cuatro veces menos biomasa aérea que los pastizales, tienen un valor ecológico más importante, debido a la promoción sucesional al favorecer el crecimiento de las plántulas de los pinos en sitios previamente perturbados, por deforestación o abandono de cultivos. Los bosques de reforestación y de regeneración jugarán un papel más importante en este contexto. Se sugiere que las especies de rápido crecimiento como *P. patula* deben seguir siendo utilizadas con adecuados planes de manejo en las zonas bajas del Cofre de Perote, mientras que los bosques de maduros y viejos, que actualmente no presentan un escenario alentador en el futuro como sumideros de C; no deben ser manejados debido a la posibilidad que ofrecen para generar conocimiento en reconstrucciones climáticas y geomorfológicas. Es recomendable llevar acabo la valoración de las coberturas forestales por medio de la determinación de los bonos de almacenamiento de C en el Cofre de Perote.

Abstract

Land use/cover change and deforestation are the second largest source of CO₂ emissions to the atmosphere, contributing to global warming. Globally, temperate forests are the biggest C storage (1.4×10^{17} g C and 2.6×10^{17} g C aboveground biomass and soil, respectively). Mexican temperate forests covered ~25.5 millions hectares, but actually ~40% of these forests have been transformed to other land use/cover with an annual deforestation rate of 0.5-0.8%. The land use/cover changes in these ecosystems are temporally and spatially complex, being the cattle expansion, the urbanization and the fallow of croplands the determinant processes in the historic forest conversion. This is very important due to few studies have been made on temperate forest ecosystems and their trajectories and changes (timber, reforestation and regeneration). This kind of studies will be focus on improving the terrestrial ecosystems understanding like C storages in regional scale to reduce the uncertainty on the quantity and the spacial distribution of C stored in regional scale. The aim of this work is to quantify the aboveground and belowground biomass and the C stock in different covers like regenerations, reforestations and mature forests in Cofre de Perote, Veracruz. To reach this aim representative plots of three covers in relation to the trajectories of land use/cover with different composition and conservation: mature forests, reforestations and regenerations (n=7), successional stages (shrublands) (n=2) and grasslands (n=3) were selected in four different western and one eastern areas of Cofre de Perote. Aboveground and belowground biomass, C and nutrient concentration of different components of vegetation were estimated in order to estimate also the C and nutrients stocks.

Core samples were taken in order to calculate the current annual increment (CAI) to estimate the future potential of C sequestration. Finally, a map at regional scale of the spacial distribution of biomass was made with the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI).

The results obtained show that the forest of *Abies religiosa* (75 years old) had the biggest C biomass storage (aboveground and belowground) $381.9 \text{ Mg C ha}^{-1}$, followed by the forest of *P. hartwegii* (103 years old) $320.0 \text{ Mg C ha}^{-1}$, regeneration forest of *P. montezumae* and *Abies religiosa* (41 years old), $273.2 \text{ Mg C ha}^{-1}$, reforested forest *P. patula* (12 years old) $237.2 \text{ Mg C ha}^{-1}$, regeneration forest of *P. montezumae* and *A.*

religiosa (23 years old), 161.0 Mg C ha⁻¹, finally the reforested forests with *P. teocote*, *Poaxacana* and *P. patula* (30 and 28 years old), 149.3 and 89.9 Mg C ha⁻¹, respectively. The contribution of tree biomass oscillated between 81-97%, litter biomass between 1-16% and fine root biomass between 1-3%. The biomass in grassland oscillated between 9.8 and 24.9 Mg ha⁻¹ and in shrublands between 6.3 and 7.7 Mg ha⁻¹. The contribution of roots in grasslands was between 9-29% and in shrublands between 26-39%. Land use/cover changes not only decrease aboveground biomass in 93 and 97% with the change of forests to grasslands and of forests to shrublands, also had effects on patterns of aboveground and belowground biomass distribution. Low values in aboveground biomass in shrublands allow to reconsiderate the roll of successional stages like C storages. However, shrublands have an important ecological roll due to the successional promotion which helps the seedlings pine growth in disturbed places by deforestation or fallow. In this context reforested and regenerated forests will have an important roll in the future. Fast growth species like *P. patula* should be used combined with adecuated management in low lands of Cofre de Perote. In the same way, mature and old forests which actually do not have a good scenario in the future like C sinks must not be managed due to the possibilities to give knowledge about climatic and geomorphological reconstructions. It would be better if the valuation of forest covers would be done by the determination of C bonus in Cofre de Perote.

1. Marco Teórico

1.1 Cambio global

El aumento poblacional y los patrones de consumo han ocasionado el cambio ambiental global provocando el incremento y la aceleración de fenómenos como la deforestación, la pérdida de biodiversidad, la alteración de los ciclos biogeoquímicos y la contaminación, modificando la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Vitousek *et al.*, 1997). La alteración de los ciclos biogeoquímicos se ha dado a escala regional y global desde el comienzo de la Revolución Industrial, modificando el balance de varios elementos como el carbono (C), el nitrógeno (N), el fósforo (P) y el azufre (S) (Pan *et al.*, 2002).

Particularmente, el calentamiento global se ha relacionado de forma directa con el aumento de la concentración de gases de efecto invernadero (GEI), como el dióxido de carbono (CO₂), el metano (CH₄), el óxido nitroso (N₂O), los clorofluorocarbonos (CFC's) y el vapor de agua (IPCC, 2007). La concentración de CO₂ en la atmósfera registró un aumento de ~280 ppm a más de 370 ppm (Keeling *et al.*, 2002), conteniendo cerca de 785 Pg de C (Keeling *et al.*, 2002). Esta cantidad corresponde a cerca de 15 Mg de C aéreo por cada hectárea (ha) de superficie terrestre (Janzen, 2004), los niveles más altos registrados desde hace 420 mil años (Petit *et al.*, 1999). Este aumento es atribuido al uso de combustibles fósiles desde la revolución industrial y su progresivo aumento, y a los cambios de uso/cobertura del suelo; como es el caso de la conversión de bosques a tierras agrícolas y ganaderas. Ambos han provocado una redistribución del C de las plantas y del suelo a la atmósfera (Houghton, 2001). Por ejemplo, la estimación de emisiones de C debida a los cambios de cobertura para el periodo 1850-1990 fue de 136 Gt C (Giga toneladas de C), de éstas ~87% correspondió a áreas forestales y ~13% a cultivos y pastizales (Houghton, 1999; Houghton, 2000).

1.2 Cambios de uso/cobertura de suelo

Los cambios de uso/cobertura del suelo, definidos como las alteraciones que el hombre hace tanto en los terrenos utilizados para cierta actividad, como de los atributos biofísicos (Turner & Meyer, 1994; Lambin *et al.*, 2001), son la segunda fuente de emisiones de CO₂ a la atmósfera por deforestación. Se ha reportado que entre 32.5 y 34.7 × 10⁶ km² de vegetación natural han sido convertidos a otros tipos de cobertura (Defries *et al.*, 1999). Las cifras indican que desde el año 1700 se han convertido 11.4 × 10⁶ km² de bosques a tierras de cultivo y 6.7 × 10⁶ km² de sabanas, pastizales y estepas a tierras agrícolas (Ramankutty & Foley, 1999). Los cambios de uso/cobertura del suelo, principalmente la conversión a tierras agrícolas son una fuente importante de emisión de GEI, siendo éstos responsables del 25% de las emisiones de CO₂, 50% de CH₄ y 70% del N₂O emitido por causas antropogénicas (Agriculture & Agri-Food Canada, 1998). El escenario nacional no es mucho más alentador, el inventario nacional forestal del año 2000 reportó que la tasa de pérdida forestal en el periodo comprendido entre 1976-2000 fue de 25% para bosques templados y 76% para bosques tropicales. Esto implica un promedio anual de pérdida de 86,718 ha y de 263,570 ha, respectivamente; un promedio anual de pérdida de 350,288 ha (Velázquez *et al.*, 2002).

Actualmente, cerca del 20% de las emisiones de CO₂ resultan de la transformación y degradación de los ecosistemas forestales (Dumanski & Lal, 2004). La conversión de bosques a cultivos asociada a los cambios de uso/cobertura del suelo reducen significativamente los almacenes de C e incrementan las emisiones de CO₂ a la atmósfera (Kauffman & Uhl 1990; Houghton, 1996; Bonino, 2005). La pérdida de biomasa debida a los cambios de uso/cobertura del suelo hacen necesarios estudios capaces de proveer nuevo conocimiento que estime la modificación espacial y temporal de la biomasa aérea y la potencialidad asociada en el almacenamiento de C. Por lo tanto, la estimación adecuada de la biomasa de un bosque es un elemento de gran importancia, debido a que ésta permite determinar los capitales de C y de otros elementos químicos existentes en cada uno de sus componentes. Además de representar el potencial de C que puede ser liberado a la atmósfera o conservado y fijado en una determinada superficie, cuando los bosques son manejados como estrategia de mitigación de GEI (Brown *et al.*, 1996). Los estudios de este tipo en

nuestro país son escasos, Jaramillo *et al.*, (2003) reportaron que la biomasa aérea de la selva baja caducifolia presenta un decremento del 80% con los cambios de uso/cobertura del suelo; sin embargo, existe escasa información para ecosistemas templados que permita estimar la pérdida de la biomasa por los cambios de uso/cobertura del suelo (Ordóñez *et al.*, 2008) y los efectos en los capitales de C, de N y de otros nutrientes.

Los ecosistemas forestales incluyen cinco almacenes de C: los árboles vivos, la madera y residuos leñosos muertos, la vegetación secundaria, el piso del bosque (incluye al mantillo) y el suelo (con la biomasa subterránea) (Birdsey & Heath, 1995; Woodbury *et al.*, 2007). Los cambios de uso/cobertura del suelo afectan la estructura forestal y los procesos de los ecosistemas relacionados con el almacenamiento y descomposición de estos almacenes, como el mantillo (Liu *et al.*, 2008). El mantillo es un elemento esencial de la biomasa aérea en los ecosistemas forestales (Fig. 1). Éste es definido como el componente senescente que conforma la parte más superficial del suelo y que está constituido por la hojarasca, las ramas, la corteza y los frutos que caen de los árboles (Spurr & Barnes, 1980). El mantillo, las raíces, y la muerte de éstas son las principales vías de reincorporación de los nutrientes al suelo mediante los procesos de descomposición, lixiviación y el reciclaje los nutrientes (Binkley, 1993), transfiriendo nutrientes al suelo en los ecosistemas forestales, lo que determina la renovación y entrada de materia orgánica al suelo (Bray & Gorham, 1964).

La biomasa subterránea constituye una vía importante del flujo de nutrientes en los ecosistemas terrestres (Joslin & Henderson 1987; Fahey *et al.*, 1988); se ha determinado que la concentración de éstos puede ser mayor en las raíces que en el follaje (Meier *et al.*, 1985). La cantidad de C y de nutrientes en bosques que regresan al suelo de las raíces finas puede ser igual o incluso exceder a la del mantillo (Joslin & Henderson, 1987; Reich & Nadelhoffer, 1989). Asimismo, la contribución subterránea a los capitales de C puede ser significativa, particularmente en coberturas como los pastizales (Seastedt, 1988) y algunos bosques tropicales (Vogt *et al.*, 1986). Los cambios de uso/cobertura del suelo modifican los almacenes subterráneos (Idol *et al.*, 2000; Hart *et al.*, 2003). La recuperación rápida de la biomasa radicular fina a los niveles previos al disturbio han sido encontrados en algunos estudios (Raich, 1980; Yin *et al.*, 1989), mientras otras investigaciones han mostrado un incremento gradual en el

crecimiento de la biomasa de las raíces finas en un periodo superior a los 20 años, después de la remoción de la cobertura forestal (Arunachalam *et al.*, 1996). El conocimiento de los cambios de la biomasa radicular y la distribución asociada a estos cambios mejoraría el entendimiento de las consecuencias de la deforestación sobre la vegetación y el cambio ambiental global (Jackson *et al.*, 2000).

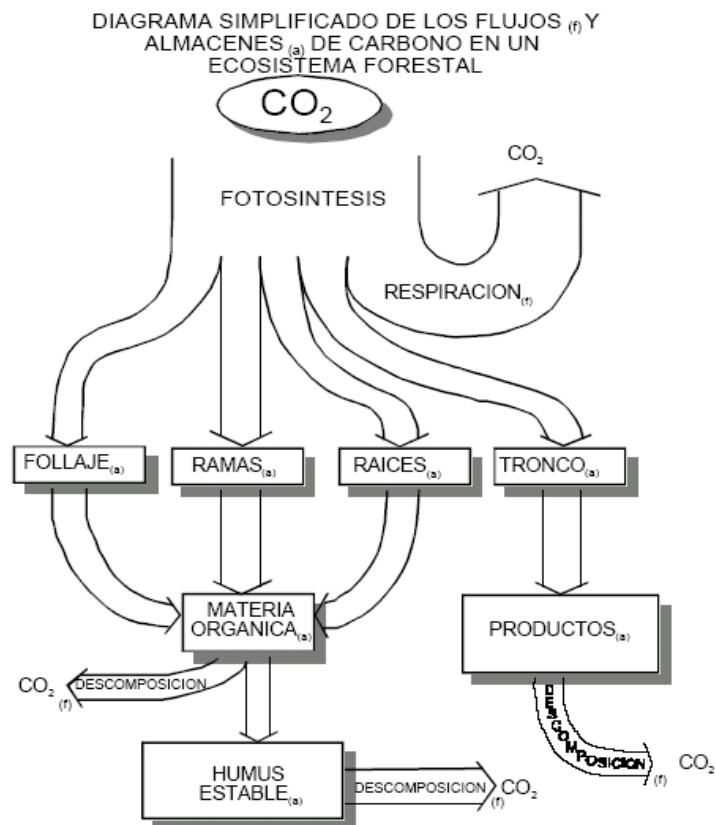


Fig. 1. Representación de los flujos y almacenes de C en un ecosistema forestal, donde el follaje, las ramas, las raíces, el tronco, los desechos, los productos y el humus estable son almacenes de C, mismos que se reincorporarán al ciclo por descomposición de la biomasa forestales (Ordoñez & Masera, 2001).

Los cambios de uso/cobertura del suelo pueden promover sucesiones secundarias que se caracterizan por tener mayores tasas de producción de biomasa aérea durante las fases de la sucesión, así como por el mayor potencial de fijación, captura y almacenamiento de C y nutrientes, previos al disturbio durante los cambios de uso/cobertura del suelo (Hughes *et al.*, 1999; Castro & Kauffman, 1998). Por esto se considera que juegan un importante rol para los almacenes regionales de C, por la

reasimilación del C liberado después de la remoción de la vegetación original (Houghton *et al.*, 2000). En este sentido, se hacen necesarios estudios que permitan estimar las diferencias existentes de almacenamiento de C en estos diversos usos/coberturas del suelo. Dentro de los ecosistemas terrestres, además de las zonas en regeneración, los pastizales y las zonas agrícolas han cobrado importancia, no por la gran capacidad de secuestro o almacenamiento de C, sino debido a la extensión que ocupan y su progresivo aumento (Matthews *et al.*, 2000). Goodale y Davidson (2002) muestran que la conversión de pastizales a zonas arbustivas no aumenta el potencial de almacenamiento de C de la biomasa aérea, por lo que se necesitan nuevas investigaciones de campo para mejorar las estimaciones a escala regional que evalúen la variabilidad de los almacenes de C en la biomasa aérea y en el suelo (Sarmiento *et al.*, 1999; Jobaggy *et al.*, 2000; Schelsinger *et al.*, 2000). Con respecto a los pastizales Schlesinger (1991) sugiere que el buen manejo tanto de los pastizales derivados del aclareo de bosques o arbustos, como de los pastizales naturales puede proveer satisfactoriamente de cobertura, además de su contribución como almacenes de C; sin embargo, cuando son cortados inapropiadamente y quemados intemperizan el suelo y contribuyen a la liberación de C a la atmósfera, por lo que sugiere que el papel de los pastizales depende enteramente del manejo al que sean sometidos. Esto sugiere que un estudio integrado de la parte aérea y el comportamiento de ésta por los cambios de uso/cobertura del suelo, complementará el entendimiento de la dinámica de la biomasa y del C en los ecosistemas terrestres.

1.3 Biogeoquímica ecosistémica

La estructura de los ecosistemas y la biomasa asociada han sido modificadas por los cambios de uso/cobertura del suelo, afectando con ello disponibilidad de nutrientes en los bosques (Mander *et al.*, 2000). Esto se debe a la alteración en las entradas y salidas de los elementos de los ciclos biogeoquímicos. Esta alteración ha contribuido no sólo a la redistribución, liberación y fijación de C y N, sino también al cambio de productividad de los bosques, que depende de una serie de factores ambientales como la radiación, la temperatura, la disponibilidad de nutrientes y de agua (Binkley, 1993). Todos estos cambios imponen nuevos retos a la ecología, por lo que hace imperioso un nuevo enfoque que promueva investigaciones a largo plazo y a mayores escalas para

entender los procesos de resiliencia y resistencia que tienen los ecosistemas, entendidos estos procesos como la capacidad de un sistema de absorber los disturbios, reorganizarse y sobreponerse a los cambios que afectaron la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (resiliencia) y la dificultad que opone el ecosistema ante los cambios (resistencia) (Walker *et al.*, 2004), para así poder adecuar e implementar planes de manejo que sirvan como estrategias de mitigación. En este sentido, se vuelve importante la determinación de los patrones, las causas y los efectos del funcionamiento de los ecosistemas a escalas de paisaje (Christensen *et al.*, 1996; Carpenter & Turner, 1998). Aunada a la información biogeoquímica, no sólo en la determinación de los patrones, sino también de los procesos asociados y de los cambios de los usos/cobertura del suelo que sufren los ecosistemas.

Como se ha mencionado, uno de los ciclos que ha sido alterado por fuerzas antrópicas es el del C, afectando la dinámica entre las fuentes y sus principales almacenes tanto atmosféricos, biológicos (principalmente la vegetación), la materia orgánica del suelo (incluyendo el detritus) y el océano (IPCC, 2000). La atmósfera, con una concentración en el año 2005 de 379 ppm (IPCC, 2007), contiene cerca de 785 Pg de C como CO₂; esta cantidad corresponde a ~15 Mg C sobre cada ha de superficie terrestre. El almacén de C en la biota es más incierto, pero los reservorios oscilan entre 400-600 Pg C (IPCC, 2000). La mayoría de éste, ~75%, se encuentra en los bosques (Janzen 2004). El reservorio de C más grande en los ecosistemas terrestres es el suelo, a una profundidad de 1 m, contiene cerca de 1 500-2 000 Pg C en varias formas orgánicas (Janzen, 2004).

Todos estos reservorios de C – la atmósfera, la vegetación, el suelo y los océanos – están conectados. El C se moviliza de la atmósfera a la tierra por medio de la fotosíntesis. La entrada se calcula en 120 Pg C por año, esto es por medio de la productividad primaria bruta (PPB), lo que incluye la productividad primaria neta (PPN) y la respiración. Sin embargo, la mitad del C secuestrado vía fotosíntesis es liberado en forma de CO₂ a través de la respiración autotrófica, por lo que la productividad primaria neta (PPN) es ~60 Pg C por año. Esta cantidad de C es temporalmente almacenada en los tejidos vegetales, pero eventualmente entra a una etapa senescente. Al mismo tiempo la respiración heterotrófica (por medio de

microorganismos) y el fuego regresan CO₂ a la atmósfera alrededor de 60 Pg C al año (Schlesinger, 1991).

El ciclo del C está ligado a los ciclos de otros nutrientes como N, P y S entre otros, por lo que la deficiencia de nutrientes en el suelo, limitaría la obtención y acumulación de C (Molina & Smith, 1998; Mooney *et al.*, 1999; Schlesinger, 1991). En los ecosistemas terrestres preservados y perturbados son frecuentes las restricciones de N, lo que se debe a las numerosas rutas por las que éste se pierde, así como a los elevados costos energéticos que son necesarios para su obtención (Scholes *et al.*, 1999).

Las alteraciones antrópicas al ciclo del N han ocasionado la duplicación en la entrada de este elemento a los ecosistemas (Vitousek, 1997). Algunas de las consecuencias observadas de la alteración del ciclo del N son el incremento global del óxido nitroso (N₂O), uno de los más importantes GEI, así como el incremento regional de otros óxidos de nitrógeno (incluyendo el óxido nítrico), y la pérdida de nutrientes como el Ca y el K, que son esenciales para la fertilidad del suelo (Binkley, 1993). Asimismo, los cambios de uso/cobertura del suelo, asociados a los planes de manejo a los que son sometidos los ecosistemas, no sólo han modificado los ciclos de C y de N (que han sido más estudiados), sino también en los ciclos del P, del Ca, del K y del Mg (Mander *et al.*, 2000; Hart *et al.*, 2003; Foster *et al.*, 2003).

1.4 Sumideros de C

Durante la década de los ochentas, el incremento de liberación de C a la atmósfera fue de 3.3 ± 0.2 millones de Giga toneladas de C por año (Gt C año⁻¹). Asimismo, la tasa de emisiones de combustible fósil de ese mismo período fue de 5.5 ± 0.5 Gt C año⁻¹ (Marland *et al.*, 2000). Esto indica que gran parte de las emisiones de CO₂ no permanecieron en la atmósfera, sino que quedaron contenidas en el océano, en la biosfera terrestre o en ambas. El almacén de C oceánico es el mejor conocido de éstos. De acuerdo al IPCC, los océanos absorbieron 2.0 ± 0.8 Gt C año⁻¹, lo que sugiere que el almacén neto de C terrestre fue de solamente de 0.2 ± 1.0 Gt C año⁻¹. Por otro lado, la liberación de C estimada por la deforestación fue de 1.6 ± 1.0 Gt C año⁻¹, lo que indica que podría haber habido un aumento compensatorio en el secuestro de C

terrestre que hubiese resultado en $1.8 \pm 1.6 \text{ Gt C año}^{-1}$ (Sarmiento *et al.*, 1999). De lo anterior, se infiere que aproximadamente la mitad del CO_2 atmosférico antropogénico (uso de combustible fósil y cambios de uso/cobertura del suelo, principalmente) reside en la atmósfera, ya que encuentra su destino (temporal) en ecosistemas terrestres o en los océanos (Sarmiento *et al.*, 1999). Estos procesos de captura y almacenamiento de C son llamados “sumideros”, “almacenes” o “reservorios” de C. Sin embargo, aunque ya se conoce su existencia, aún es poco entendida la dinámica y permanencia del C en dichos sitios (Sarmiento *et al.*, 1999). Es importante recalcar que depende de los regímenes de manejo a los que son sometidos los bosques, que éstos puedan ser considerados como sumideros y no como fuentes de CO_2 . En este sentido, el protocolo de Kyoto (1992), estableció como objetivo la estabilización y reducción de las emisiones de GEI, para mitigar el cambio climático y promover el desarrollo sustentable por medio de proyectos de conservación y secuestro de C (Cowie *et al.*, 2007b). Los acuerdos de Marrakech establecieron como estrategias alternativas de mitigación, actividades como la aforestación, reforestación y deforestación (García-Oliva & Maser, 2004; Cowie *et al.*, 2007b). Canadell *et al.*, (2007), Cowie *et al.*, (2007a), el IPCC, (2007) y Schlamadinger *et al.*, (2007) sugieren que el esquema actual del Protocolo de Kyoto tiene una estructura compleja y costosa para monitorear las emisiones y remociones de GEI en el sector de uso del suelo debido a que sólo se han incluido algunas áreas o actividades en la mitigación de GEI. Esto ha generado el reto de implementar diferentes estrategias como incluir todos los usos de suelo de una región (Cowie *et al.*, 2007) para mejorar las estrategias de mitigación de CO_2 a la atmósfera. Es decir, el entendimiento de la distribución espacial y temporal en el paisaje, debe incluir tanto coberturas forestales como aquellas que son resultado de los cambios de uso/cobertura del suelo, lo que enriquecerá el abordaje, planeación e implementación de las estrategias de mitigación. Con respecto a las áreas forestales, se ha documentado que los bosques tropicales son los que contienen el almacén más grande de C, seguido de los bosques boreales y templados (Field *et al.*, 2004). Sin embargo, las altas tasas de deforestación a los que son expuestos han hecho que se considere a los bosques tropicales más como fuentes que como sumideros de C. Los bosques templados de Norteamérica y de Europa han contribuido también por deforestación al incremento de emisiones de CO_2 por la introducción de áreas agrícolas y ganaderas (Puhe & Ulrich 2001; Magnani *et al.*, 2007). Sin embargo, recientemente, esto se ha invertido, sugiriendo la reconsideración de los bosques templados de estas

regiones como un sumidero neto de C debido al abandono de las áreas agrícolas y al manejo forestal sustentable (Kaipainen *et al.*, 2004; IPCC, 2007).

1.5 Bosques templados como sumideros de C

Se ha identificado que entre los ecosistemas del mundo, los bosques son los mayores sumideros de C (Jandl, 2001). Dixon *et al.*, (1994) estiman que aproximadamente 1146 Pg C se encuentran almacenados en estos ecosistemas. Otras estimaciones (Tabla 1) refieren que los ecosistemas forestales almacenan el 40% del C total contenido de los ecosistemas terrestres (Mattews *et al.*, 2000). Las mayores cantidades de C se encuentran almacenadas en los bosques tropicales y boreales (Mattews *et al.*, 2000). Sin embargo, el C de esas dos áreas está almacenado en partes diferentes. En los trópicos, la mayor parte se encuentra en la vegetación, mientras que en las regiones boreales el suelo es el almacén más grande (Mattews *et al.*, 2000). Los pastizales y las zonas agrícolas generalmente acumulan menos C que los bosques, si se toma en cuenta por unidad de área, sin embargo, la gran extensión que ocupan hace que se transformen en importantes sumideros de C (Mattews *et al.*, 2000).

Los bosques templados cubren más de 10 millones de km² en el mundo, esto es más del 25% de toda el área forestal, cubriendo más del 8% del área continental y el 2% de la superficie terrestre (Martin *et al.*, 2001). Los bosques templados se encuentran en el oeste de Europa, el este de Norteamérica y el este de Asia (Archibold, 1994). De estos bosques 40% son perennifolios y 60% son deciduos (Martin *et al.*, 2001).

Los bosques templados fijan el C a través de la fotosíntesis reduciendo el CO₂ atmosférico. El crecimiento de las plantas involucra la acumulación de CO₂ a través de los procesos de oxidación de la respiración autotrófica. El fuego y la mortalidad liberan C de manera rápida mientras que los procesos de respiración heterotrófica lo hacen de manera lenta (Martin *et al.*, 2001). El fuego y la tala asociada a los cambios de uso/cobertura del suelo son también fuentes importantes de liberación de CO₂ en los bosques templados (Martin *et al.*, 2001). Los bosques templados producen 6.7 Pg C año⁻¹ por la PPN y 175 Pg C son almacenados (Whittaker & Likens, 1973) en forma de biomasa, lo cual estima que el tiempo de residencia del C en las plantas de los bosques

templados es de ~25 años (Whittaker & Likens, 1973). Los bosques templados contienen el almacén más grande de C (1.4×10^{17} g de C y 2.6×10^{17} g de C en la biomasa aérea y en el suelo, respectivamente) (Field *et al.*, 2004). No obstante que históricamente los bosques templados de Norteamérica y Europa han contribuido a la deforestación y emisiones de CO₂ a la atmósfera, debido a la deforestación y a la introducción de áreas agrícolas y ganaderas (Puhe & Urlich 2001; Magnani *et al.*, 2007). Recientemente, como se mencionó, se ha sugerido que los bosques templados de estas regiones son un sumidero neto de C debido al abandono de las áreas agrícolas y al manejo forestal sustentable (Kaipainen *et al.*, 2004; IPCC, 2007). Tal situación se puede revertir, convirtiendo a las áreas forestales en sumideros de C para reducir la cantidad de CO₂ presente en la atmósfera. El potencial para el secuestro de C de los bosques secundarios y áreas degradadas reforestadas, depende del manejo (Liski & Westman, 1997; Lugo & Brown, 1993; Silver *et al.*, 2000b).

Tabla 1. Estimación de acumulación de C en los diferentes tipos de ecosistemas (Matthews *et al.*, 2000).

| Tipo de ecosistema | Área total (10 ⁶ km ²) | Capital global de C (Gt C) | | | Almacén de C/área (tC/ha) |
|-----------------------|--|----------------------------|------------------|----------------------|------------------------------|
| | | Vegetación (Bajo-alto) | Suelo (media) | Total (Bajo-alto) | Bajo-alto |
| Bosques | | | | | |
| Alta latitud | 10.3 | 46-115 | 266 | 312-380 | 303-370 |
| Media latitud | 5.9 | 37-77 | 84 | 122-161 | 206-273 |
| Baja latitud | 12.8 | 48-265 | 131 | 180-396 | 140-310 |
| Sub-total bosques | 29.0 | 132-457 | 481 | 613-938 | 211-324 |
| Pastizales | | | | | |
| Alta latitud | 10.9 | 14-48 | 281 | 295-329 | 271-303 |
| Media latitud | 20.1 | 17-56 | 140 | 158-197 | 79-98 |
| Baja latitud | 21.7 | 40-126 | 158 | 197-284 | 91-131 |
| Sub-total bosques | 52.6 | 71-231 | 579 | 650-810 | 123-154 |
| Agricultura | | | | | |
| Alta latitud | 3.4 | 8-18 | 45 | 52-62 | 156-187 |
| Media latitud | 12.7 | 21-52 | 134 | 155-186 | 122-147 |
| Baja latitud | 9.5 | 20-72 | 85 | 105-157 | 110-164 |
| Sub-total Agricultura | 25.6 | 49-142 | 264 | 313-405 | 122-159 |
| Otros | | | | | |
| Alta latitud | 18.6 | 3-31 | 65 | 69-96 | 37-52 |
| Media latitud | 11.1 | 9-25 | 61 | 70-86 | 64-78 |
| Baja latitud | 8.8 | 4-16 | 34 | 38-50 | 43-56 |
| Sub-total otros | 38.5 | 16-72 | 160 | 177-232 | 46-60 |
| Total | 145.7 | 268-901 | 1484 | 1752-2385 | 120-164 |

1.6 Bosques templados en México

Los bosques templados en México cubrían ~25.5 millones de hectáreas. Actualmente se estima que ~40% de las áreas que originalmente ocupaban estos ecosistemas han sido transformadas a otras coberturas de suelo (Toledo *et al.*, 1989), con tasas de deforestación anual de 0.5 a 0.8% (Masera *et al.*, 1997). Los bosques de pino y encino en México son de los ecosistemas más ricos en especies, ya que el país posee aproximadamente 7,000 especies, esto es ~25% de la flora fanerogámica (Rzedowski 1991; Challenger, 1998). Estos bosques contienen alrededor de 50 especies de pinos, las cuales representan el 50% del total a nivel mundial (Conabio, 2001).

Este tipo de ecosistema podría haber cubierto alrededor del 20% del territorio nacional (Rzedowski 1991; Challenger 1998); alrededor del 5% es ocupado por bosques de encinos, 14% por bosques de pino-encino y 1% por otras coníferas (Rzedowski 1991). Sin embargo, históricamente, estos ecosistemas han sufrido una alta tasa de disminución en su extensión y en el número de especies debido a las elevadas tasas de deforestación y la extracción forestal maderable legal y clandestina (Rzedowski, 1978; Gómez-Pompa, 1985; Masera *et al.*, 1997; Challenger, 1998). Debido a ello, México se encuentra entre los 10 principales emisores de CO₂ por deforestación (Detwiller & Hall 1988, García-Romero *et al.*, 2004); particularmente, de los bosques templados y tropicales (12.9 y 54.1 Pg C año⁻¹, respectivamente) (Masera *et al.*, 1997). Los cambios de uso/cobertura del suelo en estos ecosistemas son complejos temporal y espacialmente, identificado que la expansión de áreas ganaderas y la urbanización son los procesos determinantes en la conversión histórica de bosques, así como el reciente abandono de las áreas agrícolas (García-Romero *et al.*, 2004; Gómez-Mendoza *et al.*, 2006; Galicia & García-Romero, 2007). Estos procesos han generado la heterogeneidad espacial de los cambios de uso/cobertura del suelo y de las características biofísicas, del paisaje provocando incertidumbre sobre la cantidad y distribución espacial del C almacenado a nivel regional en estos ecosistemas. Esto hace necesarios nuevos estudios que generen información sobre los capitales de C y de nutrientes asociados a la heterogeneidad espacial y temporal a los que son expuestos.

En México estos ecosistemas están sujetos a altas tasa de cambio de uso/cobertura del suelo y manejo forestal no sustentable por lo que se puede decir que: 1) existen pocos estudios sobre las consecuencias del manejo forestal sustentable sobre los capitales de C; 2) existen pocos estudios de línea base de los cambios de uso/cobertura del suelo y sus impactos sobre los almacenes de C, y 3) no existen escenarios futuros sobre las implicaciones de las tendencias actuales y del cambio del uso/cobertura del suelo actual sobre el potencial de secuestro de C en un marco del potencial de mitigación. Tal investigación puede proporcionar información valiosa sobre los patrones del potencial de secuestro de C en México, permitiendo: 1) examinar la alternativa de que las tierras pueden incluir el sistema de créditos y débitos de secuestro de C; 2) analizar el papel del manejo forestal sustentable como estrategia de mitigación ante el cambio climático, 3) implementar escenarios futuros sobre las consecuencias del manejo forestal sobre los capitales de C y 4) establecer criterios para implementar el pago de servicios ambientales en México.

El potencial que tiene México para secuestrar C es de 33 a 113×10^6 Mg C para áreas forestales, de 30 a 85×10^6 Mg C mediante plantaciones forestales y de 1 a 3×10^6 Mg C por regeneración natural con especies forestales (Trexler & Haugen, 1995). Se ha reportado que el C en la biomasa aérea de bosques templados es de 2.5 Gt C (Tabla 2), con un intervalo medio en bosques no fragmentados de 48.6 a 302 Mg C ha⁻¹ (Ordoñez *et al.*, 2008) (Tabla 3), mientras que la de los suelos de estos mismos ecosistemas es de 2.36 Gt C (Masera, 2001). Por lo tanto, este ecosistema puede ser considerado para implementar estrategias de emisiones de GEI debido a su extensión e importancia ecológica y económica.

Tabla 2. Estimados de superficie cubierta por diferentes tipos de vegetación y almacenes de C asociados para México (modificado de Jong, *et al.*, 2003 y Masera, *et al.*, 2001). Nota: 1 Gton C = 10⁹ ton C.

| Cobertura vegetal | | Superficie (miles ha) | Densidad de C (Mg C ha ⁻¹) | Reservorio de C (Gt C) |
|------------------------------|----------------------------------|--------------------------|---|---------------------------|
| Bosques | Bosque de coníferas | 9 985 | 257 | 2.5 |
| Naturales | Bosque latifoliados templados | 8 409 | 236 | 1.9 |
| | Selvas tropicales siempre verdes | 5 717 | 305 | 1.7 |
| | Selvas tropicales caducifolias | 15 338 | 154 | 2.3 |
| | Bosques semi-áridos | 62 840 | 80 | 5.0 |
| | Bosques degradados | 21 484 | 122 | 2.6 |
| Plantaciones | Con rotación prolongada | 3 | 191 | 0.0006 |
| | Plantaciones de restauración | 147 | 180 | 0.0265 |
| Bosques manejados | Coníferas | 6 444 | 234 | 1.5 |
| Áreas protegidas | Selvas tropicales siempre verdes | 900 | 309 | 0.28 |
| | Templado | 672 | 240 | 0.16 |
| Otros usos | Tropical siempre verde | 1 765 | 305 | 0.54 |
| | Tropical caducifolio | 106 | 154 | 0.02 |
| | Áreas pantanosas | 303 | 282 | 0.09 |
| | Bosques semi-áridos | 3 170 | 97 | 0.30 |
| Otros usos | Agricultura | 25 939 | 89 | 2.3 |
| | Pastizales | 24 893 | 95 | 2.4 |
| | Agroforestería | 900 | 159 | 0.1 |
| Total | | | | 23.7 |

Tabla 3. Estimados de contenido de C en bosques de coníferas en México (incluye biomasa aérea y subterránea). Modificado de Ordoñez *et al.*, 2008.

| Tipo de vegetación | Media (Mg C ha ⁻¹) | Intervalo (Mg C ha ⁻¹) | Fuente |
|---------------------|-----------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|
| Bosque de coníferas | 50 | 50-118 | Cairns <i>et al.</i> , (1995) |
| (sin especificar) | 70 | | Masera <i>et al.</i> , (1997) |
| | 118 | | Masera <i>et al.</i> , (2001) |
| Bosque de pino | 120 | 79.7-244 | de Jong <i>et al.</i> , (1999) |
| Bosque de pino | 126.8 | 48.6-257.8 | Ordoñez <i>et al.</i> , (2008) |

2. Planteamiento del problema

En el centro del país los cambios de uso/cobertura del suelo que mayor impacto han tenido en los ecosistemas templados se relacionan con la expansión de las actividades agropecuarias. De acuerdo con la SEMARNAP (1998), el 82% de la deforestación nacional ocurrida entre 1950 y 1995 se debe a esta causa. Uno de los efectos se manifiesta a través de una incontrolada expansión del monocultivo y desplazamiento

de la agricultura de temporal, lo que ha provocado fragmentación y pérdida de conectividad de los bosques (Maserá *et al.*, 1997). El mosaico generado por los cambios de uso/cobertura permite estudiar la influencia de estos cambios en la biomasa aérea y en la capacidad de almacenamiento de C a nivel paisajístico. El deterioro y la pérdida de cobertura forestal en los bosques templados, en especial las áreas de montaña, tiene efectos en la capacidad de captura y almacenamiento de C, por lo que la perturbación o eliminación de estos “sumideros” deben prevenirse, implementándose estrategias para la preservación de los sistemas forestales.

En México no existen datos precisos acerca de la reducción de la biomasa asociada a los procesos de cambio de uso/cobertura del suelo lo que impide desarrollar modelos de flujo de C a escala regional (de Jong, 2001; Ordoñez *et al.*, 2008). En México se considera prioritario tener estos datos relacionados a los flujos de C con la dinámica del uso/cobertura de suelo, ya que con ellos se puede determinar el papel que juega esta dinámica de C en el balance general de emisiones de GEI a nivel nacional (de Jong, 2001). Dentro de este contexto cobra importancia la escasa información que existe para los bosques templados del Centro y Sur de México, los cuales sufren actualmente un acelerado proceso de deforestación y degradación, con tasas de cambio comparables a las de las selvas del país (Maserá, 1996; Ordoñez, 1998 y 1999).

El presente trabajo estimó la biomasa aérea de los diferentes tipos de uso/cobertura de suelo y su papel en el secuestro y almacenamiento de C a través de las diferentes trayectorias que han tenido los bosques templados de Cofre de Perote. Esto es de gran importancia debido a que existen pocos estudios que se han enfocado en ecosistemas de bosques templados de montaña y que hayan puesto énfasis en estas trayectorias (extracción forestal, reforestación, regeneración, sucesión y pastizales), lo que permitirá mejorar el entendimiento de los ecosistemas terrestres como sumideros de C a escala regional. Esta información servirá como herramienta para la futura creación e implementación de nuevas estrategias de mitigación.

3. Objetivo General

Cuantificar la biomasa aérea y subterránea y sus capitales de carbono en un mosaico de coberturas de regeneración, reforestación y bosques maduros templados del Cofre de Perote, Veracruz.

3.1 Objetivos Particulares:

- i. Caracterizar la estructura de los bosques templados de regeneración, reforestación y bosques maduros del Cofre de Perote, Veracruz.
- ii. Cuantificar la biomasa arbórea, del mantillo y de las raíces de los bosques templados de regeneración, reforestación y bosques templados maduros del Cofre de Perote, Veracruz.
- iii. Cuantificar los capitales de C, N, P, K, Mg y Ca de los componentes arbóreo, mantillo y raíces en bosques templados de regeneración, reforestación y bosques templados maduros del Cofre de Perote, Veracruz.
- iv. Evaluar la biomasa y los capitales de C, N, P K, Mg y Ca de coberturas de pastizales y arbustos del Cofre de Perote, Veracruz.
- v. Estimar el potencial de almacenamiento de C futuro en coberturas de regeneración, reforestación y bosques templados maduros del Cofre de Perote, Veracruz.
- vi. Estimar la variación espacial de la biomasa aérea a escala del paisaje en el Cofre de Perote, Veracruz.

4. Área de estudio y métodos

4.1 Área de estudio

El estudio fue realizado en el volcán Cofre de Perote, Veracruz, localizado entre 19° 26'24''N, 97° 07'17''W y 19°26'32''N, 97° 07' 25''W, entre 2400 y 4200 m s.n.m. (Fig.2). El clima de la región es templado frío, con una temperatura media de 11 a 14°C (Campos, 2004). De las zonas altas a las altiplanicies la precipitación anual decrece de 800 a 400 mm y el periodo seco se incrementa de 4 a 8 meses (Campos, 2004); el mes más frío es enero y mayo el más caluroso (Campos, 2004). El suelo pertenece a la clase de los Andisoles (Soil Taxonomy, Typic Hapludand; FAO/ISRIC, Andosol dístico) y se caracteriza por presentar un horizonte A húmico, donde destacan abundantes raíces finas y medias (Campos, 2002). Los suelos del Cofre de Perote están desarrollados sobre cenizas volcánicas, son suelos alofánicos, de textura franca, con densidades aparentes menores entre 0.5 y 0.9 g cm⁻³, pH ligeramente ácido (5.4 - 6.9) y reservas bajas de cationes (Gamboa, 2008). La concentración de carbono es alta (Gamboa, 2008). Los ecosistemas están representados por varios tipos de bosques templados: 1) pinar mixto (sobre los 3000 m s.n.m.), compuesto por *Pinus patula*, *P. ayacahuite*, *P. teocote*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus* y *P. oaxacana*; 2) bosque de oyamel (entre los 2000 y 3500 m s.n.m.), compuesto por *Abies religiosa*; 3) bosque de pino prieto (*P. hartwegii*) (entre los 3500 y 4000 m s.n.m.); 4) zonas de pastizales (entre los 2200 y 3800 m s.n.m.) en los que predominan los zacatones. Las especies más abundantes en el estrato herbáceo son: *Muhlenbergia macroura*, *Muhlenbergia* sp., *Calamagrostis tolucensis*, *Festuca willdenowiana*, *F. rosei*, *F. tolucensis*, *Poa femaldiana*, *P. conglomerata*, *Stipa ichu* y *Trisetum spicatum*. Así como zonas sucesionales intercaladas con los pastos y plántulas de coníferas, representadas por los arbustos *Baccharis conferta* y *Senecio salignus*. En el páramo de altura a partir de los 4000 m s.n.m., dominan los pastos *Calamagrostis tolucensis*, *C. schiedeana*, *Festuca tolucensis*, *F. amplissima*, *F. livida*, *Stipa ichu* y *Trisetum spicatum* (PMPNCP, 2007).

El Parque Nacional Cofre de Perote presenta estados sucesionales como resultado del abandono de las actividades antrópicas, como la introducción de la agricultura de temporal (maíz, papa y haba) y la ganadería extensiva (ganado vacuno, bovino y

caprino), lo cual trae como consecuencia la pérdida de bosques templados como bosques mixtos de pinos, abetos y de pino-encino.

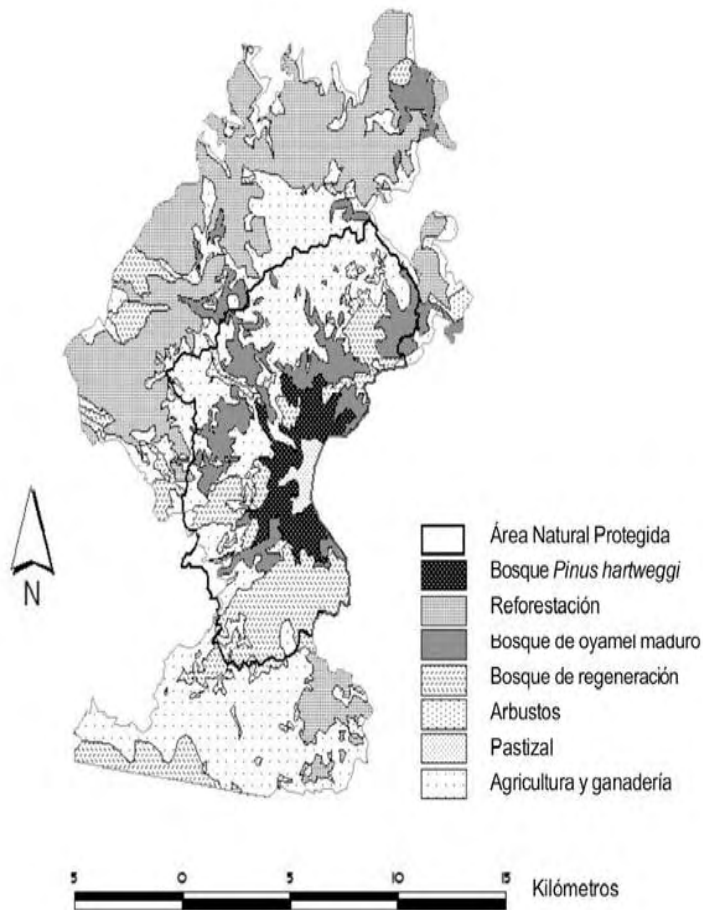


Fig. 2. Localización del área de estudio y los principales trayectorias de uso del suelo en Cofre de Perote, Veracruz.

4.2 Diseño de estudio

En cuatro diferentes áreas del oeste del Cofre de Perote se seleccionaron parcelas en tres tipos de coberturas con base en su representatividad y en las trayectorias de los diferentes usos/cobertura del suelo con diferente composición y conservación: bosque maduro, bosque reforestado, estados sucesionales y pastizales. 1) Aguazuelas: reforestación de *P. patula* de 12 años, 2) Conejo 2: regeneración de *P. montezumae* y

Abies religiosa de 23 años, 3) Normal 2: reforestación de *P. oaxacana*, *P. teocote* y *P. patula* de 28 años, 4) Normal 1: reforestación de *P. oaxacana*, *P. teocote* y *P. patula* de 30 años, 5) Conejo 1: Regeneración de *P. montezumae*, *P. oaxacana*, *P. patula* de 41 años, 6) Conejo 2: bosque maduro de *A. religiosa* de 75 años, 7) Bosque maduro de *P. hartwegii* de 103 años. En general, las unidades dentro de una misma zona presentan características topográficas similares, excepto por las zonas forestales, las cuales se presentan en áreas con una pendiente mayor. En la tabla 4 se pueden observar las características de las coberturas muestreadas: siete zonas forestales, tres pastizales y dos arbustivas.

Tabla 4. Descripción de las 12 coberturas que comprendieron la zona de estudio.

| Zona | Clima y altitud (m.s.n.m) | Geoforma | Localidad | Coberturas | coordenadas | Nomen - clatura |
|------|---------------------------|--|------------|--|-----------------------------------|-----------------|
| NW | Cb' (w2) ~2550 | Piedemonte alto depósitos piroclásticos | Normal | 1. Reforestación <i>Pinus patula</i> , <i>P. teocote</i> y <i>P. oaxacana</i> (30 años) | 21 60 971 N 6871 48 W | Rf30 |
| | | | | 2. Reforestación <i>P. patula</i> , <i>P. teocote</i> y <i>P. oaxacana</i> (28 años) | 21 61 882 N 68 6073 W | Rf28 |
| NW | Cb' (w2) ~3350 | Ladera baja (lava piroclásticos) | Conejo 1 | 3. Bosque de regeneración de <i>P. montezumae</i> y <i>Abies religiosa</i> (41 años) | 2159925 N 694560 W | Rg41 |
| | | | | 4. Sucesión <i>Baccharis conferta</i> | 2160072 N 694620 W | Ar1 |
| NW | Cb' (w2) ~3500 | Ladera media (Flujos de lava) | Conejo 2 | 5. Bosque de regeneración de <i>A. religiosa</i> y <i>P. montezumae</i> (23 años) | 692064 N 2159393 W | Rg23 |
| | | | | 6. Bosque maduro de <i>A. religiosa</i> (75 años) | 692311 N 2159538 W | Bm75 |
| | | | | 7. Pastizal <i>Calamagrostis toluensis</i> , <i>C. schiedeana</i> , <i>Festuca toluensis</i> , <i>F. amplissima</i> y <i>F. livida</i> | 692363 N 2159306 W | P1 |
| NW | Cb' (w2) ~3860 | Ladera alta (flujos de bloque) | Lajas | 8. Bosque maduro de <i>P. hartwegii</i> (103 años) | 2156291 N 69 31 61 W | Bm103 |
| | | | | 9. Pastizal <i>C. toluensis</i> , <i>C. schiedeana</i> , <i>Festuca toluensis</i> , <i>F. amplissima</i> y <i>F. livida</i> | 693025 N 2157250 W | P2 |
| SE | Cb' (w1) ~2900 | Piedemonte alto (Flujos de bloques) Flujo de lava recientes sepultados por cenizas) | Aguazuelas | 10. Reforestación <i>P. patula</i> (12 años) | 21 49209 N 694383 W | Rf12 |
| | | | | 11. Sucesión <i>B. conferta</i> | 2148780 N | Ar2 |
| | | | | 12. Pastizal <i>C. toluensis</i> , <i>C. schiedeana</i> , <i>F. toluensis</i> , <i>F. amplissima</i> , <i>F. ivida</i> . | 693471 W 2148205 N 690026 W | P3 |

4.2.1 Estructura forestal y biomasa aérea

4.2.1.1 Bosques

En cada una de las siete zonas forestales se establecieron cinco cuadrados de 500 m², en parcelas de 10 × 50 m (N=35). En cada una de las parcelas se determinó la especie y el diámetro a la altura del pecho (DAP) (cm) de cada uno de los individuos. Debido a que no era posible medir la altura (m) de todos los individuos se procedió a la elaboración de ecuaciones obtenidas por medio de una regresión entre el DAP y la altura de una muestra representativa. Asimismo, se eligieron 15 individuos para tomar las muestras dendrocronológicas por medio de un taladro Pressler (dos muestras por árbol), con el fin de conocer la edad de los sitios (años), el incremento corriente anual (ICA) y el incremento medio anual (IMA).

El área basal fue estimada con las estructuras diamétricas (m²ha⁻¹), mientras que para la obtención de la biomasa arbórea (Mg ha⁻¹) se utilizaron ecuaciones alométricas (Tabla 5).

Dentro de las parcelas de 500 m² se seleccionaron cinco subcuadrados de 0.25 × 0.25 m para coleccionar el mantillo, el cual fue separado en capas: 1) A= la nueva, superficial o reciente (N=175) y 2) B= la de fermentación (N=175). Posteriormente, las muestras fueron llevadas al laboratorio y secadas a 60° C hasta alcanzar un peso constante para determinar su biomasa.

4.2.1.2 Pastizales

El muestreo para estimar la biomasa de las plantas del estrato herbáceo se realizó en el mes de mayo, seleccionando en cada uno de los pastizales una parcela de 50 × 50 m, dentro de la cual se trazaron 25 cuadrados de 1 × 1 m, en los que se coleccionaron todos los pastos, para posteriormente llevarlos al laboratorio, secarlos a 60° C hasta alcanzar peso constante y determinar su biomasa. Asimismo, se realizó un censo estableciendo categorías según el tamaño de los pastos. Posteriormente, con los pesos determinados según cada categoría de los pastos se estimó la biomasa por área.

Tabla 5. Modelos de ecuaciones alométricas de especies de bosques templados reportados por la literatura. (Donde, Y = Biomasa y DAP = Diámetro a nivel del pecho).

| Especie | Modelo | Autor |
|-------------------------|---|------------------------------------|
| <i>Pinus ayacahuite</i> | | |
| <i>P. montezumae</i> | | |
| <i>P. pseudostrobus</i> | $Y = 0.084(DAP)^{2.475}$ | Ayala (2001) |
| <i>P. oaxacana</i> | | |
| <i>P. hartweggi</i> | | |
| <i>P. patula</i> | $Y = \text{Exp}(-1.8621 + 2.2768 \ln(DAP))$ | Castellanos <i>et al.</i> , (1996) |
| <i>Abies religiosa</i> | $Y = 0.0754*(DAP)^{2.513}$ | Avendaño (2006) |

4.2.1.3 Arbustos

El muestreo para estimar la biomasa en las zonas arbustivas se realizó en octubre. En cada una se seleccionaron cuadrados de 50×50 m, en éstas se marcaron 15 parcelas distribuidas aleatoriamente de 25 m^2 ; dentro de éstas se realizó un censo. Posteriormente, se tomaron medidas, como el diámetro promedio, obtenido de los diámetros mayor y menor de la copa, así como la altura promedio del arbusto y el diámetro basal, siguiendo el método descrito en Russell y Tompkins (2006). Se seleccionaron 20 individuos para la elaboración de una ecuación alométrica. Los individuos fueron medidos, cortados a ras del suelo, pesados (en fresco) y separados en sus diversos componentes (hojas y ramas); posteriormente, las muestras fueron llevadas al laboratorio para estimar la biomasa y determinar el porcentaje de humedad de los arbustos. Las regresiones fueron generadas con el paquete estadístico de R.2.5.1 (2007).

Se generaron dos ecuaciones alométricas (Tabla 6) para la determinación de biomasa del arbusto *Baccharis conferta*. Esto debido a las diferencias entre las condiciones abióticas de éstos. Por ejemplo, en las zonas más bajas la variable con mayor importancia resultó ser la altura, y en las zonas más altas el promedio del ancho de la copa, debido a que los arbustos suelen ser más pequeños y anchos en las zonas más frías y con mayor altitud.

4.2.2 Biomasa subterránea

El muestreo de la biomasa radicular fue realizado en el mes de mayo de la siguiente manera: en los siete tipos de bosques, los tres pastizales y los dos tipos arbustivos se tomaron cinco muestras de suelo con un nucleador a tres profundidades 0-10, 11-20 y de 21-30 cm (N= 180). Posteriormente, las muestras de suelo fueron llevadas al laboratorio y tamizadas para extraer, separar y lavar las raíces ≤ 3 mm de diámetro. Finalmente, las muestras fueron secadas a 60° C hasta alcanzar peso constante para la obtención de su biomasa.

4.3 Concentración de C, N, P, Ca, K y Mg

Las muestras vegetales secas (troncos, arbustos, pastos, mantillo y raíces) fueron molidas y tamizadas para determinar la concentración de C y nutrientes. Para la determinación de concentraciones de C y N se ocupó un analizador de C Perkin Elmer. Para la determinación de P, Ca, K y Mg se realizó una digestión con la mezcla ácido nítrico perclórica en una relación 2:1 para poner en solución al P, K, Ca y Mg. El P se midió por espectrofotometría de emisión mediante el complejo coloreado de amarillo de vanadato y los cationes mediante espectrofotometría de absorción atómica (Ca^{+2} y Mg^{+2}) y por espectrofotometría de emisión atómica de acuerdo a las metodologías del Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados (Etchevers, 1988). Los capitales de C y de los otros nutrientes de la vegetación se calcularon con la multiplicación de la masa por la concentración de C y de los nutrientes

4.4 Incremento corriente anual (ICA)

Se calcularon la edad, los incrementos corrientes anuales y medios de los árboles por medio de las muestras obtenidas con los taladros Pressler. Las muestras fueron montadas, lijadas y escaneadas. Se utilizó el programa Wind-dendro para obtener el número de anillos, el ancho total del anillo (con una exactitud de 0.001 mm), la diferencia entre madera temprana y tardía, la densidad de la madera (lo que permite descartar anillos falsos). Estos datos permitieron calcular el ICA, lo que ayudó a generar por medio de una regresión una ecuación con la que se calculó la biomasa en el

tiempo, a través de su clase diamétrica. Esto nos permitió hacer diferentes proyecciones temporales tanto para la estimación de biomasa, como la potencial de almacenamiento de C, con el uso de los contenidos netos. Las regresiones entre la edad y el incremento de la biomasa se hicieron con el paquete estadístico R 2.5.1 (2007).

4.5 Distribución espacial de la biomasa a escala del paisaje

La delimitación del área de estudio se realizó por medio del modelo digital de elevación, utilizando 77 puntos de control terrestre tomados dentro (45) y fuera (32) de las parcelas de estudio en conjunto con una fotointerpretación visual eliminando los grandes manchones agrícolas. Para el proceso se utilizó una imagen LandSat ETM+7 del 22 de enero del 2003 (libre de nubes).

El índice normalizado de vegetación (INDV) se calculó a partir de las bandas TM 3 y TM 4 con el programa `tm_index.exe` (Parrot, 2003). Posteriormente, se georreferenció y se introdujo al programa ArcGIS 9.1. Con los 12 puntos de control terrestre se asignaron los valores del INDV¹; a partir de estos valores se generó un modelo lineal generalizado (glm) de tipo Poisson en el programa R 2.5.1, tomando los valores de la biomasa calculada de los sitios y los valores del INDV como variables independientes, para estimar los valores de biomasa aérea total del Cofre de Perote.

4.6 Análisis de datos

La variación espacial en la biomasa aérea de los árboles, de los pastos, de los arbustos, así como la biomasa del mantillo y de la biomasa de las raíces fue analizada con un análisis de varianza de una vía (ANOVA). Cuando un factor fue significativo se realizaron comparaciones múltiples con la Prueba de Tukey ($p > 0.05$) corregida por Bonferroni ($p = 0.05$). Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico SPSS versión 15.

¹ $INDV = ((Banda\ 4 - banda3) / (banda4 + banda3))$

5. Resultados

5.1. Estructura forestal

La estructura forestal presenta marcadas diferencias entre los tipos de bosques de regeneración, reforestación y maduros (Fig. 3). La edad promedio de los bosques varió significativamente entre 12 y 103 años ($F= 109$, $p= 0.0001$). Los bosques de reforestación de *P. teocote*, *P. patula*, *P. oaxacana* tuvieron la menor edad de 12 y 30 años (Rf12 y Rf30) en relación al bosque maduro de *P. hartwegii* de 103 años (Bm103). La densidad osciló entre 196 individuos ha^{-1} en el bosque mayor a cien años y 3028 individuos ha^{-1} para el bosque de reforestación de 12 años (Fig. 3.e). Las alturas estimadas con las ecuaciones obtenidas (Tabla 7) fueron significativamente diferentes entre los bosques ($F= 148.5$, $p= 0.0001$) (Fig. 3.a): el sitio Bm103 fue en promedio más alto (17.1 m) que los bosques de reforestación con menos edad (8.0 m) (Fig. 3.a). El DAP del bosque del sitio Bm103 fue significativamente 2.5 veces mayor que los demás bosques ($F= 171$, $p= 0.000$) (Fig. 3.c), por lo que el área basal también fue significativamente mayor en los bosques de mayor edad ($0.81 m^2 ha^{-1}$) que en los de regeneración y reforestación ($0.02 m^2 ha^{-1}$) ($F= 257$, $p= 0.000$) (Figura 3b).

Tabla 7. Modelos generados para la estimación de altura (h) a partir del diámetro a la altura del pecho (DAP) de las diferentes especies del sitio de estudio.

| Especie | Fórmula |
|--|---|
| <i>Abies religiosa</i> | $h= 0.4943 \times (DAP)+1.6177$ $R^2=0.93 (\pm 4.70)$ |
| <i>P. hartwegii</i> | $\ln(h)= 0.7915 \times (\ln DAP)-0.1756$ $R^2=0.90 (\pm 0.32)$ |
| <i>P. teocote</i> y <i>P. oaxacana</i> | $\ln(h)= 0.6636 \times (\ln DAP)+0.6305$ $R^2=0.83 (\pm 0.32)$ |
| <i>P. patula</i> | $h= 0.6965 \times (DAP)+2.2325$ $R^2=0.83 (\pm 1.90)$ |

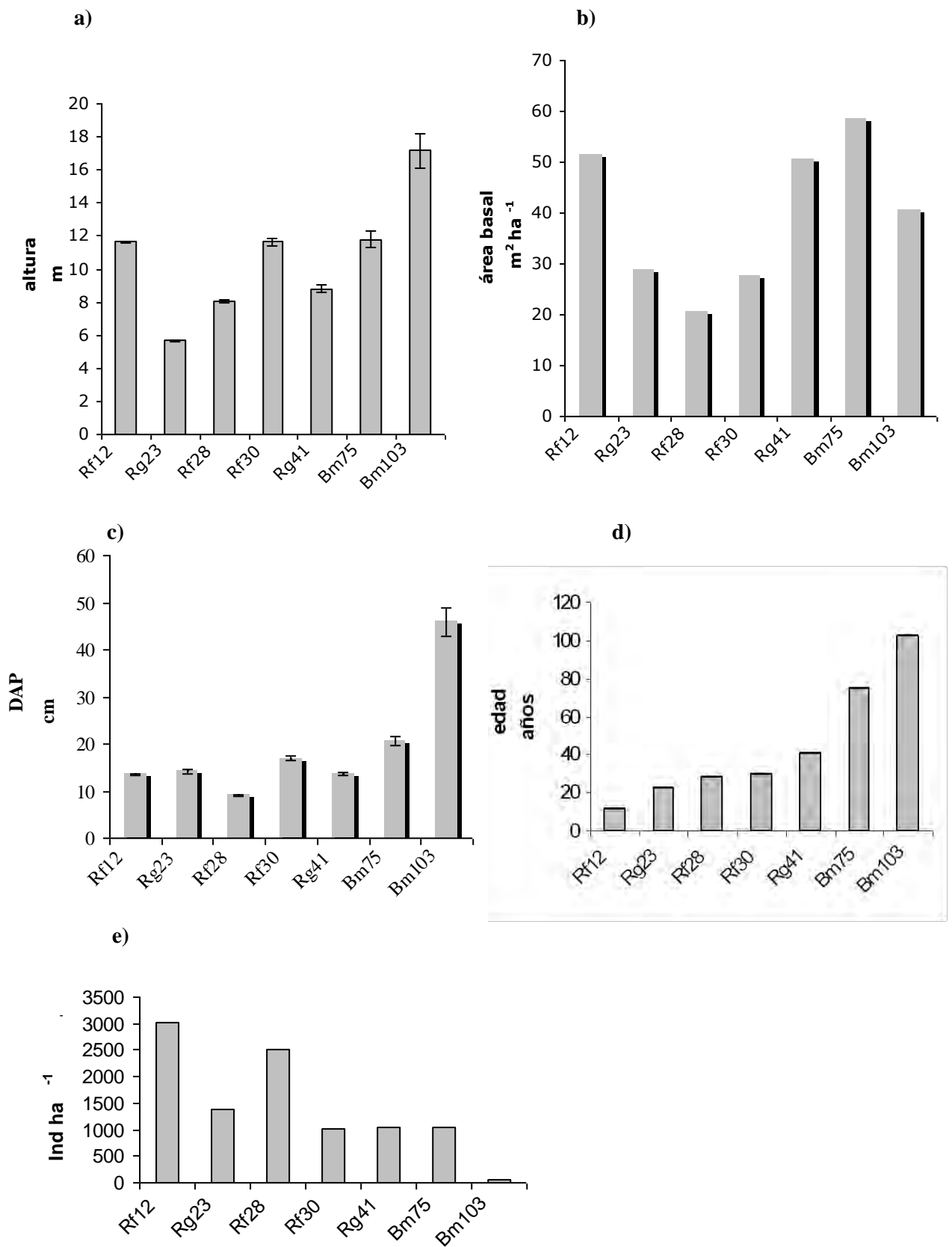


Fig. 3 Características estructurales de las siete coberturas forestales en Cofre de Perote Veracruz: a) Altura (m); b) área basal (m²); c) diámetro a la altura del pecho (DAP) (cm); d) Edad (años); e) densidad (individuos ha⁻¹).

5.2 Biomasa aérea y subterránea

5.2.1 Bosques

La biomasa arbórea osciló entre 73.63 y 372.02 Mg ha⁻¹ y difirió significativamente entre las siete coberturas forestales ($F= 254$, $p<0.0001$) (Fig. 4.a). El bosque Bm75 fue el de mayor contribución de biomasa arbórea (372.02 Mg ha⁻¹), seguido Bm103 (295 Mg ha⁻¹) y los bosques Rg41 y Rg23 con 253.16 y 130.02 Mg ha⁻¹, respectivamente. En contraste, los bosques de reforestación (sitios Rf12, Rf28 y Rf30) presentaron menor biomasa y no difirieron significativamente entre ellos (218.33, 73.62, 126.74 y Mg ha⁻¹ con excepción del sitio Rf12) (Fig. 4a). La biomasa total del mantillo fue estadísticamente diferente en las coberturas forestales ($F= 2.95$, $p= 0.01$). La biomasa total del mantillo del bosque de regeneración de Rg23 (26.4 Mg ha⁻¹) fue significativamente mayor que la del bosque Bm75 (6.42 Mg ha⁻¹); sin embargo, los sitios Rf12, Rf28, Rf30, Rg41 y Bm103 presentaron una biomasa intermedia y no difirieron estadísticamente entre ellos (Fig. 4.b). La biomasa de mantillo de la capa A no difirió estadísticamente de la capa B. Por el contrario, la biomasa de mantillo de las capas A y B difirieron estadísticamente entre las coberturas forestales (capa A, $F=9.34$, $p<0.0001$ y capa B, $F=8.54$, $p= <0.0001$). La biomasa del mantillo de la capa A osciló entre 3.31 y 9.19 Mg ha⁻¹; los sitios Rg41 y Bm75 tuvieron significativamente la menor biomasa de mantillo de la capa A que los demás sitios (Figura 4.b). La biomasa del mantillo de la capa B osciló entre 2.91 y 17.23 Mg ha⁻¹, donde el sitio Rg23 tuvo significativamente mayor biomasa de mantillo de la capa B que los sitios Rf12 y Rf28 (Fig. 4.b).

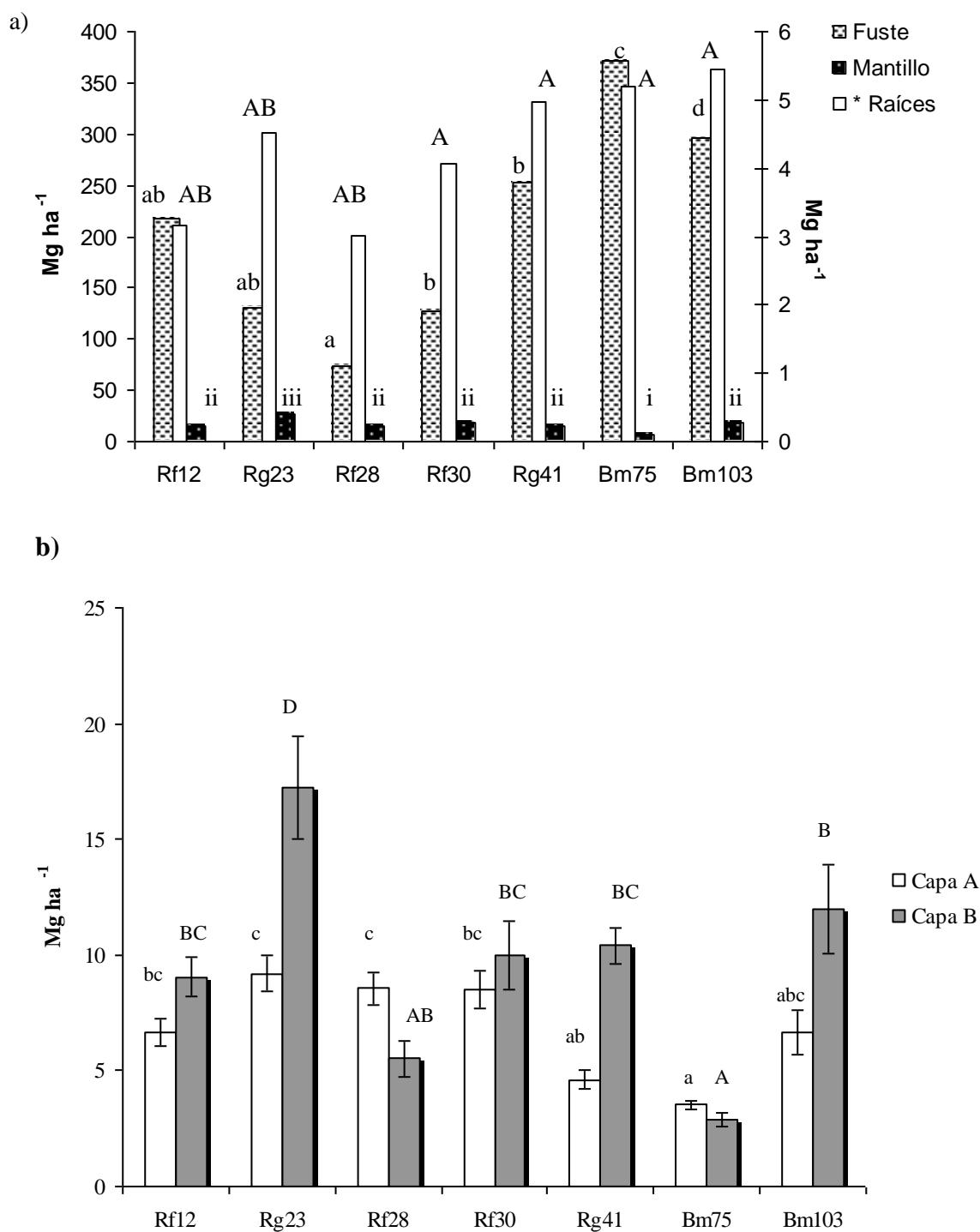


Fig 4. a) Biomasa aérea y subterránea (Mg ha⁻¹) de sitios forestales, * raíces eje secundario; b) Biomasa mantillo, capa nueva (A) y capa de fermentación (B).

5.2.2 Pastizales y arbustos

La biomasa aérea de los pastizales fue significativamente mayor que la de los arbustos ($F=104$, $p= 0.0001$) (Fig. 5). La biomasa de los arbustos obtenida por las ecuaciones alométricas generadas (Tabla 4) osciló entre 4.66 y 4.70 $Mg\ ha^{-1}$ en Ar2 (Aguazuelas) y Ar1 (Conejo). En contraste, los pastizales oscilaron entre 6.98 y 21.64 $Mg\ ha^{-1}$. Debido a la localización de los sitios, las variables de mayor peso difirieron en la generación de las ecuaciones alométricas. El sitio Ar2 localizado a una altitud menor presentó una altura mayor, variable de más importancia en la generación del modelo. En el sitio Ar2, la variable más importante fue el diámetro de la copa, debido a que los arbustos se encuentran a una mayor altitud siendo menos altos y más anchos.

Tabla 8. Ecuaciones alométricas generadas en el presente estudio para la estimación de biomasa en kg (Y) a partir del promedio de las alturas en cm (PA), el diámetro de la rama principal en cm (DR1) y el promedio de diámetros del dosel en cm (PDC) .

| Sitio | Modelo | R ² |
|-------------------|---|----------------|
| Ar1 Conejo 1 | $Y = (3.3860842 + (1.5110023 \times DR1) + (-0.1267980 \times (DR1^2)) + (0.020977 \times PDC) + (-0.0537196 \times PA) + (0.0002206 \times (PA^2)))$ | 0.83 |
| Ar2 Aguazuelas | $Y = EXP(4.0021135 + (0.018134 \times PA))$ | 0.725 |

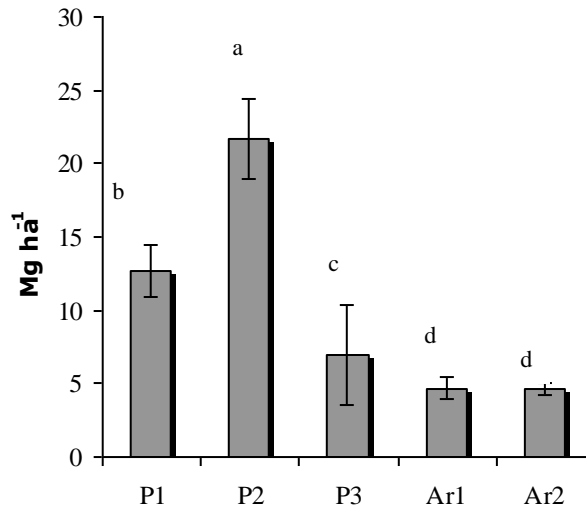


Fig. 5. Biomasa de arbustos y pastos (A=arbustos) y P= pastos en Mg ha⁻¹. Los valores oscilan entre 4.7 y 21.6 Mg ha⁻¹. El aporte es mayor en los pastizales que en las zonas arbustivas.

5.2.3 Biomasa subterránea

La biomasa total de raíces fue estadísticamente diferente entre las coberturas forestales, los pastizales y los arbustos ($F= 448$, $p= 0.001$). Los sitios forestales de regeneración, reforestación y maduros (Rf12, Rg23, Rg41, Bm75 y Bm103) tuvieron significativamente la mayor biomasa total de raíces que los sitios de reforestación de *P. oaxacana*, *P. teocote* y *P. patula* (Rf28 y Rf30) y los pastizales y arbustos (Fig. 6.d). Asimismo, la biomasa total de raíces de los pastizales de Lajas y Aguazuelas (P2 y P3) y la zona arbustiva de Aguazuelas (Ar2) tuvieron significativamente los valores más altos que el pastizal de Conejo y la zona arbustiva de Conejo (P1 y Ar1, respectivamente). La biomasa de raíces de la profundidad de 0-10 cm osciló entre 2.04 y 0.64 Mg ha⁻¹ (Fig. 6.a). Los sitios forestales Rg23, Rf30, Rg415, Bm75 y Bm103 tuvieron significativamente los valores mayores de biomasa radicular de 0-10 cm que los sitios forestales 1 y 3, los pastizales y los arbustos (Fig. 6.a). La biomasa de raíces de la profundidad de 11-20 cm osciló entre 1.96 y 0.47 Mg ha⁻¹ (Fig. 6.b). Los sitios forestales tuvieron significativamente la mayor biomasa de raíces de 11-20 cm que los pastizales y los arbustos (Fig.5.b). La biomasa de raíces de la profundidad de 21-30 cm osciló entre 1.83 y 0.24 Mg ha⁻¹ (Fig. 6.c). Los sitios forestales Rg23 y Bm103 tuvieron significativamente los valores mayores de biomasa radicular total que los otros sitios forestales, los pastizales y los arbustos (Fig. 6.c).

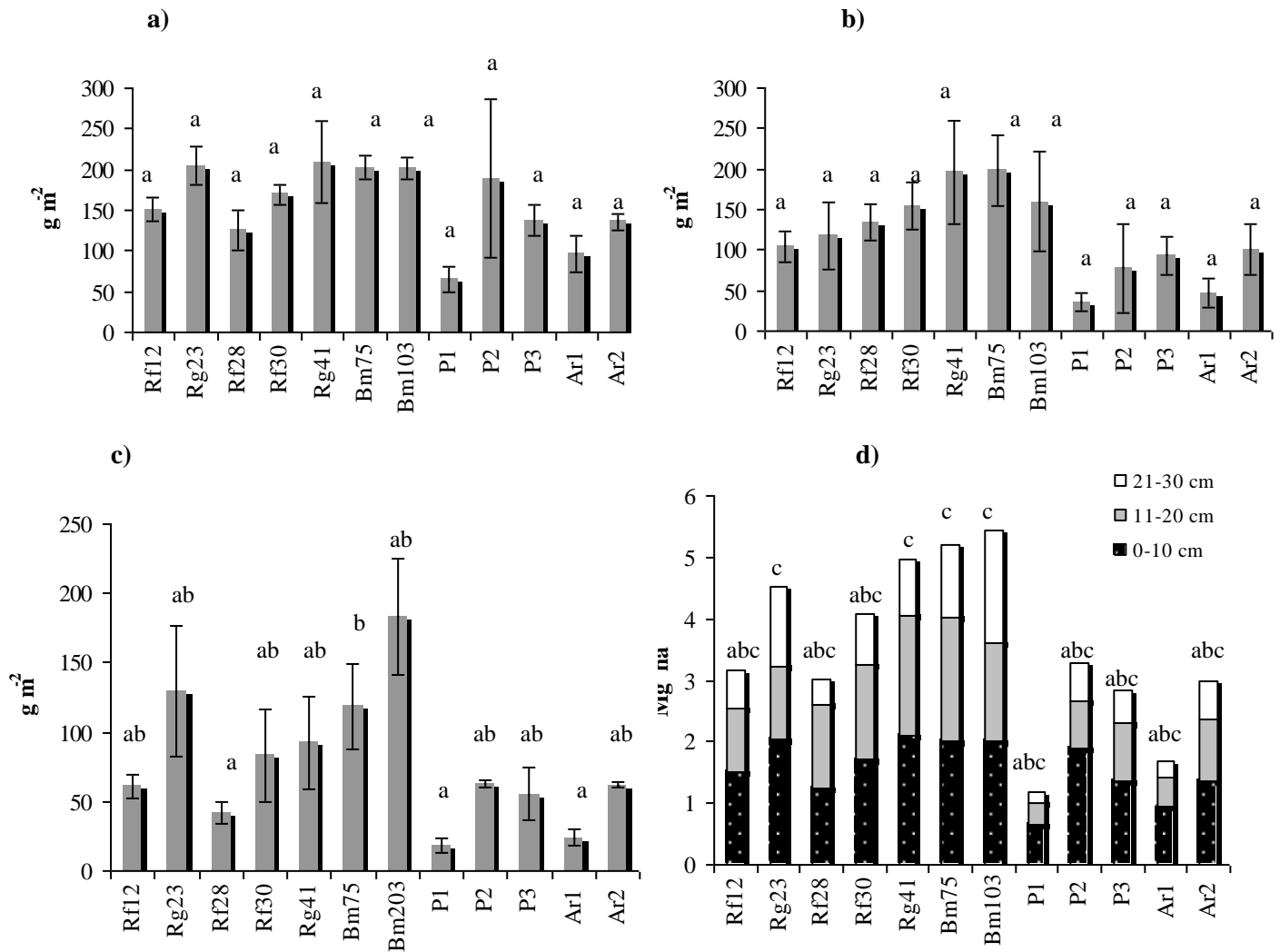


Fig 6. Biomasa subterránea de raíces finas ($\leq 3\text{mm}$) en las 12 coberturas: a) profundidad de 0-10 cm (g m^{-2}); b) profundidad 11-20 cm (g m^{-2}); c) profundidad 21-30 cm (g m^{-2}) y d) Media total de raíces de 0-30 cm (Mg ha^{-1}).

5.2.4 Relaciones biomasa aérea:biomasa subterránea y biomasa:necromasa

La primera está representada por la biomasa del árbol y la del mantillo en relación a la biomasa subterránea, la segunda está representada por la relación entre la biomasa del fuste en relación a la biomasa del mantillo (necromasa) (Tabla 9).

Tabla 9. Relaciones entre biomasa aérea: biomasa subterránea (arbórea+mantillo/raíces) y biomasa:necromasa (arbórea/mantillo).

| Forestal | Relación biomasa aérea: biomasa subterránea | Biomasa : necromasa (mantillo) |
|-----------------|--|---|
| Rf12 | 74 | 14 |
| Rg23 | 35 | 5 |
| Rf28 | 29 | 5 |
| Rf30 | 36 | 7 |
| Rg41 | 54 | 17 |
| Bm75 | 73 | 57 |
| Bm103 | 58 | 16 |
| Pastizal | | |
| P1 | 11 | |
| P2 | 2 | |
| P3 | 7 | |
| Arbustos | | |
| Ar1 | 3 | |
| Ar2 | 2 | |

En los bosques la relación biomasa aérea (árboles): biomasa subterránea (raíces), osciló entre 29 y 74. El valor más bajo está representado por la reforestación debido a su menor biomasa aérea. Los mayores cocientes los presentaron los bosques maduros debido a su mayor biomasa aérea.

En los pastizales la relación osciló entre 2 y 11, y en los arbustos entre 2 y 3 mostrándose la diferencia proporcional de la biomasa en los diferentes compartimentos según los tipos coberturas. Por ejemplo, en los arbustos la biomasa aérea es sólo dos a tres veces la biomasa subterránea (0-30 cm de profundidad). Con lo que respecta a la relación entre biomasa:necromasa, podemos ver la diferencia que existe entre el bosque mono-específico de oyamel (Bm75) y los bosques mixtos o de pinos con los bosques más jóvenes y con poca densidad. Esto sugiere que mientras los bosques jóvenes tienen más mantillo, los bosques maduros tienen más biomasa arbórea.

5.3 Concentración de C y nutrientes

5.3.1 Carbono

La concentración de C de los fustes, de los arbustos y de los pastos varió significativamente (fustes: $F=9.2413$; $p<0.0001$; arbustos $F=0.4182$, $p=0.5204$, pastizales ($F=45.861$, $p=0.0001$) (Tabla 9). Los arbustos presentaron mayor concentración de C seguidos por los fustes y por los pastizales. Los sitios Rf30 y Bm103 fueron los que presentaron mayor concentración de C, mientras los sitios Rg41 y Bm75 presentaron los menores valores en los fustes. La capa A del mantillo osciló entre 45.8 y 47.9% ($F=2.422$, $p=0.038$) mostrando que son estadísticamente similares los sitios Bm75 y Rf28 (Tabla 9). La capa B presentó un porcentaje de entre 38.3 y 46.4% ($F=8.903$, $p<0.0001$) siendo los mismos sitios (Rf28 y Bm75) estadísticamente similares (Tabla 10). La masa radicular presentó la menor concentración de C en raíces con relación al fuste y al mantillo. Asimismo, la concentración de C en las raíces de los árboles y arbustos fue mayor que la de los pastizales en las tres profundidades (0-10, 11-20 y 21-30) ($F=4.391$, $p=0.0004$; $F=5.040$, $p<0.0001$; $F=3.082$, $p=0.0057$, respectivamente).

Tabla 10. Concentración (%) de C en los diferentes componentes aéreos y subterráneos. Nota los grupos representados con las letras fueron generados por cada columna (por componente aéreo o subterráneo).

| Forestal | Biomasa aérea | | | Biomasa subterránea | | |
|-----------------|----------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|
| | Madera | %C (\pm ee) | | 0-10cm | 11-20 cm | 21-30cm |
| | | A | B | | | |
| Rf12 | ^b 48.69 (\pm 0.10) | ^a 46.60(\pm 0.48) | ^c 44.43(\pm 0.39) | ^a 35.44(\pm 0.56) | ^b 34.97(\pm 1.32) | ^{abc} 35.67(\pm 1.22) |
| Rg23 | ^b 48.36 (\pm 0.08) | ^a 46.96(\pm 0.26) | ^{bc} 43.56(\pm 0.33) | ^b 40.32(\pm 1.16) | ^b 39.87(\pm 0.93) | ^{abc} 38.90(\pm 2.50) |
| Rf28 | ^b 48.34 (\pm 0.15) | ^a 45.84(\pm 0.11) | ^{ab} 40.45(\pm 0.53) | ^{ab} 39.98(\pm 1.16) | ^b 41.25(\pm 1.38) | ^{bc} 44.46(\pm 0.21) |
| Rf30 | ^b 49.84 (\pm 0.12) | ^a 46.36(\pm 0.29) | ^{abc} 43.02(\pm 0.34) | ^{ab} 33.26(\pm 5.63) | ^{ab} 33.72(\pm 1.77) | ^{abc} 37.66(\pm 2.62) |
| Rg41 | ^b 47.85 (\pm 0.07) | ^a 48.13(\pm 0.07) | ^{bc} 44.53(\pm 0.21) | ^b 44.05(\pm 1.72) | ^b 39.70(\pm 3.05) | ^{bc} 43.21(\pm 0.81) |
| Bm75 | ^b 47.77 (\pm 0.03) | ^a 45.98(\pm 0.48) | ^a 38.34(\pm 0.73) | ^{ab} 39.55(\pm 0.59) | ^b 40.34(\pm 0.81) | ^{abc} 43.07(\pm 0.62) |
| Bm103 | ^b 49.44 (\pm 0.12) | ^a 47.69(\pm 0.18) | ^c 46.40(\pm 0.24) | ^{ab} 38.25(\pm 0.11) | ^a 33.98(\pm 0.11) | ^{abc} 38.07(\pm 0.65) |
| Promedio | 48.61 | 46.79 | 42.96 | 38.69 | 37.69 | 40.15 |
| Pastizal | | | | | | |
| P1 | ^a 40.34(\pm 0.11) | | | ^{ab} 34.89(\pm 1.24) | ^b 41.60(\pm 0.82) | ^{ab c} 40.04(\pm 0.52) |
| P2 | ^a 39.61(\pm 0.25) | | | ^a 38.62(\pm 0.68) | ^b 38.53(\pm 0.19) | ^{ab} 36.64(\pm 1.06) |
| P3 | ^a 39.10(\pm 0.09) | | | ^{ab} 34.73(\pm 0.67) | ^{ab} 37.25(\pm 0.72) | ^{ac} 34.21(\pm 1.42) |
| Promedio | 39.68 | | | 36.08 | 39.13 | 36.96 |
| Arbusto | | | | | | |
| Ar1 | ^b 48.45(\pm 0.07) | | | ^b 42.33(\pm 0.46) | ^b 44.19(\pm 1.19) | ^c 46.77(\pm 0.22) |
| Ar2 | ^b 48.80(\pm 0.06) | | | ^{ab} 42.44(\pm 1.47) | ^b 39.76(\pm 1.94) | ^{a b} 33.72(\pm 1.07) |
| Promedio | 48.63 | | | 42.39 | 41.98 | 40.25 |

5.3.2 Nitrógeno

La concentración de N fue mayor en los arbustos seguidos de los pastizales y finalmente de los fustes ($F=4.087$, $p<0.0001$). Los fustes mostraron valores hasta 5 veces menores a los arbustos, siendo los sitios Bm103, Rf30 y Rg41 los que tienen los valores mayores de concentración de N en los bosques y el sitio Bm75 el que presentó el menor valor (Tabla 11). La concentración de N fue significativamente mayor en el mantillo de la capa B ($F=12.4548$, $p<0.0001$) que de la capa A ($F=4.249$, $p=0.00129$). En la capa nueva (A) hubo diferencias estadísticamente significativas entre los sitios Rg23, Rf28 y Rf30 con respecto al sitio Rg41. En la capa B, los sitios Rf283 y Rf30 mostraron diferencias significativas con respecto a los otros sitios, así como el sitio Bm75 que resultó ser estadísticamente diferente a los demás bosques. La concentración de N en la biomasa subterránea fue significativamente mayor en la profundidad de 0-10 cm que en las de 11-20 y 21-30 cm en los bosques, pastizales y arbustos. El N radicular mostró diferencias significativas en dos profundidades ($F=2.236$, $p=0.032$; $F=1.2374$, $p=0.2261$; $F=4.291$, $p=0.0005$). En la profundidad 0-10 cm los bosques Rf28 y Rf30 (Normal) la concentración de N fue mayor con respecto a los otros sitios forestales, así como en los sitios P1 y P3 (Conejo y Aguazuelas) con respecto al P2 (Lajas), mientras que los arbustos mostraron un comportamiento similar.

5.3.2.1 Relación C:N

La relación C:N varió significativamente en cuanto los componentes y tipos de cobertura. Por ejemplo, en la madera la proporción C:N fue 270:1, en el mantillo de la capa A 49:1, en el mantillo de la capa B 37:1, en pastos 57:1 y en arbustos 51:1. Con lo que respecta a las raíces, en los bosques la proporción C:N fue de 55:1, en pastos 48:1 y en arbustos 58:1.

Tabla 11. Concentración (%) de N en los diferentes componentes aéreos y subterráneos. Nota los grupos representados con las letras fueron generados por cada columna (por componente aéreo o subterráneo).

| | Biomasa aérea | | | Biomasa subterránea | | |
|-----------------|---------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|
| | %N (\pm ee) | | | | | |
| | Madera | Mantillo | | 0-10 cm | 11-20 cm | 21-30 cm |
| Forestal | | A | B | | | |
| Rf12 | ^a 0.18 (\pm 0.01) | ^{a b} 1.05 (\pm 0.04) | ^{bc} 1.25(\pm 0.05) | ^b 0.83(\pm 0.03) | ^a 0.75(\pm 0.03) | ^a 0.63(\pm 0.02) |
| Rg23 | ^a 0.16 (\pm 0.01) | ^a 0.88 (\pm 0.05) | ^{b c} 1.19(\pm 0.05) | ^b 0.87(\pm 0.02) | ^a 0.82(\pm 0.03) | ^a 0.61(\pm 0.05) |
| Rf28 | ^a 0.17 (\pm 0.01) | ^a 0.78 (\pm 0.04) | ^a 0.88(\pm 0.04) | ^a 0.68(\pm 0.04) | ^a 0.51(\pm 0.06) | ^a 0.64(\pm 0.05) |
| Rf30 | ^a 0.21(\pm 0.002) | ^a 0.89 (\pm 0.06) | ^{a b} 0.64(\pm 0.04) | ^a 0.06(\pm 0.16) | ^a 0.63(\pm 0.04) | ^a 0.58(\pm 0.07) |
| Rg41 | ^a 0.21(\pm 0.02) | ^b 1.14 (\pm 0.05) | ^c 0.88(\pm 0.03) | ^b 0.80(\pm 0.03) | ^a 0.66(\pm 0.06) | ^a 0.66(\pm 0.01) |
| Bm75 | ^a 0.14(\pm 0.01) | ^{a b} 0.93 (\pm 0.05) | ^d 1.16(\pm 0.06) | 1.16(\pm 0.04) | ^a 0.84(\pm 0.05) | ^{a b} 0.90(\pm 0.05) |
| Bm103 | ^a 0.22(\pm 0.01) | ^{a b} 1.07 (\pm 1.63) | ^{b c} 0.91(\pm 0.04) | ^b 0.91(\pm 0.01) | ^a 0.58(\pm 0.00) | ^{a b} 0.81(\pm 0.03) |
| Promedio | 0.18 | 0.96 | 0.99 | 0.76 | 0.68 | 0.69 |
| Pastizal | | | | | | |
| P1 | ^a 0.73(\pm 0.06) | | | ^b 1.18(\pm 0.03) | ^a 0.87(\pm 0.07) | ^b 1.06(\pm 0.02) |
| P2 | ^a 0.62(\pm 0.04) | | | ^a 0.65(\pm 0.10) | ^a 0.80(\pm 0.01) | ^a 0.48(\pm 0.03) |
| P3 | ^a 0.77(\pm 0.05) | | | ^b 1.02(\pm 0.05) | ^a 0.66(\pm 0.02) | ^a 0.68(\pm 0.06) |
| Promedio | 0.71 | | | 0.95 | 0.78 | 0.74 |
| Arbusto | | | | | | |
| Ar1 | ^a 0.86 (\pm 0.10) | | | ^{ab} 0.82(\pm 0.04) | ^a 0.71(\pm 0.10) | ^a 0.61(\pm 0.01) |
| Ar2 | ^a 1.08 (\pm 0.20) | | | ^b 0.86(\pm 0.02) | ^a 0.70(\pm 0.13) | ^a 0.61(\pm 0.13) |
| Promedio | 0.97 | | | 0.84 | 0.71 | 0.61 |

5.3.3 Fósforo

Los arbustos presentaron los valores mayores de concentración de P, seguidos de los pastizales y de los fustes que presentaron una concentración de P <0.01%. Los arbustos presentaron diferencias significativas (F=9.276, p= 0.0035), mientras que los pastos no (F=1.099, p=0.355) (Tabla 12). En el caso del mantillo, la capa B tuvo valores ligeramente mayores de P con respecto a la capa A. Los sitios Rf28 y Rf30 mostraron ser diferentes a los demás para la capa A (F= 10.354 y p= <0.0001), mientras que para la capa B (F= 17.988 y p= <0.0001) el sitio Rf28 fue diferente a los sitios Rf30, Bm103, Rf12, Rg41 y Rg23 y el sitio Bm75 fue diferente de todos los anteriores (Tabla 12). La concentración de P radicular presentó valores mayores en los pastizales, seguidos de los arbustos (para dos profundidades) y después de los bosques. Asimismo, los valores mayores de P se tuvieron en la primera profundidad.

5.3.3.1 Relación C:N:P

En los sitios forestales la relación C:N:P fue 795:16:1 en mantillo A y 668:17:1 en mantillo B; de 547:10:1 en las raíces de bosques, para pastizales 997:20:1 y para arbustos de 735:12:1. Por un lado la relación C:N:P no presentó diferencias significativas en raíces de 0-10 (F= 1.958, p=0.211), por otro lado el análisis de varianza no se realizó para las otras profundidades debido a que la cantidad de muestra solo permitió realizar un análisis.

Tabla 12. Concentración (%) de P en los diferentes componentes aéreos y subterráneos. Nota los grupos representados con las letras fueron generados por cada columna (por componente aéreo o subterráneo).

| | Biomasa aérea | | | Biomasa subterránea | | |
|-----------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------|---------------------|-------------|-------------|
| | Madera | Mantillo | | 0-10 cm | 11-20 cm | 21-30 cm |
| | | A | B | | | |
| Forestal | | | | | | |
| Rf12 | ^a <0.01 | ^c 0.09(±0.001) | ^c 0.08(±0.01) | 0.08(±0.02) | 0.07(±0.00) | 0.06(±0.00) |
| Rg23 | ^a <0.01 | ^c 0.09(±0.01) | ^{c d} 0.09(±0.01) | 0.07(±0.02) | 0.09(±0.00) | 0.04(±0.00) |
| Rf28 | ^a <0.01 | ^a 0.03(±0.003) | ^a 0.03(±0.003) | 0.06(±0.001) | 0.06(±0.00) | 0.04(±0.00) |
| Rf30 | ^a <0.01 | ^{a b} 0.04(±0.01) | ^b 0.05 (±0.01) | 0.20(±0.002) | 0.08(±0.00) | 0.07(±0.00) |
| Rg41 | ^a <0.01 | ^c 0.09 (±0.01) | ^{c d} 0.10(±0.01) | 0.08(±0.002) | 0.07(±0.00) | 0.07(±0.00) |
| Bm75 | ^a <0.01 | ^c 0.09(±0.013) | ^d 0.12(±0.01) | 0.10(±0.01) | 0.08(±0.00) | 0.10(±0.00) |
| Bm103 | ^a <0.01 | ^{bc} 0.06(±0.004) | ^{bc} 0.07(±0.01) | 0.09(±0.002) | 0.06(±0.00) | 0.12(±0.00) |
| Promedio | 0.01 | 0.07 | 0.08 | 0.10 | 0.07 | 0.07 |
| Pastizal | | | | | | |
| P1 | ^b 0.03(±0.01) | | | 0.06(±0.001) | 0.03(±0.00) | - |
| P2 | ^b 0.06(±0.02) | | | 0.09(±0.001) | 0.06(±0.00) | 0.06(±0.00) |
| P3 | ^b 0.04(±0.01) | | | 0.06(±0.003) | 0.01(±0.00) | 0.06(±0.00) |
| Promedio | 0.04 | | | 0.07 | 0.03 | 0.06 |
| Arbusto | | | | | | |
| Ar1 | ^b 0.10(±0.01) | | | 0.05(±0.001) | 0.06(±0.00) | 0.07(±0.00) |
| Ar2 | ^b 0.05(±0.01) | | | 0.08(±0.001) | - | - |
| Promedio | 0.08 | | | 0.07 | 0.06 | 0.07 |

5.3.4 Potasio

La concentración de K mostró diferencias significativas en la parte aérea, siendo los arbustos los que presentaron los mayores valores, de hasta tres y siete veces el de los pastizales y de los fustes, respectivamente (F=6.248, p=0.0001) (Tabla 13). La concentración de K en los fustes presentó diferencias significativas (F= 23.106, p=

0.0016), siendo el sitio Bm75 el del mayor valor. Asimismo, las capas A y B del mantillo también presentaron diferencias significativas (A $F=15.492$, $p=0.0001$; B $F=4.906$, $p=0.0004$, respectivamente). Los sitios Bm75 y Bm103 fueron diferentes significativamente entre ellos y con respecto a los demás sitios en la capa A y en la capa B (Tabla 13). La biomasa subterránea solamente permitió hacer el análisis estadístico de las dos primeras profundidades, no teniendo la segunda profundidad diferencias estadísticamente significativas ($F= 4.1312$, $p=0.047$; $F= 0.169$, $p= 0.96$).

Tabla 13. Concentración % de K en los diferentes componentes aéreos y subterráneos. Nota los grupos fueron generados por cada columna (por componente).

| | Biomasa aérea | | | Biomasa subterránea | | |
|-----------------|---------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|---------------------|-------------------|-------------------|
| | %K (\pm ee) | | | | | |
| | Madera | Mantillo | | 0-10 cm | 11-20 cm | 21-30 cm |
| Forestal | | A | B | | | |
| Rf12 | ^a 0.06(\pm 0.01) | ^{cd} 0.12(\pm 0.01) | ^{abc} 0.09(\pm 0.01) | 0.08(\pm 0.001) | 0.08(\pm 0.00) | 0.03(\pm 0.00) |
| Rg23 | ^a 0.07(\pm 0.03) | ^{bc} 0.10(\pm 0.01) | ^{bc} 0.12(\pm 0.03) | 0.03(\pm 0.01) | 0.02(\pm 0.00) | 0.03(\pm 0.00) |
| Rf28 | ^a 0.07(\pm 0.002) | ^a 0.06(\pm 0.004) | ^a 0.07(\pm 0.01) | 0.09(\pm 0.002) | 0.05(\pm 0.00) | 0.03(\pm 0.00) |
| Rf30 | ^a 0.07(\pm 0.06) | ^{ab} 0.07(\pm 0.005) | ^{ab} 0.08(\pm 0.01) | 0.05(\pm 0.001) | 0.02(\pm 0.00) | 0.03(\pm 0.00) |
| Rg41 | ^a 0.13(\pm 0.07) | ^{ab} 0.08(\pm 0.02) | ^{ab} 0.08(\pm 0.004) | 0.04(\pm 0.001) | 0.04(\pm 0.00) | 0.01(\pm 0.00) |
| Bm75 | ^a 0.50(\pm 0.02) | ^d 0.15(\pm 0.02) | ^c 0.13(\pm 0.01) | 0.03(\pm 0.01) | 0.05(\pm 0.00) | 0.05(\pm 0.00) |
| Bm103 | ^a 0.06(\pm 0.005) | ^a 0.06(\pm 0.005) | ^a 0.06(\pm 0.01) | 0.09(\pm 0.001) | 0.07(\pm 0.00) | 0.02(\pm 0.00) |
| Promedio | 0.14 | 0.09 | 0.09 | 0.06 | 0.05 | 0.03 |
| Pastizal | | | | | | |
| P1 | ^a 0.40(\pm 0.14) | | | 0.06(\pm 0.001) | 0.05(\pm 0.00) | - |
| P2 | ^a 0.57(\pm 0.12) | | | 0.05(\pm 0.001) | 0.06(\pm 0.00) | 0.05(\pm 0.00) |
| P3 | ^a 0.11(\pm 0.02) | | | 0.04(\pm 0.003) | 0.01(\pm 0.00) | 0.04(\pm 0.00) |
| Promedio | 0.36 | | | 0.05 | 0.04 | 0.05 |
| Arbusto | | | | | | |
| Ar1 | ^a 1.01(\pm 0.17) | | | 0.11(\pm 0.002) | 0.11(\pm 0.00) | 0.07(\pm 0.00) |
| Ar2 | ^a 1.13(\pm 0.15) | | | 0.11(\pm 0.001) | - | - |
| Promedio | 1.07 | | | 0.11 | 0.11 | 0.07 |

5.3.5 Calcio

La concentración de Ca en los compartimentos aéreos presentó diferencias significativas ($F= 32.356$, $p=<0.0001$). Los arbustos tuvieron los mayores valores de Ca, seguidos de los pastizales y de los fustes (Tabla 14). Los valores de los arbustos fueron 4 y 13 veces mayores a los valores de los pastizales y de los fustes. Asimismo, el mantillo en la capa A, mostró diferencias significativas ($F=36.203$, $p=<0.0001$): el sitio Bm75 tuvo los

valores mayores de Ca en relación con los sitios Rg23 y Bm103. La capa B también tuvo diferencias significativas ($F= 67.962$, $p<0.0001$): el sitio Bm75 tuvo una concentración hasta 6 veces mayor en relación a otros bosques (Tabla 14). Con lo que respecta a la masa radicular no se encontraron diferencias significativas entre las coberturas ni en la primera, ni en la segunda profundidad ($F=2.046$, $p=0.196$; $F=110.19$ $p=0.074$).

Tabla 14. Concentración (%) de Ca en los diferentes componentes aéreos y subterráneos. Nota los grupos representados con las letras fueron generados por cada columna (por componente aéreo o subterráneo).

| | Biomasa aérea | | | Biomasa subterránea | | |
|-----------------|---------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|---------------------|-------------------|-------------------|
| | %Ca (\pm ee) | | | | | |
| | Madera | Mantillo | | 0-10 cm | 11-20 cm | 21-30 cm |
| Forestal | | A | B | | | |
| Rf12 | ^a 0.09(\pm 0.01) | ^c 0.91(\pm 0.03) | ^{c d} 0.90(\pm 0.04) | 1.03(\pm 0.33) | 0.75(\pm 0.00) | 0.97(\pm 0.00) |
| Rg23 | ^a 0.09(\pm 0.003) | ^{ab} 0.50(\pm 0.07) | ^{ab} 0.55(\pm 0.06) | 0.87(\pm 0.16) | 0.67(\pm 0.00) | 1.10(\pm 0.01) |
| Rf28 | ^a 0.07(\pm 0.004) | ^{bc} 0.75(\pm 0.04) | ^{bc} 0.77(\pm 0.04) | 0.81(\pm 0.00) | 0.88(\pm 0.00) | 1.23(\pm 0.00) |
| Rf30 | ^a 0.06(\pm 0.002) | ^{bc} 0.65(\pm 0.06) | ^{bc} 0.71(\pm 0.03) | 0.81(\pm 0.00) | 0.94(\pm 0.00) | 1.12(\pm 0.00) |
| Rg41 | ^a 0.11(\pm 0.03) | ^c 0.83(\pm 0.10) | ^d 1.02(\pm 0.09) | 0.44(\pm 0.00) | 0.54(\pm 0.00) | 0.76(\pm 0.00) |
| Bm75 | ^a 0.11(\pm 0.01) | ^d 1.82(\pm 0.17) | ^e 2.22(\pm 0.15) | 1.66(\pm 0.25) | 1.44(\pm 0.00) | 1.22(\pm 0.00) |
| Bm103 | ^a 0.08(\pm 0.005) | ^a 0.56(\pm 0.19) | ^a 0.38(\pm 0.02) | 0.29(\pm 0.08) | 0.26(\pm 0.00) | 0.37(\pm 0.00) |
| Promedio | 0.09 | 0.86 | 0.94 | 0.84 | 0.78 | 0.97 |
| Pastizal | | | | | | |
| P1 | ^a 0.20(\pm 0.02) | | | 0.80(\pm 0.00) | 0.53(\pm 0.00) | - |
| P2 | ^a 0.35(\pm 0.05) | | | 0.34(\pm 0.00) | 0.30(\pm 0.00) | 0.42(\pm 0.00) |
| P3 | ^a 0.37(\pm 0.03) | | | 0.59(\pm 0.00) | 0.34(\pm 0.00) | 0.19(\pm 0.00) |
| Promedio | 0.31 | | | 0.58 | 0.39 | 0.31 |
| Arbusto | | | | | | |
| Ar1 | ^b 1.08(\pm 0.08) | | | 0.70(\pm 0.00) | 0.27(\pm 0.00) | 0.60(\pm 0.00) |
| Ar2 | ^b 1.19(\pm 0.08) | | | 0.60(\pm 0.00) | - | - |
| Promedio | 1.14 | | | 0.65 | 0.27 | 0.60 |

5.3.6 Magnesio

La concentración de Mg en los arbustos fue dos veces mayor que en los pastos y cuatro veces mayor que la de los fustes, presentando diferencias significativas ($F= 7.670$, $p<0.0001$). El sitio Rf28 fue el que presentó los valores mayores en los fustes: los sitios Rf28, Rf30, Bm75, Rf12 y Rf41 tuvieron concentraciones similares, así como los sitios Rf12, Rf41 y Bm103 (Tabla 15). La concentración del mantillo resultó ser cinco veces que la concentración de Mg de los fustes. La capa A y la capa B tuvieron diferencias significativas (A, $F=9.320$, $p<0.0001$; B $F= 13.08$, $p<0.0001$), siendo la capa B del sitio

Bm75 la que tuvo el valor más alto. La biomasa subterránea no mostró diferencias significativas en la primera y segunda profundidad ($F= 2.167$, $p=0.176$) ($F=177.73$, $p=0.1769$), los valores de las concentraciones de Mg radicales fueron más altos que en los fustes

Tabla 15. Concentración (%) de Mg en los diferentes componentes aéreos y subterráneos. Nota los grupos representados con las letras fueron generados por cada columna (por componente aéreo o subterráneo).

| | Biomasa aérea | | | Biomasa subterránea | | |
|-----------------|------------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|---------------------|-------------------|-------------------|
| | %Mg (\pm ee) | | | | | |
| | Madera | Mantillo | | 0-10cm | 11-20cm | 21-30cm |
| Forestal | | A | B | | | |
| Rf12 | ^{ab} 0.02(\pm 0.001) | ^b 0.11(\pm 0.004) | ^{ab} 0.09(\pm 0.002) | 0.10(\pm 0.02) | 0.07(\pm 0.00) | 0.06(\pm 0.00) |
| Rg23 | ^a 0.02(\pm 0.001) | ^b 0.09(\pm 0.01) | ^{ab} 0.09(\pm 0.004) | 0.08(\pm 0.01) | 0.06(\pm 0.00) | 0.11(\pm 0.00) |
| Rf28 | ^a 0.01(\pm 0.002) | ^b 0.10(\pm 0.005) | ^c 0.12(\pm 0.01) | 0.12(\pm 0.00) | 0.15(\pm 0.00) | 0.12(\pm 0.00) |
| Rf30 | ^a 0.02(\pm 0.001) | ^b 0.10 (\pm 0.01) | ^{bc} 0.11(\pm 0.01) | 0.09(\pm 0.00) | 0.09(\pm 0.00) | 0.11(\pm 0.00) |
| Rg41 | ^{abc} 0.02(\pm 0.006) | ^b 0.11(\pm 0.005) | ^c 0.11(\pm 0.01) | 0.05(\pm 0.00) | 0.05(\pm 0.00) | 0.07(\pm 0.00) |
| Bm75 | ^a 0.02(\pm 0.002) | ^b 0.10(\pm 0.01) | ^d 0.14(\pm 0.01) | 0.09(\pm 0.01) | 0.10(\pm 0.00) | 0.10(\pm 0.00) |
| Bm103 | ^{ac} 0.03(\pm 0.001) | ^a 0.08 (\pm 0.01) | ^a 0.07(\pm 0.003) | 0.04(\pm 0.00) | 0.03(\pm 0.00) | 0.04(\pm 0.00) |
| Promedio | 0.02 | 0.10 | 0.10 | 0.08 | 0.08 | 0.09 |
| Pastizal | | | | | | |
| P1 | ^{a bc} 0.03(\pm 0.003) | | | 0.08(\pm 0.00) | 0.03(\pm 0.00) | - |
| P2 | ^{a bc} 0.04(\pm 0.005) | | | 0.04(\pm 0.00) | 0.04(\pm 0.00) | 0.05(\pm 0.00) |
| P3 | ^{a b} 0.05(\pm 0.01) | | | 0.05(\pm 0.01) | 0.02(\pm 0.00) | 0.03(\pm 0.00) |
| Promedio | 0.04 | | | 0.06 | 0.03 | 0.04 |
| Arbusto | | | | | | |
| Ar1 | ^c 0.08(\pm 0.01) | | | 0.10(\pm 0.00) | 0.03(\pm 0.00) | 0.09(\pm 0.00) |
| Ar2 | ^{bc} 0.08(\pm 0.01) | | | 0.08(\pm 0.00) | - | - |
| Promedio | 0.08 | | | 0.09 | 0.03 | 0.09 |

5.4 Capitales de C y nutrientes

5.4.1 Carbono

Los capitales de C arbóreo en las siete coberturas forestales oscilan entre 35.59 y 177.72 Mg C ha⁻¹ (Fig. 7.a); los del mantillo entre 2.05 y 11.82 Mg C ha⁻¹; presentando un aporte mayor de la capa B que la capa A (Fig. 7.b). Los capitales de C de las raíces de las coberturas forestales oscilaron entre 1.12 y 2.13 Mg C ha⁻¹ (Fig. 7.d). Los capitales de C aéreo de las coberturas forestales fueron 10 veces mayores que los de los pastizales y de los arbustos. Los capitales de C de la biomasa aérea de los pastizales osciló entre 2.73 y

8.57 Mg C ha⁻¹; mientras que los de los arbustos estuvieron entre 2.29 y 2.26 Mg C ha⁻¹ (Fig. 7.c).

En las coberturas forestales los fustes de los árboles contribuyeron entre el 82 y el 98% de los capitales de C, seguido del mantillo con una contribución del 1 al 15% y las raíces con 1 al 3%. En los arbustos las partes leñosas contribuyeron entre el 66 y el 75% y las raíces entre el 25 y el 34%; en los pastizales la biomasa aérea contribuyó con alrededor del 73 al 92% de los capitales de C, mientras que las raíces contribuyeron entre el 8 y el 27%.

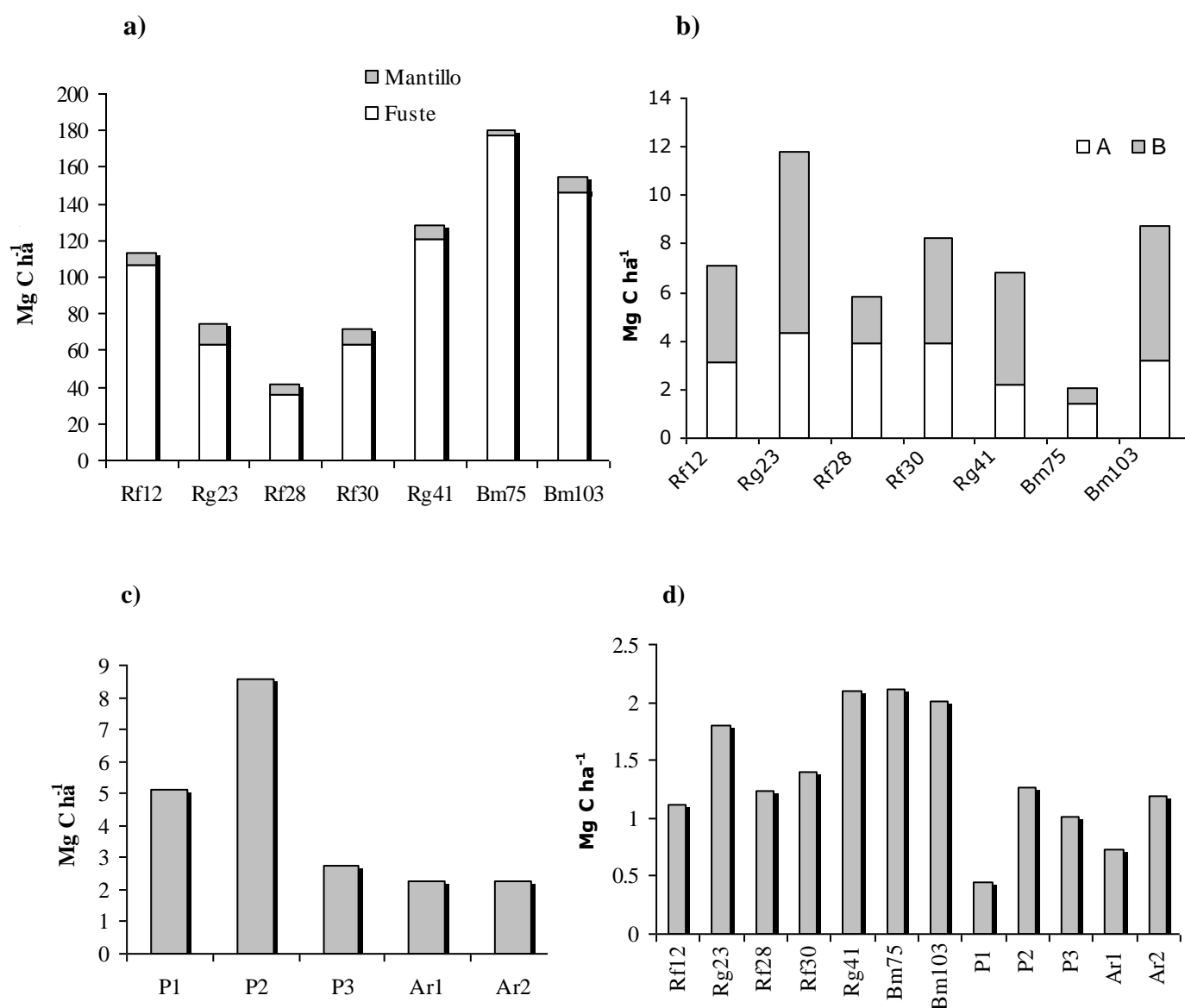


Fig 7. Capitales de C (Mg ha⁻¹) en: a) Árboles y mantillo, b) mantillo capa A y capa B, c) pastizales y arbustos d) biomasa subterránea a 30 cm de profundidad.

5.4.2 Nitrógeno

Los capitales de N arbóreo en las siete coberturas forestales oscilan entre 0.13 y 0.65 Mg N ha⁻¹; y los del mantillo entre 0.1 y 0.3 Mg N ha⁻¹; presentando un aporte mayor de la capa B que la capa A (Fig. 8.b). Los capitales de N de la biomasa aérea de los pastizales oscilaron entre 0.05 y 0.13 Mg N ha⁻¹; mientras que la de los arbustos estuvieron entre 0.04 y 0.05 Mg N ha⁻¹ (Fig. 8.a). En las coberturas forestales, los fustes de los árboles contribuyeron con un porcentaje entre el 40 y el 87% de los capitales de N, seguido del mantillo (8-43%). En los pastizales el aporte de N de la biomasa aérea fue de entre 74 al 88%, y en los arbustos de 70 al 71%. Las raíces tuvieron un capital de N de 11.92 a 50.24 kg ha⁻¹ (Fig. 8.c), contribuyendo entre el 6 al 14% en los bosques, y con el 12 al 30% en los pastizales y entre el 23 y el 30% en los arbustos. En el caso de la biomasa subterránea el mayor aporte al capital de N radicular es de las raíces de la primera profundidad de entre el 43 y el 62%, la segunda profundidad entre el 22 y el 38% y la tercera entre el 12 y el 35%.

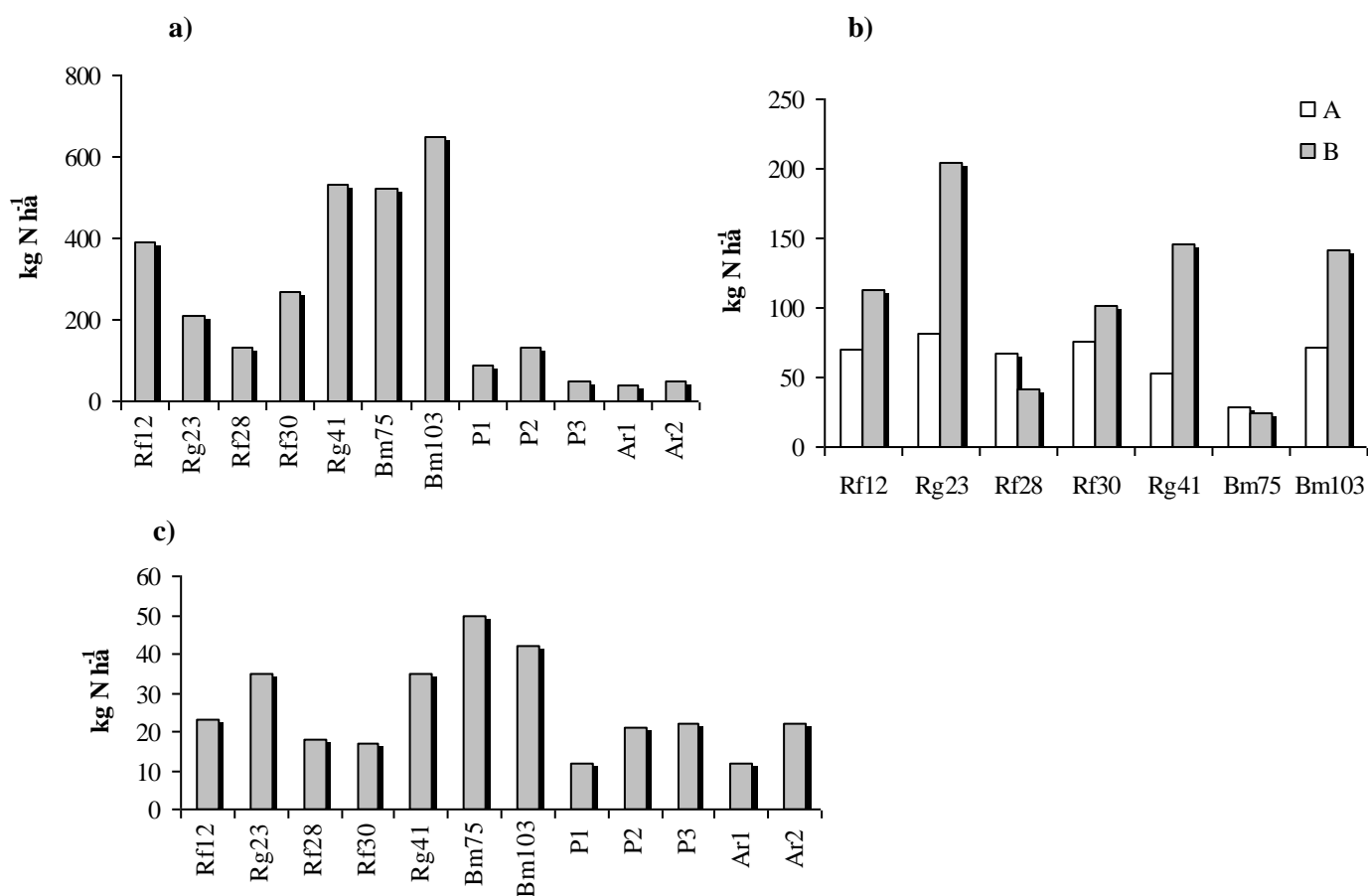


Fig 8. Capitales de N (Mg ha⁻¹) en: a) biomasa aérea (sin mantillo), b) mantillo capa A y capa B, y en c) biomasa subterránea de 0-30 cm de profundidad.

5.4.3 Fósforo

Los capitales de P arbóreos en las siete coberturas forestales oscilaron entre 0.005 a 0.24 Mg P ha⁻¹ (Fig.9.a). El aporte de la capa A fue entre el 35 y el 64% y de la capa B entre el 35 y el 71% (Fig. 9.b). En los pastos la contribución de la parte aérea osciló entre el 69 al 88% y en los arbustos las partes leñosas contribuyeron entre el 50 y el 82%. Los capitales de P de las raíces de las coberturas forestales oscilaron entre 0.002 y 0.005 Mg P ha⁻¹ (Fig. 9.c). En las zonas forestales, la contribución del P radicular osciló entre el 11 y el 41%, en los pastos entre el 12 al 31% y en los arbustos entre el 18 y el 50%.

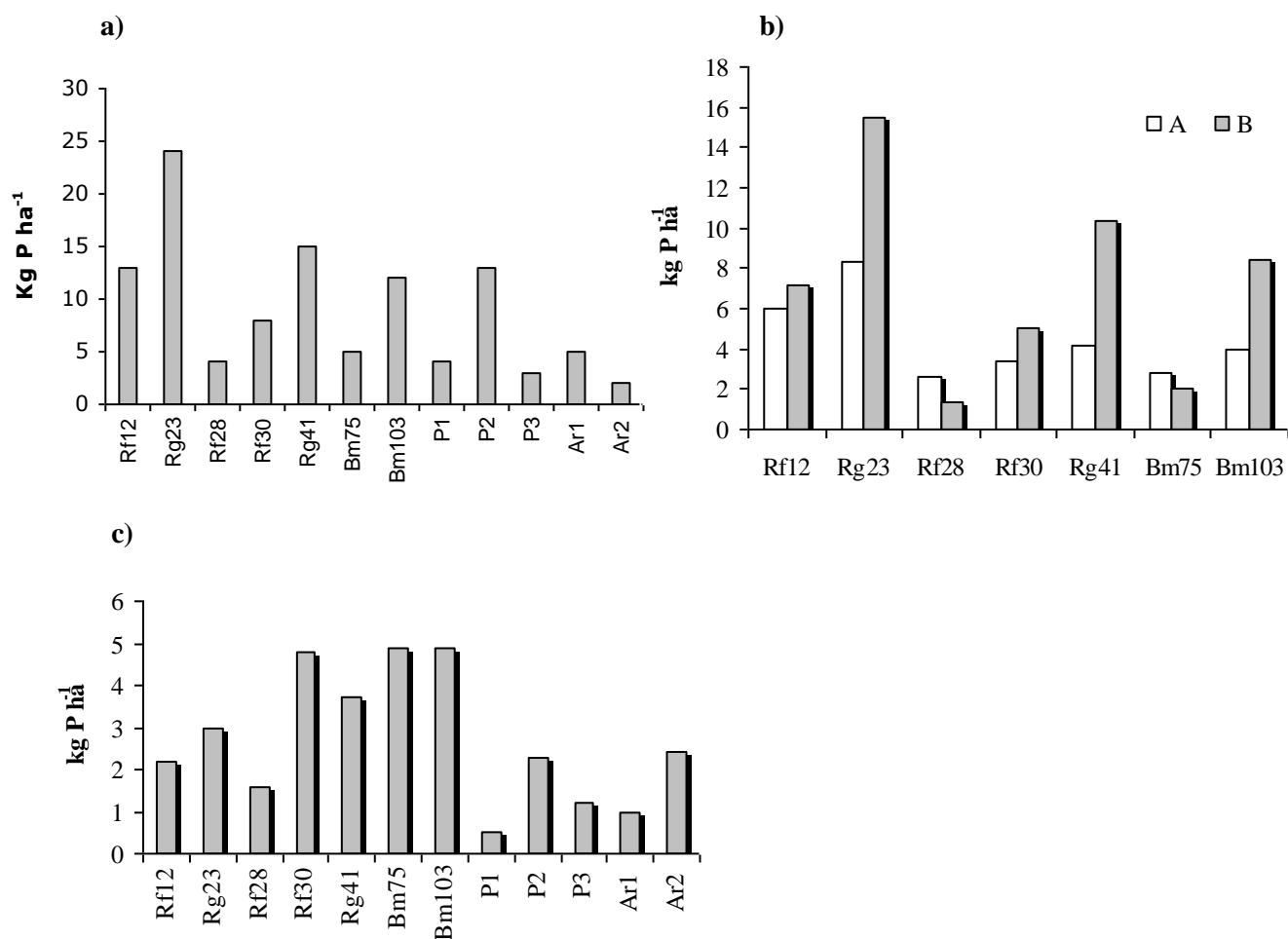


Fig 9 Capitales de P (kg ha⁻¹) en: a) biomasa aérea (sin mantillo), b) mantillo capa A y capa B, y en c) biomasa subterránea de 0-30 cm de profundidad.

5.4.4 Potasio, Calcio y Magnesio

Los capitales de K arbóreo oscilaron entre 61 a 1869 kg K ha⁻¹ en los bosques, (Tabla 16), con una contribución de K de la biomasa aérea de entre el 86 y el 99%. Es importante resaltar la gran contribución del K en los bosques de *Abies religiosa*, ya que es 14 veces mayor que los bosques de pinos. Los capitales del Ca oscilaron entre 181 a 576 kg Ca ha⁻¹, siendo la biomasa aérea la que aportaba entre el 76 y el 94%. Los capitales de Mg, fueron en los bosques entre 25 a 104 kg Mg ha⁻¹, con un aporte del fuste del 28 al 71%. Los capitales de los pastos fueron de 8.54 kg K ha⁻¹ a 125.12 kg K ha⁻¹, el aporte de la biomasa aérea fue mayor al 99%. En los arbustos, los capitales fueron de 48.8 y 56.4 kg K ha⁻¹. El aporte de la biomasa aérea en los bosques fue de entre el 94 y el 97%.

Tabla 16. Capitales de K, Ca y Mg en los componentes aéreos y subterráneos de las 12 coberturas.

| | Kg K ha ⁻¹ | | | Kg Ca ha ⁻¹ | | | Kg Mg ha ⁻¹ | | |
|-----------------|-----------------------|----------|------|------------------------|----------|-------|------------------------|----------|------|
| | Aéreo | Mantillo | Raíz | Aéreo | Mantillo | Raíz | Aéreo | Mantillo | Raíz |
| Forestal | | | | | | | | | |
| Rf12 | 131.00 | 16.15 | 2.00 | 196.49 | 142.09 | 29.02 | 43.67 | 15.48 | 2.43 |
| Rg23 | 91.02 | 29.87 | 1.21 | 117.02 | 140.74 | 39.79 | 26.01 | 23.78 | 3.77 |
| Rf28 | 51.54 | 8.39 | 1.71 | 51.52 | 100.00 | 29.42 | 7.36 | 14.14 | 3.93 |
| Rf30 | 88.72 | 13.94 | 1.36 | 76.05 | 126.15 | 38.98 | 25.35 | 19.48 | 3.94 |
| Rg41 | 329.11 | 12.02 | 1.49 | 278.48 | 144.49 | 28.87 | 50.63 | 16.53 | 2.82 |
| Bm75 | 1860.1 | 6.76 | 2.25 | 409.23 | 92.52 | 74.84 | 74.40 | 5.38 | 5.02 |
| Bm103 | 177.56 | 11.19 | 3.26 | 236.75 | 82.88 | 16.68 | 88.78 | 13.72 | 1.99 |
| Pasto | | | | | | | | | |
| P1 | 50.73 | | 0.65 | 25.36 | | 7.86 | 3.80 | | 0.65 |
| P3 | 123.37 | | 1.75 | 74.75 | | 11.61 | 8.66 | | 1.42 |
| P3 | 7.68 | | 0.86 | 25.83 | | 10.66 | 3.49 | | 0.95 |
| Arbusto | | | | | | | | | |
| Ar1 | 47.16 | | 1.62 | 50.43 | | 5.74 | 3.74 | | 1.23 |
| Ar2 | 53.11 | | 3.29 | 55.93 | | 17.93 | 3.76 | | 2.39 |

5.5 Incremento corriente anual (ICA), incremento medio anual (IMA) y proyecciones

En el presente estudio se decidió presentar el ICA con relación al aumento directo en la biomasa por año, a pesar de que comúnmente se utilizan las diferencias entre volumen expresadas en $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$. Esto lo hicimos para mantener una congruencia con los métodos usados para la obtención de la biomasa aérea a través del uso de las ecuaciones alométricas. Para la generación de los ICAs realizamos cinco grupos de las siete zonas forestales: dos sitios de reforestación 1) Aguazuelas (Rf12); 2) Normal 1 y 2 (Rf28-Rf30), esto debido a las diferencias en las condiciones de los sitios, ya que no sólo varían en la altitud, sino también en las condiciones de humedad y temperatura; 3) dos regeneraciones de pinos, del Conejo (Rg23-41); 4) Una zona de regeneración de oyamel del Conejo 2 (Bm75) y 5) bosque maduro de *P. hartwegii* (Bm103).

5.5.1 Reforestación de Aguazuelas (Rf12)

Para la realización del incremento del sitio Rf12 decidimos realizar una ecuación que nos permitiera relacionar la edad con la altura, sabiendo que la altura máxima registrada para la especie es de 30 m. La ecuación del cálculo del aumento en la altura (en m) fue $[\Delta \text{ altura} = 1.121152 + (\text{edad} \times 1.834140) + (-0.024264 \times \text{edad}^2)]$ ($R^2=0.994$) (Fig. 9.a); posteriormente, se elaboró una ecuación que permitiera relacionar la biomasa (kg) con la edad. Esta biomasa fue generada a partir de los incrementos diamétricos para cada año $[\text{kg} = 2.88030 + (-1.34346 \times \text{altura}) + (0.14680 \times \text{altura}^2)]$, ($R^2=0.986$). Esta especie es de rápido crecimiento y como se muestra en la gráfica (Fig. 10.a) su mayor crecimiento es alrededor de los 19 años y cercano a los 40 años el crecimiento es mínimo. Actualmente, se encuentra en ascenso para llegar a su pico máximo, y con el modelo se espera que tenga ~20 años más de acumulación de C antes de estabilizarse.

5.5.2 Reforestación de la Normal (Rf28-Rf30)

La ecuación del cálculo del aumento en la biomasa (kg) fue $[\Delta \text{ biomasa} = -0.860193 + (0.110017 \times \text{edad}) + (-0.001970 \times \text{edad}^2)]$, ($R^2=0.482$). Estos sitios poblados por *P. patula*, *P. teocote* y *P.oaxacana* mostraron un nivel máximo de incremento en biomasa

a los 33 años (Fig. 10.b) y una estabilización completa a los 70 años de edad. Esto muestra que el bosque sigue creciendo y que en 40 años el crecimiento será cercano a cero.

5.5.3 Regeneración del Conejo (Rg23-Rg41)

Estos sitios están compuestos por *Pinus monezumae* y *Abies religiosa*. Un sitio tiene una edad promedio de 23 años y el otro de 41 años, la heterogeneidad en edad generó un índice de correlación bajo. La ecuación del cálculo del aumento en la biomasa (kg) fue [Δ biomasa = $\exp(0.7319411 + (0.0366134 \times \text{edad}) + (-0.0004221 \times \text{edad}^2))$, ($R^2=0.499$)]. El punto de mayor crecimiento se da alrededor de los 45 años de edad y la caída del crecimiento aproximadamente a los 65, quedando ~ 50 años de crecimiento antes de estabilizar su crecimiento cercano a cero (Fig. 10.c).

5.5.4 Bosques maduro de oyamel del Conejo (Bm75)

La ecuación del cálculo del aumento en la biomasa (kg) fue [Δ biomasa = $\exp(-0.6118099 + (0.0793901 \times \text{edad}) + (-0.0006121 \times \text{edad}^2))$ ($R^2= 0.907$)]. Este bosque de oyamel con una edad promedio de 75 años presenta su punto máximo de crecimiento en biomasa alrededor de los 60 años de edad, comenzando su descenso aproximadamente a los 75 años con un nivel mínimo de crecimiento alrededor de los 140 años (Fig. 10.d). Eso nos indica que aunque actualmente está en las primeras etapas del decremento, pero aún le quedan alrededor de 60 años antes de llegar a un crecimiento casi nulo.

5.5.5 Bosque maduro de Lajas (Bm103)

La ecuación del cálculo del aumento en la biomasa (kg) fue [Δ biomasa = $\exp(1.210 + (5.514e-02* \text{edad}) + (-4.361e-04* \text{edad}^2))$ ($R^2= 0.783$)]. Este bosque maduro de *P. hartwegii* con una edad media de 103 años mostró un crecimiento máximo alrededor de los 60 años de edad, a los 75 se ve un claro decremento, y alcanza su crecimiento asintótico cercano a cero alrededor de los 150 años (Fig. 10.e).

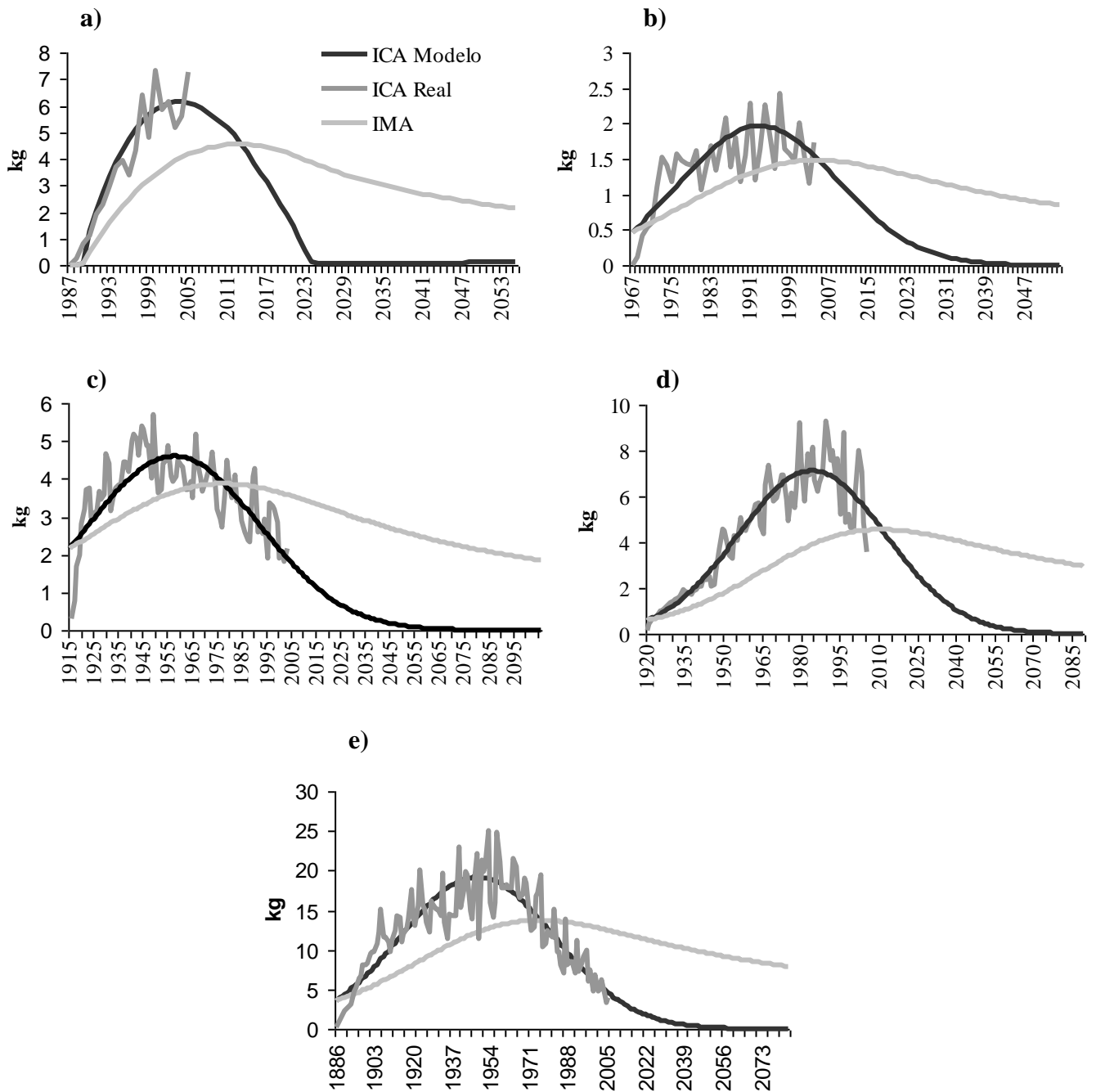


Fig.10. Incrementos corrientes anuales (ICA) calculados y modelados, incrementos medios anuales (IMA) en kg, a) Rf12 (Aguazuelas), b) Rf28-Rf30 (Normal) c) Rg23-Rg41 (Conejo 1 y 2 de Pino y de oyamel) d) Bm75 (Conejo 2) y e) Bm103 (Lajas).

5.5.6 Proyecciones de biomasa aérea

5.5.6.1 Proyecciones por individuo

En la reforestación de Aguazuelas (Rf12) el crecimiento de los pinos reforestados con una edad promedio de 12 años, se estabilizará ~35 años (Fig. 11.a), con una altura máxima reportada para la especie de 30 m alrededor de los 30 o 40 años. Esta especie destaca por el rápido crecimiento y por eso es usada para reforestar, ya que alcanza su punto máximo a los 30 años y de ahí el incremento disminuye, y la acumulación de biomasa se mantiene casi constante. El diámetro promedio al nivel del pecho máximo de esta especie se considera que son 40 cm. La biomasa máxima promedio acumulada actual es de 72 kg y se espera que alcance los 140 kg alrededor de los 40 años. Para el sitio Rf28-Rf30 (Fig. 11.b), la biomasa media actual es de 138 kg a la edad promedio de 30 años y una acumulada máxima de 251 kg alrededor a los 70 años. Para el sitio Rg23-Rg41 (Fig.11.c) se predice que los árboles tendrán una biomasa máxima acumulada de 379 kg por individuo, con una biomasa actual media de 313 kg, lo que muestra que en 20 años alcanzarán su punto de crecimiento casi nulo y aumentarán alrededor de 66 kg. Asimismo, el sitio Bm75 (Fig.11.d) se presenta una biomasa media actual de 389 kg, el modelo muestra que alcanzará una biomasa máxima acumulada de 503 kg a los 121 años de edad, esto es en el 2040. Por último, la biomasa del sitio Bm103 fue de 1507 kg y la proyectada según el modelo será de 1574 kg por individuo a la edad de 200 años. Es decir en 78 años, mostrando un crecimiento menor a un kg por año por individuo.

Esto nos indica que en una proyección a 50 años el sitio Rf12 se incrementará en su biomasa (kg/ind) en un 94.4 %, el sitio Rf28-Rf30 en un 83.2 %, el sitio Rg23-Rg41 en un 14.4 %, el sitio Bm75 un 29.3% y el sitio de Bm103 únicamente en un 4.44%. Sin embargo, la importancia no sólo radica en el incremento neto de biomasa que se tenga por individuo, sino también en la densidad de individuos que tenga estos sitios, por lo que presentamos a continuación los datos proyectados en biomasa ($Mg\ ha^{-1}$) a 50 años.

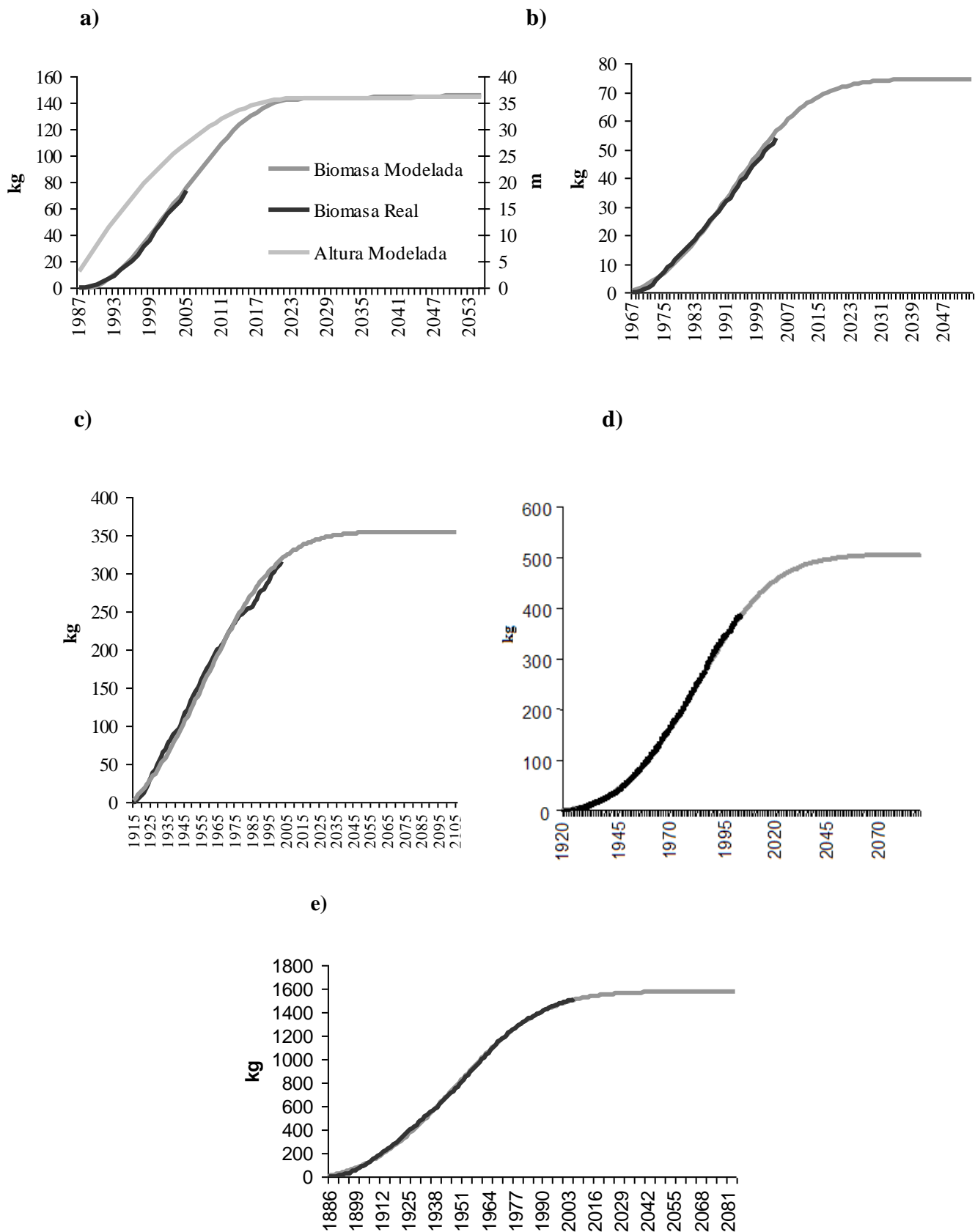


Fig. 11. Biomasa acumulada media por individuo en los sitios forestales: a) Rf12 (Aguazuelas), b) Rf28-Rf30 (Normal), c) Rg23-Rg41 (Conejo 1 y 2 bosque de pino y de oyamel), d) Bm75 (Conejo2) y e) Bm103 (Lajas).

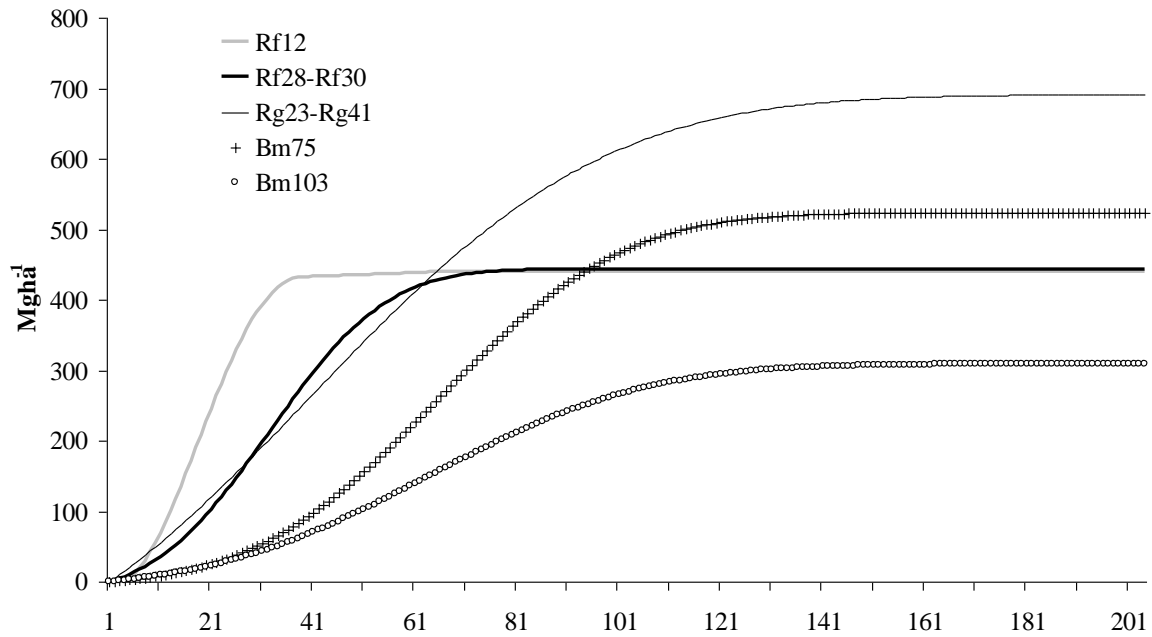


Fig. 12. Acumulación de biomasa en Mg ha⁻¹ a la edad de 200 años para los distintos sitios forestales.

5.5.6.2 Proyecciones de biomasa a los 200 años de edad

El comportamiento de la biomasa arbórea de los diferentes sitios forestales a una proyección de 0 a 200 años de edad de cada sitio (Fig. 12) muestra que la biomasa de Rf12 alcanzará los 440.6 Mg ha⁻¹, Rf28-Rf30 443.4 Mg ha⁻¹, los sitios de regeneración 691.2 Mg ha⁻¹ y los sitios Bm5 y Bm103 523.8 y 308.6 Mg ha⁻¹, respectivamente. Teniendo en cuenta que la biomasa reportada actual es para Rf12 de 218.3 Mg ha⁻¹, para Rf28-Rf30 de 100.2 Mg ha⁻¹, para Rg23-Rg41 de 191.6 Mg ha⁻¹, para Bm75 de 372.0 Mg ha⁻¹ y para Bm103 de 295.9 Mg ha⁻¹. Esto permite percatarnos que a la edad de 200 años el sitio de Rf12 se incrementará en un 102 %, el sitio de Rf28-Rf30 en un 342 %, el sitio Rg23-Rg41 en un 263%, el sitio Bm75 en un 41% y el sitio Bm103 en un 4.27%.

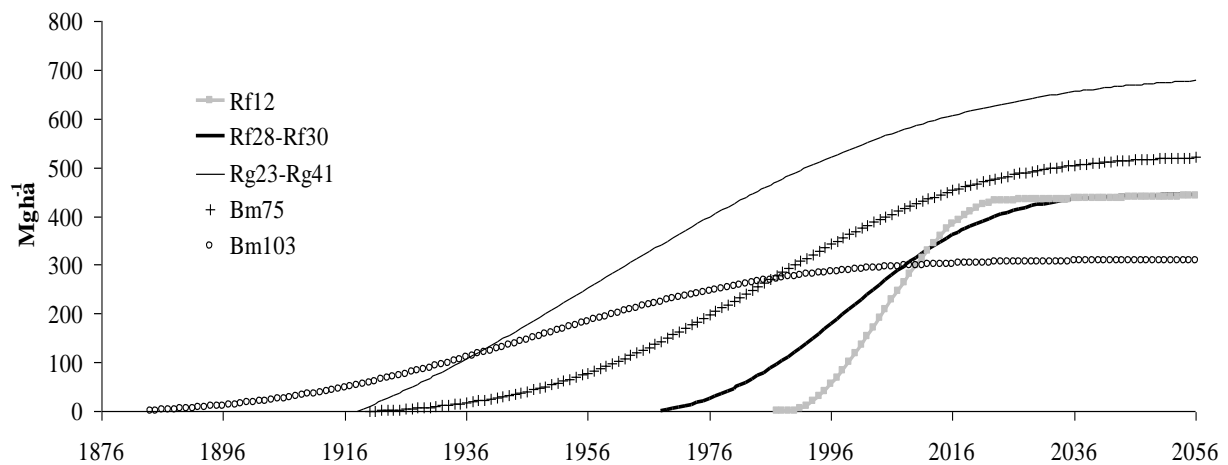


Fig. 13. Proyección de biomasa de los sitios forestales al año 2050.

5.5.6.3 Proyecciones de biomasa al año 2056

La proyección en el incremento de biomasa de los diferentes sitios forestales a 50 años (2056) (Fig. 13); indica que la biomasa en el sitio de Rf12 alcanzará 440.9, y el sitio Rf28-Rf30 tendrá 443.4, el sitio Rg23-Rg41 llegará 678.8, el sitio Bm75 a 520.8 y el sitio Bm103 alcanzará los 308.4 Mg ha⁻¹. Esto nos muestra la importancia de la densidad (ind/ha) y de la edad, de los sitios de reforestación, así como de la composición específica de los sitios. Por ejemplo, aunque el sitio Bm103 es el que posee la segunda mayor biomasa actualmente, la proyección indica que ocupará la menor contribución de biomasa de todos los sitios debido a: 1) la edad del sitio, ya que es un sitio maduro y no incrementará más allá del 4% su biomasa, y 2) la densidad de individuos, ya que es el sitio más pobre (196 ind ha⁻¹). Asimismo, aunque los sitios de reforestación son jóvenes y con mucha densidad de individuos, estas especies son de rápido crecimiento, por lo que empiezan su estabilización a edad temprana (~40 años), a diferencia por ejemplo de los bosques con *Abies religiosa* que alcanzan su estabilidad ~ 70 años.

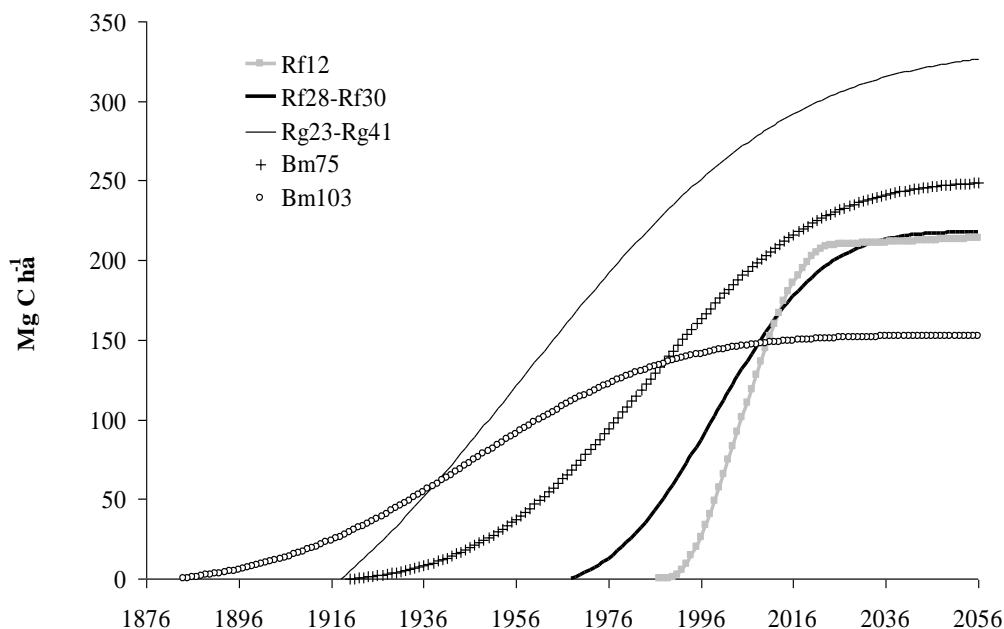


Fig. 14. Proyección de almacenamiento de C a 50 años de los diferentes sitios forestales.

5.5.6.4 Proyecciones de almacenamiento de C al año 2056

El almacenamiento potencial de C en una proyección para el 2056 años (Fig.14) muestra que el sitio Rf12 tendrá un incremento de 105.9 a 213.8 en Mg C ha^{-1} , en Rf28-Rf30 de 49.18 a 217.6 Mg C ha^{-1} , en Rg23-Rg41 de 92.16 a 326.51 Mg C ha^{-1} , en el sitio Bm75 de 177.7 a 248.7 Mg C ha^{-1} y en Bm103 de 146.3 a 152.5 Mg C ha^{-1} . Los sitios más jóvenes son los que tendrán un papel más importante en el almacenamiento de C, debido a que las tasas de crecimiento y por ende de absorción de C son mayores que las tasas de respiración de los sitios viejos.

5.6 Distribución espacial de la biomasa a escala del paisaje

La regresión generada entre el índice normalizado de vegetación (INDV) de la imagen Landsat 2000, y los datos estimados en campo permitieron la estimación espacial de la biomasa a escala de paisaje. El área total de estudio fueron 26 246 ha, de las cuales 9 647 ha (36.8 %) son parte del área natural protegida (ANP) y 16 569.9 ha (63.24%) quedan fuera de ésta. La biomasa aérea total del sitio (sin contar el mantillo ni las raíces) es de 1 397 777 Mg, con una biomasa promedio de 53.3 Mg ha⁻¹; que representan el 66.4%, es decir, 4.7×10^5 Mg están fuera del ANP (biomasa media = 55.9 Mg ha⁻¹) y el 33.6% está dentro del ANP, es decir, 9.3×10^5 (48.7 Mg ha⁻¹). Se muestra que la mayor parte de acumulación de biomasa se encuentra fuera del ANP, aunque está en relación directa al área que representa (Fig.15).

Tomando, como el IPCC indica, una concentración de C del 50% de la biomasa, se puede decir que el contenido actual en el Cofre de Perote es de 7×10^5 Mg C, con 2.4×10^5 Mg C dentro del ANP y 4.6×10^5 Mg C fuera de ésta. Es importante mencionar que se está realizando una subestimación al no tomar en cuenta el C aportado por el piso forestal y la biomasa radicular.² El mayor número de píxeles (7512 de 900 m²) mostraron una biomasa de 53.2 Mg ha⁻¹ y los valores oscilaron entre 0.012 (1 píxel) y 1 890.3 Mgha⁻¹ (8 píxeles).

² Consideración del aporte del mantillo a los capitales de C, el cual oscila entre el 1 y el 11% en zonas forestales, y el aporte radicular que es entre el 1 y el 2% en bosques; en pastos y arbustos de entre el 8 y el 28% y el 26 y el 38%, respectivamente.

Biomasa aérea (Cofre de Perote, Ver.)

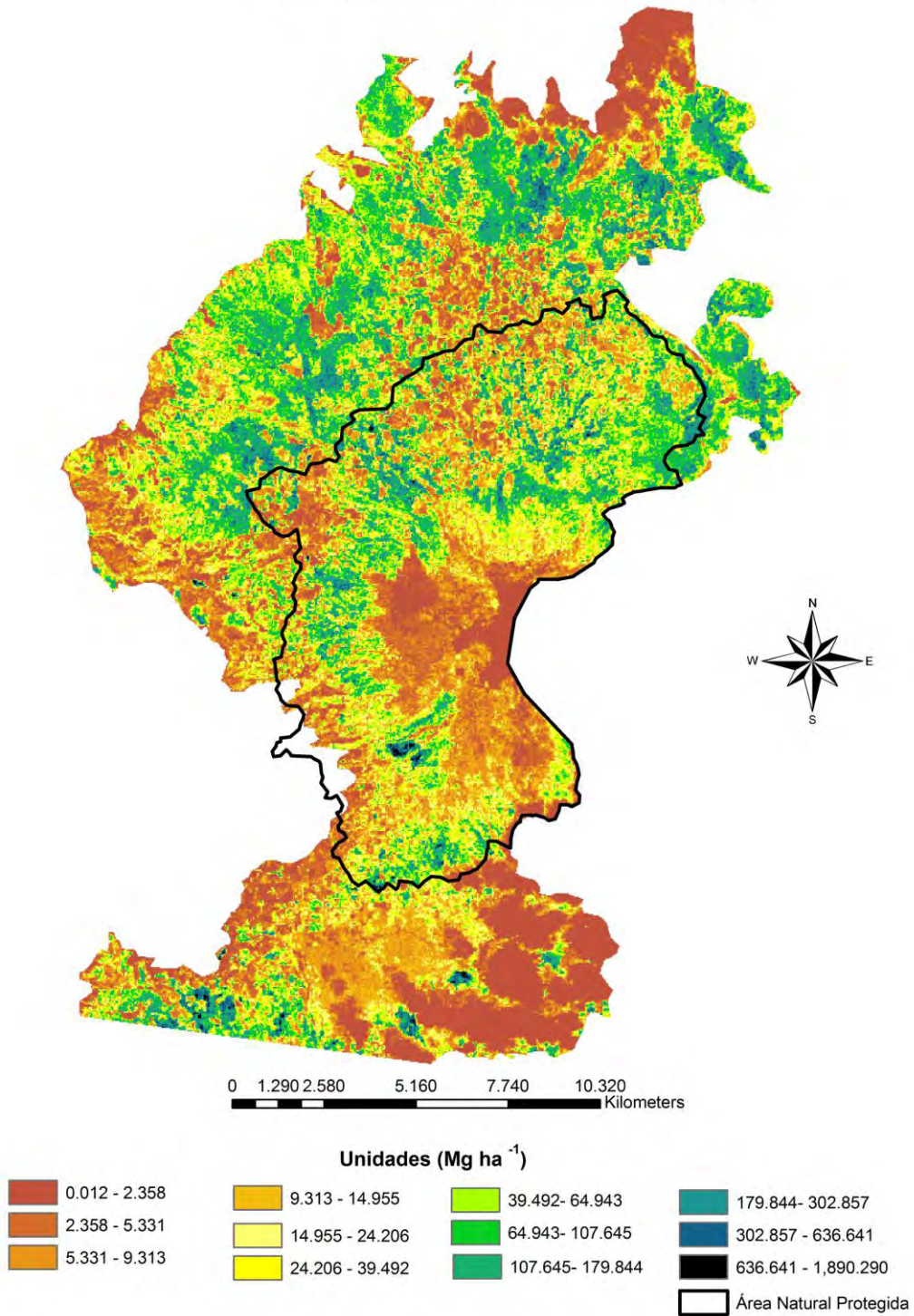


Fig. 15 Mapa de biomasa aérea (Mg ha⁻¹) del Cofre de Perote, Veracruz.

6. Discusión

6.1 Biomasa aérea, capitales de C y nutrientes

El Protocolo de Kyoto de las Naciones Unidas, en el Marco de Convención para el Cambio Climático (UNFCCC), aunado al Grupo del Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (IPCC) son las principales instituciones interesadas en subrayar nuevos acuerdos que establezcan límites a la emisión de los gases de efecto invernadero (GEI), particularmente del CO₂ (Martin *et al.*, 2001). El Protocolo de Kyoto en su artículo 3.3 establece los principios del cambio neto de la emisión de GEI por fuentes y por remoción, los cuales pueden ser almacenes netos de C como resultado de la inducción humana de los cambios de uso/cobertura del suelo y las actividades forestales como la aforestación, reforestación y deforestación (Martin *et al.*, 2001). Dentro de las principales actividades que pueden proveer beneficios tanto ambientales como sociales, están las orientadas a disminuir las emisiones de CO₂ (Martin *et al.*, 2001). El análisis del potencial del almacenamiento de C debe tomar en cuenta la multiplicidad de usos por recursos forestales, la creación de estrategias de manejo forestal que favorezcan no sólo la captura y almacenamiento de C, sino un conjunto de estrategias orientadas al desarrollo sustentable (sistemas agroforestales, agricultura sustentable, plantaciones forestales) (Masera, 2001) .

Para enfrentar los retos impuestos tanto por el Protocolo de Kyoto como los subsecuentes protocolos, es necesaria una adecuada estimación de los capitales y flujos de C, así como de sus cambios temporales y espaciales a nivel global, nacional, regional y local (Grigal & Ohmann, 1992; Birdsey *et al.*, 1993; Dixon *et al.*, 1994). En México algunas estimaciones preliminares sugieren un área para secuestro de C de 4.5×10^6 ha para el sector forestal (con un potencial de secuestro de C de 33.3 a 113.4×10^6 Mg C); 1×10^6 Mg C por plantaciones (30.7 a 85.5×10^6 Mg C) y 30×10^6 Mg C por regeneración (Trexler & Haugen, 1995). Masera (1995) considera a la agroforestería como la alternativa para el secuestro de C a nivel nacional en términos de productividad de biomasa, por lo que estimar la cantidad de C almacenado en los ecosistemas terrestres y los cambios asociados por los diferentes tipos de coberturas se vuelve necesario para calcular los balances nacionales de GEI (IPCC, 2000). En México aún faltan estudios que cuantifiquen la biomasa aérea y subterránea en bosques

templados, los capitales de C asociados a éstos, así como los cambios a los que son sujetos espacial y temporalmente.

El mosaico de coberturas del Cofre de Perote genera una gran variabilidad espacial del potencial de almacenamiento de C aéreo, como consecuencia de las diferentes trayectorias de uso del suelo. El bosque monoespecífico de *Abies religiosa* (70 años) fue el sitio que presentó mayor biomasa arbórea (372.02 Mg ha⁻¹), seguido por el bosque de *P. hartweggi* de 103 años (295.93 Mg ha⁻¹). Estos resultados son similares a los reportados para bosques de coníferas (307.3 Mg ha⁻¹) (Waring & Schleninger 1985). Se ha sugerido que la regeneración natural y las plantaciones forestales pueden ser medidas efectivas para mitigar las elevadas concentraciones de CO₂ en la atmósfera; sin embargo, estos impactos tienen marcadas variaciones regionales debido a la edad y composición de especies (Erb, 2004). En el sitio de esta investigación, la regeneración de *P. montezumae* y *A. religiosa* (41 años) tiene un potencial de almacenamiento de C aéreo de 253.16 Mg ha⁻¹, seguido por el reforestación de *P. patula* (12 años) (218.33 Mg ha⁻¹), de regeneración de *P. montezumae* y *A. religiosa* (130.03 Mg ha⁻¹) y finalmente las reforestaciones mixtas de *P. teocote*, *P. oaxacana* y *P. patula* (28 y 30 años) (126.74 Mg ha⁻¹ y 73.63 Mg ha⁻¹, respectivamente). Estos sitios de regeneración de los bosques y de reforestación pueden ser una alternativa para reducir los niveles de CO₂, en la atmósfera. Post *et al.*, (1990) y Johnson (1992) han sugerido que la acumulación de biomasa aérea y subterránea puede tener el potencial secuestrar grandes cantidades de C y nutrientes que fueron perdidos durante la deforestación y el posterior uso del suelo. Debido a lo anterior, los datos obtenidos en el presente estudio permitirían generar marcos que permitan involucrar este tipo de conocimiento con estrategias de manejo forestales en México.

En contraste, los cambios de uso/cobertura del suelo afectan negativamente los flujos entre los diferentes almacenes de C, y directa o indirectamente inducen cambios en el tamaño de los capitales de C. De hecho, una de las principales consecuencias de la deforestación es la emisión de CO₂ a la atmósfera (Dale *et al.*, 2001). Se ha reportado que los cambios de uso del suelo en Norteamérica liberan entre 0.05 y 0.28 Pg CO₂ al año (1Pg = 10¹⁵ g), mientras que la deforestación en los bosques tropicales de altitudes bajas libera 1.6 Pg de CO₂ al año, contribuyendo con ello al calentamiento global (Houghton *et al.*, 1996). Los resultados del presente estudio indican un decremento de

la biomasa aérea con las trayectorias de cobertura de bosque a pastizal y de bosque a arbustos. En los pastizales la biomasa osciló entre 6.98 y 21.64 Mg ha⁻¹, y los arbustos entre 4.67 y 4.70 Mg ha⁻¹. Esto significa que el cambio de uso/cobertura del suelo elimina alrededor del 93% y 97% de la biomasa aérea, generando grandes cantidades de liberación de C. Se ha documentado que entre el 76 y el 90% del total de secuestro de C ocurre en la biomasa aérea viva (Houghton, 2005). En el presente estudio, la contribución de la biomasa del fuste a la biomasa total en todos los sitios forestales osciló entre el 81% en sitios en regeneración de pino-oyamel y el 97% en un bosque maduro de oyamel.

Los dos sitios maduros con mayor biomasa aérea fueron los de menor densidad (1040 y 196 ind ha⁻¹), debido a que la biomasa promedio por individuo fue 357.7 y 1604.7 kg, respectivamente. El sitio de regeneración de 41 años y la reforestación de 12 años fueron de los sitios con mayor densidad (2264 y 3028 ind ha⁻¹), pero la biomasa por individuo fue 352.9 kg y 72.1 kg, respectivamente, sugiriendo que la densidad del sitio juega un papel significativo en la reforestación joven. Con respecto a las reforestaciones mixtas, en la reforestación del sitio de la Normal es necesario destacar que el sitio de 28 años tiene una mayor densidad (2520 ind ha⁻¹) que la de 30 años (1012 ind ha⁻¹); lo cual nos puede indicar que en el muestreo en el sitio de la Normal 2 (Rf28) hubo una posible sobreestimación de la edad, y que es necesario un muestreo de individuos con diámetros menores.

Considerando que el contenido de C en la madera osciló entre 47.8 y 49.8%, podemos resaltar que el bosque con más contenido de C fue el bosque Rf28-Rf30 y los que menos C tienen son los bosques de *A. religiosa* y el bosque de regeneración de *P. montezumae* y *A. religiosa*. Los datos podrían sugerir un ligero aumento en la concentración de C con respecto a la edad en los bosques de pinos. Por ejemplo, los bosques del sitio Rf28 y Rf30 con las mismas especies muestran un incremento en la concentración de este elemento en el bosque de mayor edad. Asimismo, la variación en la concentración de C es mínima, por lo que es recomendable utilizar el valor propuesto por el IPCC de 50% de C en la material orgánica, al menos en este componente forestal. Los capitales forestales arbóreos oscilaron entre 35.59 y 177.71 Mg C ha⁻¹. Los valores de los capitales de C arbóreos están en relación directa con la biomasa. Los capitales de los otros tipos de vegetación (pastos y arbustos) son

claramente más bajos mostrando valores menores a los reportados por el mantillo forestal en este mismo estudio con valores de 2.73, 5.11 y 8.57 Mg C ha⁻¹. A escala regional, de Jong (2001) ha reportado que los bosques de encino tienen mayor capacidad de secuestro de C (184 Mg C ha⁻¹) aéreo que los bosques de pino-encino (135 Mg C ha⁻¹) y pino (120 Mg C ha⁻¹) en los altos de Chiapas; la biomasa aérea representa ~ 37% del C total en estos ecosistemas. Otros datos nacionales reportados para bosques de coníferas muestran valores de 97 Mg C ha⁻¹ y 105 Mg C ha⁻¹ (Rojas, 2004) y de 45.3, 70.8, 71.3, 74.2 y 89.1 Mg C ha⁻¹ (Díaz, 2006). Estos datos muestran que los valores obtenidos en el presente estudio son superiores, sugiriendo que los bosques de Perote son un buen almacén de C.

La contribución de los pastos y de los arbustos a la biomasa aérea osciló entre 61.1 y 91.5%, respectivamente, haciéndose evidente la importancia de la biomasa radicular en las zonas arbustivas, que aporta hasta poco menos de la mitad de la biomasa total. Esto deja ver cómo los cambios de la cobertura no sólo modifican la biomasa aérea y subterránea, sino también los patrones de distribución. Por otro lado, las magnitudes de la biomasa aérea en los arbustos de este estudio son comparables con las reportadas por Bonino (2005); quien sugiere un potencial de almacenamiento de C aéreo de 2.74 Mg C ha⁻¹ para estos ecosistemas. Esto a su vez sugiere reconsiderar el papel estos sitios sucesionales secundarios como sumideros de C. No obstante la menor biomasa aérea de los arbustos en relación a los pastizales, hacen necesaria la reconsideración del valor ecológico, debido a que la regeneración de especies de pinos, en sitios previamente perturbados, por deforestación o abandono de cultivos.

Los capitales de C en los pastizales oscilaron entre 2.73 y 8.57 Mg C ha⁻¹ y en los arbustos de 2.29 y 2.26 Mg C ha⁻¹. Estos datos apoyan que como resultado de los cambios de uso/cobertura del suelo los capitales de C en la biomasa aérea disminuyen considerablemente. Bonino (2005) reporta valores inferiores para sitios arbustivos con un valor de 1.37 Mg C ha⁻¹. Estos capitales reflejan nuevamente que tomando en cuenta la biomasa aérea y sus capitales de C asociados, los arbustos resultan ser los menores almacenes de C en la biomasa aérea. Los cambios de cobertura reflejan diferentes trayectorias, es decir, los sitios de los bosques después de ser removidos pueden ser utilizados para la agricultura, y su posterior abandono, lo que favorecería el crecimiento de pastizales, o comenzar un proceso sucesional de regeneración en donde

alternan poblaciones dominantes de arbustos y plántulas de pinos. Estos procesos sucesionales favorecerán a largo plazo el crecimiento de árboles, lo que se verá reflejado en los capitales de C. Ahora bien, podría considerarse también la importancia temporal, ya que la permanencia que tienen los pastos es efímera, sobre todo aquellos que se encuentran en las zonas bajas del Cofre de Perote, ya que son quemados con el fin de sembrar posteriormente en dichos terrenos. Los pastizales crecen más rápidamente que los arbustos, lo que hace que almacenen mayor biomasa y C en menos tiempo que los arbustos. Sin embargo, como mencionamos el tiempo de residencia es corto, por lo que es importante analizar la dinámica no sólo espacial sino temporal a los que son sujetos estos tipos de coberturas en el Cofre de Perote para establecer la importancia de estas dinámicas en los planes de manejo.

Hart *et al.* (2003) reportan una concentración de N en madera de 0.05%. En el presente estudio obtuvimos concentraciones mayores a ese valor en todas las especies. Por ejemplo, la madera de *Abies religiosa* tuvo la menor concentración (0.14%), los bosques mixtos y de pinos presentaron valores entre 0.16 a 0.22%. Debido a lo anterior, los capitales de N arbóreo oscilaron entre 0.21 y 0.65 Mg N ha⁻¹. El bosque de mayor edad presentó el mayor capital de N arbóreo. En los pastos la concentración de N fue de 0.71% y en arbustos 0.97%, por lo que sus capitales fueron entre 0.053 a 0.14 Mg N ha⁻¹ en pastos y de 0.040 y 0.051 Mg N ha⁻¹ en arbustos. Debido a la poca biomasa que presentan estos tipos de vegetación los capitales de N resultaron ser menores a las otras coberturas, por lo que se podría sugerir la posibilidad de que la elevada concentración de N fuese causada probablemente por la historia del sitio, ya que éstos pudieron haber estado sujetos a fertilización por ser anteriormente, en algunos casos, tierras agrícolas.

Hart *et al.* (2003) reportan una concentración de P en madera de 0.05%. En el presente estudio obtuvimos concentraciones menores a 0.001 % en la madera, considerando este valor muy pequeño, el principal capital de P aéreo en los bosques fue del mantillo. Sin embargo, en los pastos la concentración fue de 0.03 a 0.06% y en arbustos de 0.05 a 0.1%. Con un capital de P aéreo en estos tipos vegetación de 0.003 a 0.012 Mg P ha⁻¹ para pastos y de 0.002 a 0.005 Mg P ha⁻¹ en los arbustos. Los valores fueron menores en todos los casos a los reportados en la literatura, con valores de 0.055 y 0.068 Mg P ha⁻¹ (Hart *et al.*, 2003; Waring & Schlesinger, 1985) para bosques templados.

Hart *et al.*, (2003) reportan una concentración de K en madera de 0.11%. En el presente estudio la concentración en madera fue entre 0.05 y 0.07% en bosques de pino y de 0.13% en bosques de oyamel. Los capitales de K en bosques de pinos y mixtos fueron de 0.05 a 0.18 Mg K ha⁻¹ y en el de oyamel de 0.33 Mg K ha⁻¹. Los valores que se reportan en la literatura oscilan de 0.153 Mg K ha⁻¹ a 0.340 Mg K ha⁻¹, (Hart *et al.*, 2003; Waring & Schleninger, 1985). En los pastos del Cofre de Perote las concentraciones oscilaron entre 0.04 a 0.11% con 0.007 a 0.177 Mg K ha⁻¹; en arbustos la concentración fue del 1.13 y el 1.01% con un capital de 0.05 Mg K ha⁻¹ para ambos. La diferencia entre las concentraciones en los diferentes tipos de vegetación sugiere que tanto los pastos como los arbustos están sujetos a tasas diferenciales de absorción de este elemento. Esto podría ser resultado no sólo de la biología de la especie y de los aspectos biofísicos de los sitios, sino también de los cambios temporales de los que son resultado, es decir, la historia del sitio.

Hart *et al.*, (2003) reportan una concentración de Ca en madera de 0.07%. En el presente estudio la concentración de Ca en la madera fue entre el 0.07 y el 0.11% en bosques de pino y 0.11% en bosques de oyamel. Los capitales de Ca en bosque de pinos y pino-oyamel entre 0.051 a 0.28 Mg Ca ha⁻¹ y en el de oyamel de 0.41 Mg Ca ha⁻¹. Los datos obtenidos en el presente estudio son mayores a los citados en la literatura para bosques templados (Waring & Schleninger, 1985; Hart *et al.*, 2003) que reportan entre 0.480 y 0.098 Mg Ca ha⁻¹, respectivamente; esto puede ser debido principalmente a la diferencia entre las especies, como puede verse en el caso del oyamel. Asimismo, en los pastos del Cofre de Perote las concentraciones de Ca oscilaron entre el 0.2 y el 0.37% con capitales entre 0.02 a 0.07 Mg Ca ha⁻¹; y en arbustos del 1.19% y el 1.08% con un capital de 0.05 Mg Ca ha⁻¹, en ambos sitios.

Hart *et al.* (2003) reportan una concentración de Mg en madera de 0.01%. En el presente estudio la concentración de Mg en la madera fue entre el 0.01 y el 0.03% en bosques de pino, y de 0.02% en bosques de oyamel. Los capitales de Mg en los bosques de pinos y de pino-oyamel oscilaron entre 0.007 a 0.07 Mg Mg ha⁻¹ y en el de oyamel de 0.051 Mg Mg ha⁻¹, los datos obtenidos en el presente estudio son ligeramente menores, en la mayoría de los casos, a los citados en la literatura para bosques templados (Waring & Schleninger, 1985; Hart *et al.*, 2003) que reportan

0.065 y 0.017 Mg Mg ha⁻¹, respectivamente. Asimismo, en los pastos del Cofre de Perote las concentraciones de Mg oscilaron entre el 0.03 y el 0.05% con capitales de 0.003 a 0.009 Mg Mg ha⁻¹ y en arbustos una concentración de 0.08% en ambos sitios con un capital de 0.004 Mg Mg ha⁻¹. Es evidente en este elemento que la importancia de la historia del sitio no es de mayor relevancia, sino que es el efecto del tipo de vegetación en los capitales del nutriente el que refleja el decremento con el cambio de vegetación, por ejemplo podría estarse sugiriendo una tasa diferencial de absorción y requerimiento de este elemento en las diferentes coberturas.

6.1.1 Mantillo, capitales de C y nutrientes

La composición de especies es un factor clave en la producción de hojarasca (Bray & Gorham, 1964). En el Cofre de Perote, los bosques de pino presentaron una biomasa de mantillo entre 13.21 y 26.43 Mg ha⁻¹, y en el bosque mono-específico de oyamel fue de 4.72 Mg ha⁻¹. En contraste, los pastizales y arbustos la biomasa de mantillo es inexistente. El sitio de mayor biomasa de mantillo fue el bosque de regeneración de *P. montezumae* y *A. religiosa* (23 años), mientras que el monoespecífico de *A. religiosa* (75 años) resultó ser el que tuvo la menor biomasa de mantillo, contrastando fuertemente con el bosque de oyamel.

Tres factores determinan la descomposición del mantillo: 1) la química del mantillo, 2) la temperatura y la humedad) y 3) los microorganismos (Swift *et al.*, 1979). Meentemeyer (1977) y Aerts (1997) sugieren que los principales son la temperatura y la calidad del mantillo. En el Cofre de Perote las concentraciones de C fueron generalmente mayores en la capa superficial (38.3 y 46.4%) que en la capa de fermentación (34.9 y 42.3%). Estos datos sugieren que podría obtenerse una sobreestimación de la concentración de C al tomar como valor el reportado por el IPCC de 50%. Esta sobreestimación puede ser debida a que durante la descomposición, la concentración de C va disminuyendo debido a la liberación de CO₂ por la respiración (Moore *et al.*, 2006). Sin embargo, existen datos de concentración de C reportados para mantillo de coníferas que son cercanos a este valor sugerido por el IPCC, como el de Moore *et al.* (2006) que sugiere una concentración de C de 49.6% o los de Finzi *et al.* (2001) de 49.6 y 50.2% de C en mantillo de pinos.

En el presente estudio, el bosque mixto de pino-oyamel presentó el mayor capital de C en el mantillo ($11.82 \text{ Mg C ha}^{-1}$). Este valor es ligeramente menor a los reportados por Díaz (2006) para el mismo tipo de bosque (16 y $14.9 \text{ Mg C ha}^{-1}$). Los capitales de C del mantillo en los bosques solamente de pinos en el Cofre de Perote oscilaron entre 5.80 y $8.24 \text{ Mg C ha}^{-1}$, siendo más bajos que los reportados por Díaz (2006) para un bosque de pinos en Tlaxcala (29 Mg C ha^{-1}). El bosque mono-específico de oyamel presentó $2.05 \text{ Mg C ha}^{-1}$. Los datos sugieren que en Cofre de Perote podría tener una relación inversa a la sugerida por Díaz (2006), ya que en Tlaxcala se presenta un mayor capital de C en mantillo en los bosques de pinos únicamente, mientras que en el Cofre de Perote el bosque de regeneración mixto de pino-oyamel fue el que mayor capital de C tuvo en este compartimiento, a pesar de que el bosque mono-específico de oyamel es el que tuvo el menor capital de C. Sin embargo, se sugiere la realización de estudios futuros que permitan ver la relación del mantillo, entre los diferentes tipos de bosques, asociados a sus historias de manejo y sucesión.

La concentración de N fue significativamente mayor en el mantillo de la capa de fermentación (B) que en la nueva (A), lo que podría sugerir la inmovilización por la biota de este elemento en el mantillo en la capa más degradada. Rebottaro *et al.*, (2002) sugieren una concentración de N en el mantillo de pinos jóvenes (6 años) de 0.51% en la capa superior y de 0.74% en la capa de fermentación. En el presente estudio los bosques jóvenes de *P. patula* (12 años) del Cofre de Perote presentan 1.05 y 1.25% para la capa A y de capa B, respectivamente. Estos datos muestran una mayor concentración de N en los bosques del Cofre de Perote que los reportados por Rebottaro *et al.*, (2002). Los bosques de reforestación de varias especies de pinos (*P. teocote*, *P. oaxacana* y *P. patula* de 28 y 30 años) tuvieron 0.78 y 0.89% en la capa superficial y 0.88 y 0.64% para la capa de fermentación, siendo estos dos sitios los que presentaron las menores concentraciones.

Por otra parte, Rebottaro *et al.*, (2002) encontraron en bosques de regeneración una concentración de N de 0.63 y 0.74% en la capa A (nueva) y de B (fermentación), respectivamente, mientras que los bosques de regeneración del Cofre de Perote de 23 y 41 años tuvieron una concentración entre 0.88 y 1.14% de N en la capa nueva; y de 1.19 y 0.88% en la capa de fermentación para cada bosque, respectivamente. En contraste, Rebottaro *et al.*, (2002) reportan para los bosques adultos, 0.66% de N en la

capa superficial y de 0.75% N en la de fermentación, mientras que el bosque maduro de pino del Cofre de Perote (*P. hartweggi* de 103 años) tuvo una concentración de 1.07% N en la capa nueva y 0.91% N y en la de fermentación. De esta manera, en todos los casos los valores de N fueron mayores en los bosques del presente estudio, independientemente de la edad.

La relación C:N como índice de la calidad del mantillo está relacionada con la abundancia, composición y actividad de la biota que participa en la tasa de descomposición de los nutrientes (Polyakova, 2007). En el Cofre de Perote la relación C:N del mantillo en la capa superficial osciló entre 42:1 y 59:1; y en la capa de fermentación el rango fue más amplio con valores de 26:1 a 46:1. Estas cifras hacen evidente el aumento en la concentración de N en las capas de fermentación, resultando en cocientes más bajos debido a los procesos de descomposición a los que son sujetos estos sustratos. La calidad del mantillo se ha considerado en relación directa con este cociente, se ha propuesto que cocientes menores son indicativos de una mejor calidad de mantillo debido a su rápida descomposición (Silver & Miya, 2001). Por el contrario, cocientes altos están relacionados con bajas tasa de descomposición, lo que provocaría un aumento en la retención de los nutrientes en el mantillo y una disminución en la cantidad de nutrientes disponibles para los productores primarios (Palacios-Bianchi, 2002). En este sentido, los capitales de N de los sitios sugieren que las tasas de descomposición pueden ser rápidas.

Raich *et al.*, (2007) reportan para una plantación de *Pinus patula* un capital de 0.063 Mg N ha⁻¹ y Hart *et al.*, (2003) de 0.0472 Mg N ha⁻¹. Los datos de este estudio muestran valores entre 0.120 Mg N ha⁻¹ a 0.274 Mg N ha⁻¹ en los bosques de pino y de 0.069 Mg N ha⁻¹ en el bosque mono-específico de oyamel. Estos valores son mayores a los reportados para diferentes bosques. El aporte del mantillo a los capitales totales de N osciló entre 20.3 y 54.1% en los bosques de pino, y fue de 7.7% en el de oyamel. La mayor contribución del mantillo se dio en los bosques más jóvenes y en las capas de fermentación debido a los procesos de descomposición, sugiriendo la importancia de la capa de fermentación en el ciclo de nutrientes. Por otro lado, es claro que el efecto del cambio de cobertura reduce ampliamente este almacén, ya que en los pastizales y los arbustos el mantillo es inapreciable.

Las pérdidas del P en los bosques templados es mínima debido a su alta demanda y a la baja disponibilidad de este elemento (Binkley, 1993). Hart *et al.*, (2003) reportaron una concentración de P en mantillo de 0.05% y Rebottaro *et al.*, (2002) de 0.07% en ambas capas, en plantaciones jóvenes. Datos comparables con los reportados en este estudio para bosques jóvenes de *Pinus patula* de 0.09 y 0.08% para cada capa y para las reforestaciones de *P.oaxacana* y *P. teocote* de 0.03 y 0.04% en la capa A y de 0.03 y 0.05% para la capa B. Esto sugiere la diferencia de la composición vegetal o de condiciones ambientales (temperatura-humedad) entre los tipos de bosque. Rebottaro *et al.*, (2002) reportan para bosques en regeneración una concentración de 0.07 y 0.08% para la capa nueva y la de fermentación, respectivamente. Mientras que los bosques de regeneración de este estudio presentaron concentraciones de 0.09% para la capa nueva y entre 0.09 y 0.10% para la de fermentación. Los bosques maduros de pinos en el Cofre presentaron una concentración de P de 0.06% para la capa superficial y de 0.07% para la de fermentación; datos comparables con los de Rebottaro *et al.*, (2002), de 0.07% P para la capa superficial y de 0.10 % para la de fermentación. Los datos para el bosque de oyamel fueron de 0.09% para la capa A y 0.12% para la capa de B, siendo ésta última la que mostró la mayor concentración de todos los sitios forestales. Esto hace evidente las diferencias de las especies vegetales en la calidad del mantillo, sugiriendo en este estudio que el mantillo de los bosques de oyamel es más rico en P a comparación de los de pinos. Esta relación permite ver que existe una compensación entre la biomasa del mantillo y la concentración del P ya que aunque es poca la biomasa, la concentración aumenta, sugiriendo una inmovilización de este elemento en la capa de fermentación.

Hart *et al.*, (2003) reportan un capital de 0.0039 Mg P ha⁻¹. Los capitales de este estudio muestran valores entre 0.004 y 0.024 Mg P ha⁻¹ en los bosques de pino y de 0.005 Mg P ha⁻¹ en el bosque mono-específico de oyamel. Estos valores son superiores a los de la literatura. La contribución del mantillo al capital total de P del sitio fue entre el 95 y el 99.5%, sugiriendo como se mencionó la gran importancia del piso forestal en el almacén y el ciclo de este elemento en los bosques del Cofre de Perote.

Hart *et al.*, (2003) reportaron una concentración de K en mantillo de 0.08% y Rebottaro *et al.*, (2002) para una plantación joven de 0.02 y de 0.07% para la capa nueva y la de fermentación, respectivamente, contrastando con los datos reportados en

este estudio que sugieren para plantaciones jóvenes una concentración entre 0.06 y 0.12% para la capa nueva y de 0.08 a 0.09% para la de fermentación. Para bosques en regeneración Rebotaro *et al.*, (2002) reportan de 0.03 a 0.0025% de K para cada capa, mientras que los datos sugeridos en este estudio oscilan entre 0.08 y 0.012% para la capa superficial y de 0.03% para la de fermentación. Para los bosques adultos los mismos autores reportan una concentración de 0.035 y de 0.015% para cada capa, respectivamente, mientras que los bosques viejos de Perote presentan una concentración de 0.06% en ambas capas. Los datos presentados en este estudio concentran van de dos a seis veces mayores en la capa nueva, mientras que para la capa de fermentación las concentraciones fueron similares en los bosques jóvenes y los de regeneración, resaltando que para los sitios viejos los datos de este estudio son cuatro veces superiores que los reportados por Rebotaro *et al.*, (2002). Los datos para el bosque de Oyamel fueron más altos que en los bosques de pinos presentando 0.15% de K para la capa nueva y de 0.13% de K para la de fermentación. Estas diferencias en las concentraciones sugieren una tasa diferencial en descomposición y lixiviación en los diferentes tipos de mantillo que se caracterizan según la especie.

Los capitales de K en el mantillo oscilaron entre 0.01 y 0.03 Mg K ha⁻¹, mientras que los reportados por Hart *et al.*, (2003) son de 0.0071 Mg K ha⁻¹. La contribución porcentual del K del mantillo en el capital total de este elemento, ya que en los bosques de pino la contribución oscila entre 3.5 a 24.5% y en el bosque de oyamel es de 0.4%, debido a que la mayor contribución para este elemento es el fuste.

Hart *et al.*, (2003) reportaron una concentración de Ca en mantillo de 0.56%; Rebotaro *et al.*, (2002) sugieren que los datos encontrados para Ca fueron altos en su estudio, reportando valores de 1.78% en la capa A y de 1.57% en la capa de B para plantaciones de pinos jóvenes. Estos datos son contrastables con los del presente estudio que mostraron concentraciones más bajas, entre 0.65 a 0.91% para las plantaciones jóvenes en la capa nueva y de 0.71 a 0.90% en la de fermentación. Los mismos autores reportan para bosques de regeneración una concentración de 1.60% y de 1.58% de Ca para cada capa, respectivamente. En el Cofre de Perote para los bosques en regeneración se tuvo una concentración de 0.5 a 0.83% en la capa A y de 0.55 a 1.02% para la capa de B. Para los bosques adultos de pinos, Rebotaro *et al.*, (2002) reportan 2.60 y de 1.68% de Ca para cada capa, mientras que los bosques viejos

presentaron 0.56 y 0.38% para cada capa, siendo el valor de la capa de fermentación del bosque maduro, el más bajo de todos los sitios forestales. El bosque Bm75 mostró los valores del mantillo más altos con una concentración de 1.82 y 2.22% para cada capa. Las concentraciones fueron en la mayoría de los casos mayores en las capas de fermentación

Hart *et al.*, (2003) reportan un capital de Ca del mantillo de $0.0467 \text{ Mg Ca ha}^{-1}$, mientras que los reportados en el presente estudio oscilaron entre 0.08 a $0.14 \text{ Mg Ca ha}^{-1}$ en los bosques de pinos y de $0.09 \text{ Mg Ca ha}^{-1}$ en el bosque de oyamel. La contribución del mantillo a los capitales de Ca oscilaron entre 24.6 a 55.3% en los bosques de pino y de 16% en el bosque de oyamel.

Hart *et al.*, (2003) reportaron una concentración de Mg en mantillo de 0.08 %, mientras que Rebottaro *et al.*, (2002) sugieren una concentración de Mg de 0.12 y de 0.08% para la capa nueva y la de fermentación en plantaciones jóvenes, respectivamente. Los datos obtenidos en este estudio para bosques jóvenes fue de 0.11% para la capa A y entre 0.09 y 0.12% para la B, estos datos son comparables a los reportados a la literatura. Para bosques de regeneración los mismos autores reportan valores de 0.175 y de 0.145% para cada capa, mientras que los datos de Perote para los bosques de regeneración fueron de 0.09 y 0.11% para la capa A y de 0.09 a 0.11% para la capa B; estos datos son menores a los reportados por Rebottaro *et al.* (2002); sin embargo, ellos sostienen en su estudio que las concentraciones de dicho elemento son elevadas. Para bosques adultos Rebottaro *et al.*, (2002) reportan una concentración de 0.47% y de 0.175% de Mg para cada capa y los bosques viejos del Cofre de Perote de 0.08% y 0.07% para las dos capas; estos datos son más bajos que los sugeridos por Rebottaro *et al.*, (2002). Las concentraciones para las dos capas en el bosque de oyamel fueron de 0.10 y 0.14% respectivamente, es decir, una concentración mayor para el mantillo de esta especie.

Hart *et al.*, (2003) reportan un capital de Mg del mantillo de $0.0068 \text{ MgMg ha}^{-1}$ y los capitales de Mg del mantillo en el presente estudio oscilaron entre 0.009 y $0.19 \text{ Mg Mg ha}^{-1}$ para bosques de pinos y de $0.007 \text{ Mg Mg ha}^{-1}$ para el bosque de oyamel, siendo mayores que los reportados por la literatura. La contribución del mantillo a los capitales de Mg osciló entre 13 a 56% en los bosques de pino y en el bosque de oyamel de 6%.

Tabla 17. Concentraciones de C y de nutrientes en el mantillo, divididas en capa reciente (A) y capa de fermentación (B).

| Elemento | Concentración (%) | Concentración (%) |
|----------|-------------------|-------------------|
| | Capa A | Capa B |
| C | 46.79 | 42.96 |
| N | 0.96 | 0.99 |
| P | 0.07 | 0.08 |
| K | 0.09 | 0.09 |
| Ca | 0.86 | 0.94 |
| Mg | 0.10 | 0.10 |

De manera general se podría sugerir que existen diferencias entre las concentraciones de los diferentes nutrientes entre la capa de reciente incorporación (A) y la de fermentación (B). La descomposición a la que está sujeta la capa de fermentación hace que pudiese estarse incorporando el C de la capa de esta capa al suelo, explicándose de esta manera la concentración más baja de este elemento en esa capa. La concentración de N es ligeramente superior en la capa de fermentación mientras que para el P y el Ca se muestran también concentraciones mayores en esa capa, sugiriéndose posiblemente una inmovilización en la capa de fermentación. Las concentraciones de K y Mg se mantuvieron constantes en ambas capas, esto podría deberse a que el tiempo necesario para el proceso de descomposición que afecta la concentración de dichos elementos sea mayor.

6.2 Biomasa subterránea, capitales de C y nutrientes

Las raíces se consideran tanto un compartimiento para la adquisición de recursos de las plantas, como almacenes de nutrientes (Aerts & Chapin, 2000). La biomasa de las raíces y su aporte a la biomasa total dependen de factores biológicos y biofísicos como el tipo de vegetación o la profundidad del suelo (Tufekcioglu *et al.*, 2003). Jackson *et al.*, (1997) proponen un almacén global radicular promedio entre 1 y 5 Mg ha⁻¹. En el presente estudio, los sitios forestales presentaron una biomasa radicular (de 0-30 cm) de entre 3.2 a 5.4 Mg ha⁻¹, esto representa del 1.3 al 3.3% de la biomasa total. Hart *et al.*, (2003) reportan, para una profundidad de 0-60 cm, en bosque templado una contribución radicular del 3.8%; mientras que en un bosque tropical, Jaramillo *et al.*, (2003) reportan una contribución de 4.7 a 6.2% en bosques primarios y de 6.5 a 8.5% en bosques secundarios a 1 m de profundidad. Esto sugiere que las etapas sucesionales podrían estar favoreciendo el recambio y una mayor producción radicular, y con ello una mayor contribución a la biomasa total del sitio que los bosques primarios. Aber *et*

al., (1985) encontraron que la biomasa promedio de las raíces finas en suelos fértiles podría ser muy baja pero tener un recambio muy alto. En los pastizales y en los arbustos el aporte porcentual de la biomasa radicular se incrementó entre 8 y 29% y entre 26 y 39%, respectivamente. Es decir, aunque los datos reflejan que el valor neto de la biomasa radicular forestal es mayor en los bosques, la contribución porcentual se incrementa en los pastizales y en los arbustos, debido a los cambios en los patrones de asignación de la biomasa aérea vs subterránea, haciéndose evidente que los cambios posteriores al desmonte afectan no sólo a la biomasa radicular neta, sino también a los patrones de distribución porcentual en los diferentes compartimentos ecosistémicos.

Tufekcioglu *et al.*, (2003) indican que la biomasa radicular disminuye con la profundidad, de hecho se ha reportado que en los primeros 30 cm se concentra la mayor biomasa de raíces. En el sitio de estudio, la distribución porcentual radicular por profundidad (0 -10, 11-20 y 21-30 cm) en los sitios forestales fueron 42, 35 y 23%, para cada profundidad, respectivamente. En las zonas arbustivas fue de 50, 32, 18% para cada profundidad y para pastizales una distribución porcentual de 53, 28 y 19% para cada profundidad, respectivamente. Esto muestra que casi la mitad de la biomasa subterránea entre 0-30 cm se encuentra en los primeros 10 cm. Nuestros datos apoyan la relación inversa entre profundidad y biomasa radicular, lo que cambian son las proporciones de dicha relación. Nuestros resultados son similares a los reportados en diferentes estudios. Buyanovsky *et al.*, (1987) reportaron que alrededor del 87% de la biomasa de raíces se encuentra en los primeros 25 cm de profundidad. Tufekcioglu *et al.*, (2003) sugieren que alrededor del 73% del total de la biomasa subterránea se encuentra en los primeros 35 cm. Asimismo, Sánchez *et al.*, (2005) reportan para una plantación de *P. patula* que el 75 % de las raíces está de 0-30 cm y Jaramillo *et al.*, (2003) en un estudio a una profundidad máxima de 1 m sugiere que del 60 al 76% en bosque primario y del 77 al 93% en bosque secundario están en los primeros 40 cm de profundidad.

Las concentraciones de C y N en las raíces varían con el tipo de vegetación, siendo mayor en los bosques que en los pastos (Tufekcioglu *et al.*, 2003). El porcentaje de C en la biomasa radicular fina en la profundidad de 0-10 cm fue de 39, 36 y 42%; y para los 21-30 cm de 40, 37, 40% en bosques, pastizales y arbustos, respectivamente. Estos datos muestran un decremento de entre 54 y 57% en los capitales de C radiculares (0-

30 cm) con los cambios de uso/cobertura del suelo. Los bosques presentaron entre 1.1 a 2.1 Mg C ha⁻¹ siendo los bosques de mayor edad los que presentaron los mayores capitales de este elemento. Los capitales de C en raíces finas obtenidos para los pastizales fueron entre 1.2 a 3.3 Mg C ha⁻¹ y en zonas arbustivas de 1.7 a 3.0 Mg C ha⁻¹. Jaramillo *et al.*, (2003) proponen un decremento de un 80% en el almacén de C radicular por la conversión de bosque primario a pastizal, ya que en el bosque primario fue de 1.6 a 7.9 Mg C ha⁻¹, de 2.1 a 9.6 Mg C ha⁻¹ en bosque secundario y en pastizal fue de 1.0 a 1.9 Mg C ha⁻¹. Los datos de Jaramillo *et al.*, (2003) sugieren una mayor producción radicular fina en las zonas sucesionales. El presente estudio sugiere que con la remoción de la biomasa aérea se incrementa la contribución de la biomasa radicular, cobrando mayor importancia los compartimentos subterráneos en las zonas sucesionales, pero son los bosques más viejos y con menor perturbación los que tienen los mayores capitales de C. Esto sugiere que desde el punto de vista radicular los sitios menos perturbados son los que poseen un mayor almacén de C; sin embargo, podrían realizarse investigaciones futuras, que relacionen no sólo los almacenes, sino también las tasas de recambio radiculares.

Silver & Miya (2001) reportaron que la concentración de N en raíces finas de coníferas fue de 0.9%, mientras que Rodin & Basilevich (1967) reportan una concentración de N de 1.2%, Hart *et al.*, (2003) de 0.5 % en áreas forestales y Bert & Danjon (2006) entre 0.6 -1.9%, para raíces vivas y 0.5% para muertas (Hart *et al.*, 2003). La concentración reportada en este estudio para los bosques fue de 0.9, 0.7 y 0.7%, para las tres profundidades; para los pastizales de 0.9, 0.8 y 0.7%; y para los arbustos de 0.8, 0.7 y 0.6%, para las tres profundidades, respectivamente. Es decir, que existe una relación inversa entre las concentraciones de N y la profundidad del suelo, haciéndose evidente en la relación C:N. Este cociente es un importante descriptor para la predicción de patrones de decaimiento radicular global (Jackson *et al.*, 1997). Esta relación gobierna la tasa de descomposición de la materia orgánica (Jensen, 1929). Teóricamente, la relación C:N óptima para el crecimiento microbiano es de 25, pero los hongos y las bacterias pueden descomponer sustratos a muchas más altas proporciones (Heal *et al.*, 1997). La relación C:N de las raíces medianas y grandes en bosque de coníferas es >75:1 C:N. (Heal *et al.*, 1997) y 67:1 en raíces pequeñas (Silver & Miya, 2001), y de 43:1 en raíces finas (Gordon & Jackson, 2000). La relación obtenida en este estudio fue de 54:1 para los sitios forestales, de 51:1 en pastos, y de 58:1 para arbustos. Esta

relación varía según la profundidad, ya que las raíces más superficiales tienen relaciones C:N más bajas. (Tufekcioglu *et al.*, 2003), lo que sugiere que a menor profundidad las tasas de descomposición pueden ser mayores. Esto se muestra también en nuestro estudio, por ejemplo, en la primera profundidad obtuvimos una relación de 46:1, 41:1, 50:1; en la segunda profundidad de 57:1, 51:1, 60:1 y en la tercera profundidad de 59:1, 55:1 y 66:1, en bosques, pastos y arbustos, respectivamente. La mineralización del N es reducida por el incremento de la inmovilización microbiana, así como probablemente por la complejización de los polifenoles cuando la célula se rompe, ya que son plantas con relaciones de C:N medias (25-75) (Silver & Miya, 2001). Sin embargo, sustratos con relaciones altas de C:N (>75:1) frecuentemente son más difíciles de romper y son generalmente caracterizadas por tener mayor cantidad de material estructuralmente recalcitrante como la lignina, condensados de taninos y terpenos, así como baja disponibilidad de N por organismos desintegradores (Heal *et al.*, 1997). Esto indica que aunque la relación C:N debería ser ≥ 75 en los sitios forestales, como en los otros tipos de cobertura presentan proporciones menores, lo que podría indicarnos que la disponibilidad de N en estos bosques no es un factor limitante, al menos desde el punto de vista de la relación C:N a nivel radicular.

Los capitales de N de raíces finas reportados para los bosques en este estudio oscilaron entre 0.02 y 0.05 Mg N ha⁻¹, esto representa un aporte entre 3.9 y 7.9 % del capital total del N total del sitio. El bosque monoespecífico (*Abies religiosa*) presentó la mayor concentración de N radicular; mientras que los pastizales presentaron de 0.01 a 0.02 Mg N ha⁻¹, esto es un aporte del 11.7 al 29.5 % del capital total del N total del sitio; y en zonas arbustivas de 0.01 a 0.02 Mg N ha⁻¹, siendo el aporte radicular en 22.9 y 29.9% del capital total de N, siguiendo de manera cercana el patrón de contribución de la biomasa radicular. Esto sugiere que no hay diferencias en la concentración de N sino que la mayor influencia es la biomasa radicular y aérea.

La concentración de P radicular reportada oscila entre 0.01% (Gower *et al.*, 1996), 0.05% (Silver & Miya, 2001), 0.11% (Hart *et al.*, 2003) y 0.27 % (Sánchez *et al.*, 2005) para raíces vivas y 0.07% para muertas (Hart *et al.*, 2003). Los datos en este estudio reflejaron una concentración mayor en los bosques, con un valor de 0.08%. Con respecto a la relación C:N:P, Gordon & Jackson (2000) reportaron un cociente para raíces finas de 522:12:1; en el presente estudio encontramos una relación para

bosques de 460:10:1, 527:9:1 y 654:11:1, para cada profundidad, respectivamente, mostrando cocientes mayores a más profundidad, únicamente en los sitios forestales. La concentración de P radicular para pastizales fue de 0.05% con una relación de 483:15:1, 1917:36:1, 736:12:1 para cada profundidad, respectivamente y para arbustos una concentración de P de 0.06% y una relación de 688:14:1, 590:10:1 y 779:11:1, para las tres diferentes profundidades. Estos cambios en los cocientes en los diferentes tipos de vegetación pudieron deberse directamente a la concentración del P, debido a que en el presente estudio no hubo una distinción entre raíces muertas y raíces vivas. Gordon & Jackson (2000) reportan que las raíces vivas tienen más P, pero la concentración media de Ca, Mg y N es significativamente igual en raíces vivas y muertas. Esto indica que hay poca retranslocación de N con la senescencia; lo anterior puede deberse a las condiciones de fertilidad del suelo o a las tallas y tasas de crecimiento de la planta, ya que conforma pasa el tiempo muestran un decremento en la producción de nuevos tejidos (Sadanandan & Fifer, 1991), sugiriendo que tendrán un decremento en la producción de biomasa y un incremento en la tasa de respiración.

Gower *et al.*, (1996) mencionan que el aporte global promedio para el P de las raíces finas asciende a 0.085 Mg P ha⁻¹, los capitales de P en la zona de estudio oscilaron entre 0.002 y 0.005 Mg P ha⁻¹. La baja concentración de P en los fustes de los árboles deja ver la importancia no sólo del mantillo, sino de la biomasa subterránea en el ciclo del P. Es decir, aunque el aporte de la biomasa radicular es pequeño, este es el segundo compartimiento en el que radica el mayor capital del P. En los pastizales, la biomasa osciló entre 0.001 y 0.002 Mg ha⁻¹ y en las zonas arbustivas entre 0.001 y 0.002 Mg ha⁻¹; sin embargo, aunque el aporte de la biomasa radicular fina en los arbustos es menor a los otros tipos de cobertura, el contenido de P es mayor que en los otros tipos de vegetación, reflejándose en la contribución de los almacenes subterráneos al capital total de este elemento. En los bosques la contribución del P radicular al capital total oscila entre 11 y 41% y entre 12 y 31% respectivamente, en los arbustos asciende a un intervalo del 18 al 50%, esto refleja nuevamente la importancia del compartimiento subterráneo en dicho elemento en los tres tipos de cobertura.

Farquhar *et al.*, (1980) sugieren que el contenido de K para raíces finas es de 0.30%, Hart *et al.*, (2003) reportan un contenido de 0.17 % para raíces vivas, de 0.12% para muertas y Sánchez *et al.*, (2005) de 0.07%. En el Cofre de Perote el contenido de K fue

de 0.06, 0.05 y 0.03%, para las tres profundidades de los bosques; 0.05, 0.04 y 0.04% para los pastizales y de 0.011, 0.11 y 0.07% para zonas arbustivas en las tres profundidades, respectivamente. Los capitales de K en los sitios forestales oscilaron entre 0.001 y 0.003 Mg K ha⁻¹, mientras que los pastizales y en los arbustos osciló entre 0.001 y 0.002 Mg K ha⁻¹.

Hobbs & Mooney (1990) reportan para raíces finas una concentración de Ca de 0.41%, Hart *et al.*, (2003) de 0.64% para raíces vivas y de 0.50% para muertas; y Sánchez *et al.*, (2005) una concentración del 0.29%. La concentración de Ca radicular en el presente estudio fue superior en bosques (0.84, 0.78 y 0.97%) que en pastizales (0.58, 0.39 y 0.30%) y arbustos (0.65, 0.27 y 0.6%). Una posible respuesta de que los bosques presenten mayores concentraciones de Ca es que la depositación de sales o la absorción de las soluciones con Ca del suelo por las plantas son mayores en los sitios forestales, ya que al tener mayor superficie de contacto por la mayor biomasa radicular fina podría facilitar la absorción de las soluciones del suelo. Los capitales de Ca de las raíces finas fueron en bosques de 0.017 a 0.075 Mg Ca ha⁻¹, en pastos de 0.008 a 0.012 Mg Ca ha⁻¹ y en arbustos de 0.006 a 0.018 Mg Ca ha⁻¹. Estas diferencias en los arbustos indican que existen factores externos a la planta como las características químicas y físicas del suelo que puede estar influyendo para que el capital radicular de este elemento sea > 50% que en el otro sitio de la misma especie.

Dickinson *et al.*, (1997) reportan una concentración de Mg para raíces finas de 0.14%, Hart *et al.*, (2003) de 0.14% para raíces vivas y de 0.10% para muertas, mientras que para Sánchez *et al.*, (2005) de 0.05%. La concentración de Mg obtenido en este estudio fue de 0.08, de 0.08 y 0.09% para los bosques; 0.06, 0.03 y 0.04% para pastizales; y 0.09, 0.03 y 0.09 % para arbustos, en las tres profundidades, respectivamente. Los capitales de Mg de raíces finas oscilaron entre 0.002 y 0.005 Mg Mg ha⁻¹ en bosques, entre 0.001 y 0.002 Mg Mg ha⁻¹ en pastizales y de 0.001 Mg Mg ha⁻¹, en ambos sitios de arbustos, haciéndose evidente el decremento del capital como efecto del cambio de cobertura. Cabe señalar que no existe suficiente información para las concentraciones de los diferentes elementos en ecosistemas templados en México. Esto dificulta la comparación de los capitales de nutrientes en este tipo de ecosistemas a nivel nacional. Es importante por eso seguir generando información que amplíe el conocimiento no sólo de la biomasa radicular y su distribución espacial, sino también de la distribución

temporal. Asimismo, el contenido de nutrientes y los efectos asociados a los cambios de uso del suelo y de coberturas nos dará las herramientas para entender y crear estrategias de manejo que permitan mitigar las consecuencias ante estos cambios.

6.3 Incrementos corrientes anuales y proyecciones

La capacidad de los ecosistemas forestales para almacenar C en forma de biomasa aérea varía en función de la composición florística, la edad y la densidad de población de cada estrato por comunidad vegetal (Acosta-Mireles *et al.*, 2002). En el presente estudio se hizo evidente que la composición de especies, la edad y la densidad de los bosques influyen en el potencial de almacenamiento de C aéreo. Por ejemplo, la especie *Pinus patula* usada en el sitio Rf12 es caracterizada por su rápido crecimiento, los incrementos corrientes anuales en el presente estudio mostraron que su tasa de máximo crecimiento será en 7 años y en 28 años alcanzará su estabilización, esto es alrededor de los 40 años de edad. Esta edad es similar a la propuesta para esta especie por Vela (1980) de 30-35 años, por lo que son considerados de los bosques más productivos en nuestro país (Velázquez *et al.*, 2004). El incremento de estos tipos de bosques sugiere un aumento de la biomasa arbórea para el año 2056 de 218.32 a 440.91 Mg ha⁻¹. Esto hace evidente que aunque la biomasa por individuo alcanzada no sea grande, la contribución de los almacenes de C no sólo radica en el incremento neto de la biomasa por individuo, sino también en la densidad del sitio.

Las especies *P. pseudostrabus*, *P. teocote*, y *P. oaxacana* presentan un crecimiento menos acelerado que *Pinus patula* (Velázquez *et al.*, 2004). Estos tipos de pinos usados en los sitios Rf28 y Rf30 alcanzan su estabilización completa a los 70 años de edad, esta edad de estabilización es comparable con la reportada por Ordoñez *et al.*, (2001), quienes sugieren que a los 80 años de edad las especies de *P. pseudostrabus*, *P. teocote* y *P. oaxacana* alcanzan su máximo crecimiento. El incremento de estos tipos de bosques sugiere un aumento de la biomasa arbórea para el año 2056 de 100.18 Mg ha⁻¹ a 443.35 Mg ha⁻¹; por ejemplo, los datos reportados por Ordoñez *et al.*, (2001) sugieren que en una proyección a 250 años de un bosque de *P. pseudostrabus* se alcanzarán 148 Mg ha⁻¹ de biomasa arbórea.

Los bosques de regeneración adquieren su estabilización alrededor de los 40 años de edad, lo que indica que el sitio Rg23 tendrá un crecimiento rápido durante 17 años más, mientras que el bosque de Rg41 está en el punto máximo y continuará creciendo de manera lenta, teniendo un crecimiento casi nulo en un rango entre 50 a 65 años más. El crecimiento de estos bosques sugiere un aumento de la biomasa arbórea de 191.59 a 678.75 Mg ha⁻¹ para el año 2056, esto es un promedio de 9.74 Mg ha⁻¹ año⁻¹. Estos datos sugieren la importancia del proceso de regeneración en los bosques, lo que podría encaminar estudios de este fenómeno relacionados con las características ecológicas y biofísicas después de ciertos abandonos de algunos usos de suelo.

El sitio Bm75 tuvo su crecimiento máximo hace 15 años y comienza a decrecer de manera significativa; sin embargo, esta especie presenta una proyección de crecimiento más amplia que los pinos y muestra que llegará a un crecimiento casi nulo en 50 años más. El incremento de estos tipos de bosques sugiere un aumento de la biomasa arbórea de 372.02 a 520.75 Mg ha⁻¹, esto es un promedio de 2.97 Mg ha⁻¹ año⁻¹. El sitio Bm103 tuvo su crecimiento máximo alrededor de los 60 años de edad, es decir, hace 40 años, por lo que el crecimiento actual de esta población es mínimo. El incremento de estos tipos de bosques sugiere un aumento de la biomasa arbórea para el año 2056 de 295.93 a 308.38 Mg ha⁻¹, esto es un promedio de 0.25 Mg ha⁻¹ año⁻¹. La densidad del sitio, la composición y la edad son fundamentales en los escenarios.

La proyección de biomasa a 50 años (2056) muestra la importancia de la densidad de árboles en los sitios de reforestación, así como de la composición específica y la edad. El bosque maduro de Lajas (Bm103) a pesar de presentar la segunda mayor cantidad en biomasa arbórea, tendrá un crecimiento mínimo debido a la edad y bajo metabolismo de los árboles con crecimiento de 4% en la proyección. Asimismo, aunque los sitios de reforestación son jóvenes y con mucha densidad de individuos, éstas especies son de rápido crecimiento por lo que empiezan su estabilización a muy temprana edad (~40 años), a diferencia por ejemplo de los bosques con *Abies religiosa* que alcanzan su estabilidad ~ 70 años.

La proyección del almacenamiento potencial de C arbóreo a 50 años en Mg C ha⁻¹ mostró que el sitio Rf12 tendrá un capital de C arbóreo de 213.80, Rf28-Rf30 de 217.64, Rg23-Rg41 de 326.51, Bm75 de 248.67 y Bm103 de 152.46 Mg C ha⁻¹. Esto es una

acumulación entre 0.12 a 5.54 Mg C ha⁻¹año⁻¹, los valores mayores son comparables con otros reportados para las tasas de fijación de C en la madera reportados por Jordan (1983) de 2.29 a 5.05 Mg C ha⁻¹año⁻¹. Los valores menores en este estudio corresponden a los sitios maduros, reflejando que los sitios más jóvenes son los que tendrán un papel más importante en el almacenamiento de C, debido a que las tasas de crecimiento y de absorción de C son mayores que las tasas de respiración de los sitios viejos. Esto podría sugerir que con planes adecuados de rotación forestal, las reforestaciones podrían ser cosechadas en ~ 20 años, mientras que las regeneraciones de ~40-50 años podrían ser utilizadas actualmente, permitiendo estrategias sustentables de obtención de madera y energía posteriores al establecimiento de su estabilización. Sin embargo es importante destacar que aunque los bosques maduros y viejos no presentan proyecciones alentadoras para almacenamiento de C, el valor ecológico y biológico que tienen es muy alto. Estos sitios pueden ser utilizados en investigaciones dendrocronológicas que permiten realizar reconstrucciones climáticas y geomorfológicas. Esto último, hace patente que los bosques que deben ser manejados se encuentran en las zonas bajas con las características de Rf12 y de Rf28-Rf30, así como zonas que han sido perturbadas, reforestadas y podrían estar sometidas a planes de manejo sustentables que constituyan sumideros de C. El uso de especies de rápido crecimiento como *Pinus patula* pionera al ser plantadas sobre suelos desnudos (Keet, 1967) y *P. pseudostrobus*, *P. teocote* podrían sugerirse para la implementación de planes rotativos de reforestación y zonas de regeneración.

6.4 Espacialización de la biomasa del paisaje

Diversos autores han mostrado la importancia del empleo de sensores remotos para la cuantificación espacial de la biomasa aérea y sus cambios (Zhou *et al.*, 2001; Tan *et al.*, 2007). Steininger (2000) y Okuda *et al.* (2004) mostraron el potencial del empleo de las imágenes LandSat para el cálculo del índice normalizado de vegetación (INDV) y su aplicación para la estimación de la biomasa aérea a partir de información capturada en campo. En este estudio se pudo calcular para el Cofre de Perote una biomasa de 1.4×10^6 Mg, concentrándose principalmente en las coberturas forestales, y en menor proporción en pastizales y arbustos. La biomasa media en el Cofre de Perote es de 53.3 Mg ha⁻¹, valor que resulta superior al reportado por Peña del Valle (2003) para el Parque Nacional la Malinche con 43.8 Mg C ha⁻¹ y para la franja noreste de China con 44.7 Mg ha⁻¹ (Tan *et al.*, 2007), esto nos sugiere que Cofre de Perote es un buen almacén de C.

La distribución espacial de la biomasa forestal fue heterogénea variando ~5 veces (desde 74 a 372 Mg ha⁻¹) con un valor medio de 101 Mg ha⁻¹. Diferentes autores han mostrado que los bosques templados de pinos y oyamel en México muestran densidades medias de 60 a 100 Mg ha⁻¹ (Ordoñez, 1998; Zamora, 2003; Fragoso, 2003; Rojas, 2004; Espinoza, 2005), mientras que Olguín (2001) para *Pinus pseudostrobus* reporta 216 a 237 Mg ha⁻¹, considerando que la calidad forestal de su sitio fue de media a alta. Esto nos sugiere que la calidad forestal en Cofre de Perote va de baja a muy alta, y que el valor medio se encuentra ligeramente por arriba de los reportados para otros bosques de México. Las zonas forestales de mayor biomasa se encuentran confinadas a parches aislados, donde las condiciones topográficas han favorecido su conservación. Más del 50% de la biomasa aérea se concentra en el 15% de la superficie analizada, principalmente porque no existen pastos ni arbustos, siendo estas coberturas las que tienen menores capitales de C en la biomasa (5-22 Mg ha⁻¹). Brown y Lugo (1982) determinaron un valor de 20 Mg ha⁻¹ para pastizales en Latinoamérica, lo que nos sugiere que los valores de los pastos en Cofre de Perote son similares.

Un elemento que resulta importante destacar, es que alrededor del 66% de toda la biomasa aérea se encuentra fuera del área natural protegida (ANP), con una media de 56 Mg ha⁻¹, mientras que dentro del ANP, la biomasa aérea promedio se reduce a 49 Mg ha⁻¹. Esto pone de manifiesto la gran importancia para la captura de C que representa la cobertura forestal, fuera del ANP. Por lo que las políticas de conservación no sólo deben ir ligadas a la protección del bosque dentro del ANP, ya que la ejecución de éstas ha sido ineficiente debido a la tala clandestina dentro y fuera del ANP. De esta manera se recomienda que se deban establecer planes de manejo forestal con estrategias de rotación empleando especies de rápido crecimiento, para reducir la presión a la que está sometido el bosque maduro. Además, es recomendable llevar a cabo la valoración de las coberturas forestales por medio de la determinación de los bonos de almacenamiento de C en el Cofre de Perote. Por ejemplo, se estima una concentración de 6.5×10^5 Mg C, a un precio aproximado de US \$10/MgC (Ordoñez *et al.*, 2001) lo que es equivalente a 71.5 millones de pesos. Esto sugiere la generación de beneficios a los pobladores de las comunidades del Cofre de Perote, lo que podría alentar a la implementación de planes de manejo forestal en la zona.

7. Conclusiones

En el presente trabajo se cuantificó la biomasa aérea, subterránea y los capitales de C asociados a las coberturas y a los cambios de uso/cobertura del suelo. Los sitios forestales mostraron ser la vegetación con mayor biomasa aérea y subterránea y se presentó un decremento de entre el 93 y el 97% en la biomasa aérea con los cambios de vegetación de bosque a pasto y de bosque a arbustos, respectivamente. Los bosques maduros son los que tienen actualmente mayor biomasa aérea y subterránea, además de ser los bosques que presentan menor densidad. Los bosques jóvenes y de reforestación son los de mayor densidad y son los que presentan proyecciones alentadoras para almacenamiento de C, no sólo en biomasa arbórea sino también en producción de mantillo y raíces, lo que favorecerá los ciclos de nutrientes en esos ecosistemas. Sin embargo, el valor ecológico y biológico que tienen los bosques maduros y viejos es muy alto, no sólo por el potencial almacenamiento de C, sino también porque tienen un papel importante en las investigaciones dendrocronológicas que permiten hacer estudios de reconstrucciones climáticas y geomorfológicas. Se sugiere que los bosques que deben ser manejados son los que se encuentran en las zonas bajas de reforestación, así como las zonas que han sido perturbadas. Se aconseja que las reforestaciones se hagan con especies de rápido crecimiento como *Pinus patula*, *P. pseudostrobus* y *P. teocote*, ya que podrían servir para la implementación de nuevos planes rotativos de reforestación por medio de un manejo sustentable que constituyan sumideros de C. Asimismo, es importante destacar la reconsideración de las zonas de abandono que promueven la vegetación arbustiva, aunque éstas no muestran ser importantes almacenes de C actualmente; sin embargo, se considera que son fundamentales ecológicamente en los procesos de regeneración de los bosques de coníferas y el potencial de almacenamiento de C futuro.

El presente estudio integra la heterogeneidad espacial en los patrones de C asociados a los cambios de uso/cobertura del suelo, destacando la importancia de la implementación de diferentes herramientas metodológicas como el INDV, la dendrocronología y la creación y utilización de ecuaciones alométricas. La integración de estas metodologías a la luz de la creación de las estrategias de

mitigación reforzará el conocimiento del cambio en los patrones estructurales y de procesos ecosistémicos. Con el uso de estas técnicas se mostró que el Cofre de Perote es un sumidero importante de C, con valores superiores a la media reportada a nivel nacional para este tipo de ecosistemas. Por lo que la implementación de estrategias de manejo adecuada a dichos bosques hace imperante la integración del conocimiento generado en este tipo de estudios a las políticas de manejo forestales del sitio, lo que adicionalmente proveerá beneficios a los pobladores con la promoción de servicios ambientales.

8. Referencias

- Aber, J.**, Melillo, J., Nadelhofer, K., McClaugherty, C., & Pastor, J. 1985. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia*, 66:317-321.
- Acosta-Míreles, M.**, Vargas-Hernández, A., Velázquez-Martínez A. & Etchevers-Barra, J. 2002. Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de las relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia*, 36: 725-736.
- Aerts, R.** 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79:439-449.
- Aerts, R.**, & Chapin III, F. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.*, 30, 1-67.
- Agriculture & Agri-Food Canada.** 1998. Canadian Fertilizer Consumption, Shipments and Trade reports.
- Arunachalam, A.**, Maithani, K., Pandey, H., & Tripathi, R. 1996. The impact of disturbance on detrital dynamics and soil microbial biomass of a *Pinus kesia* forest in north-east India. *For. Ecol. Manage.*, 88, 273-282.
- Archibold, O.** 1994. *Ecology of World Vegetation*. Chapman & Hall. New York.
- Ayala-López, R.** 2001. *Ecuaciones para estimar biomasa de pinos y encinos en la Meseta Central de Chiapas*, Tesis de Licenciatura, División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Avendaño-Hernández, D.** 2006. *Determinación de ecuaciones alométricas para estimar biomasa y carbono en Abies religiosa (H.B.K) Schl. et Cham., en Tlaxcala, México*. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Forestal, División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Bert D.**, & Danjon, F. 2006. Carbon concentration variation in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *For. Ecol. Manage.*, 222: 279-295.
- Binkley, D.** 1993. *Nutrición Forestal. Prácticas de manejo*. Limusa. México.
- Birdsey, R.**, Plantinga, A., & Heath, L. 1993. Past and prospective carbon storage in United States forests. *For. Ecol. Manage.*, 58: 33-40.
- Birdsey, R.**, & Heath, L., 1995. Carbon changes in U.S. forests. In: Joyce, L.A.(ed.), *Productivity of America's Forests and Climate Change*. USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, RM-GTR.

- Bonino, E.**, 2005. Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *For. Ecol. Manage.*, 223 183-189.
- Bray, J.**, & Gorham, A. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. in Ecol. Res.*, 2:101-157.
- Brown S.**, & Lugo, A. 1982. The storage of production of organic matter in Tropical Forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*, 14 161-187.
- Brown, S.**, Gillespe, A., & Lugo, A.1989. Biomass estimation for tropical forest with applications to forest inventory data. *Forest Science*, 35 (4):881-902.
- Brown, S.**, Satahaye J., Cannel, M., & Kauppi, P. 1996. Mitigation of carbon emission to the atmosphere by forest management. *Commonwealth Forestry Review*, 75(1): 80-91.
- Buyanovsky, G.**, Lucera C., & Wagner G. 1987. Comparative analices of carbon dynamics in native and cultivated ecosystems. *Ecology*, 68: 2023-2031.
- Campos, A.** 2002. *Diagnóstico de la degradación de suelos de origen volcánico, región Cofre de Perote*. Tesis para obtener el grado de Doctor. Colegio de Posgraduados, Montecillo, México.
- Campos, A.** 2004. Effects of subsistence farming system on soil surface CO₂-CO flux on Cofre de Perote volcano slopes, Veracruz (Mexico). *For. Ecol. Manage.*, 199: 273-282.
- Canadell, J.**, Kirschbaum, M., Kurz, W., Sanz, J. M., Schlamadinger, B. & Yamagata, Y. 2007. Factoring out natural and indirect human effects on terrestrial carbon sources and sinks. *Env. Sc. Pol.*, 10:370-384.
- Carpenter, S.**, & Turner, M. 1998. At last: a journal devoted to ecosystem science. *Ecosystems*, 1:1-5.
- Castellanos, B.**, Velázquez, A., & Vargas, H. 1996. Producción de biomasa en un rodal de *Pinus patula*. *Agrociencia*, 30(1):123-128.
- Castro, E.**, & Kauffman, J. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *J. Trop. Ecol.*, 14, 263-283.
- Challenger, A.** 1998. *Utilización de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.

- Christensen, B.**, 1996. Carbon in primary and secondary organomineral complexes. En: Carter M.R., Stewart B.A. (eds.), *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. CRC Press, Inc., Boca Raton.
- Cowie, A.**, Kirschbaum, M., & Ward, M. 2007a. Options for including all lands in future greenhouse gas accounting framework. *Environmental Science and Policy*, 10:306-321.
- Cowie, A.**, Schneider, U., & Montanarella, L. 2007b. Potential synergies between existing multilateral environments agreements in the implementation of land use, land use change and forestry activities. *Environmental Science and Policy*, 10:353-352.
- Dale, V.**, Joyce, L., McNulty, S., Neilson, R., Ayres, M., Flannigan, M., Hanson, P., Irland, L., Lugo, A., Peterson, C., Simberloff, D., Swanson, F., Stocks, B., & Wotton, B. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience*, 51: 723-734.
- DeFries R.**, Field, C., Fung, I. 1999, Combining satellite data and biogeochemical models to estimate global effects of human induced land cover change on C emissions and primary productivity. *Global Biogeochem. Cycles*, 13:803-815.
- De Jong, B.**, Jiménez-Ferrer, G., Soto-Pinto L. 2001. Agroforestería y secuestro de carbono. *Memorias de la II Reunión Nacional sobre Sistemas Agro y Silvopastoriles*.
- De Jong, B.**, Masera, O., & Hernández, T. 2003. Opciones de captura de carbono en el sector forestal. En: J. Martínez (ed). *El cambio climático en México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, DF., pp. 369-380.
- Detwiler R.**, Hall C. 1988. Tropical forests and the global carbon-cycle *Science*, 239:42-47.
- Dickinson, R.**, Shaikh, M., Graumlich, L., & Bryant, R. 1998: Interactive Canopies for a Climate Model, *J. Clim.*, 11, 2823-2836.
- Dixon R.**, Brown S., Houghton R., Solomon A., Trexler M., Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263: 185-190.
- Dumanski, J.**, 2004. Carbon sequestration, soil conservation, and the Kyoto Protocol: summary of implications. *Climatic Change*, 65: 255-261.
- Erb, K.** 2004. Land-use related changes in aboveground carbon stocks of Austria's terrestrial ecosystems. *Ecosystems*, 7(5): 563-572.

- Espinoza-Pérez, M.** 2005. Estimación del contenido y captura de carbono en el bosque de *Pinus hartweggi* de la cuenca alta del río Magdalena, D.F. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM, México, D.F.
- Fahey, T.,** Hughes, J., Pu, M., & Arthur, M. 1988. Root decomposition and nutrient flux following whole-tree harvest of northern hardwood forest. *Forest Science*, 34:744–768.
- Field, C.,** Raupach, M., & Victoria, R. 2004. The global carbon cycle: Integrating humans, climate and the natural world. En: Field C, Raupach (eds) *The Global Carbon Cycle: Integrating Humans, Climate and the Natural World*. Island Press, Washington., pp 1-16.
- Finzi, A.,** Allen, A., Ellsworth, D., DeLucia, E., & Schlesinger, W. 2001. Aboveground litter production, chemistry, and decomposition following two years of Free-Air CO₂ enrichment. *Ecology*, 82(2):470-484
- Foster, D.,** Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *Bioscience*, 53:77-88.
- Fragoso, P.** 2003. Estimación del contenido y captura de carbono en biomasa aérea del predio Cerro Grande municipio de Tancítaro Michoacán, México. Tesis Profesional. Facultad de Agrobiología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo., México.
- Galicia, L.,** García-Romero, A. Mendoza-Robles, K., Palacio-Prieto J., & Zarco-Arista, A. 2008. Land use, landforms and fragmentation patterns in a tropical deciduous forest in southern pacific, Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography* (in press).
- Gamboa, A.** 2008. Comunicado personal.
- García-Oliva, F.,** & Masera, O. 2004. Assessment and measurement issues related to soil carbon sequestration in land-use, land-use change, and forestry (LULUCF) projects under the Kyoto protocol. *Climate Change*, 65:347-364.
- García-Romero, A.,** Orozco, O., & Galicia, L. 2004. Land-use systems and resilience of tropical rainforests in the Tehuantepec Isthmus, Mexico. *Env. Manage.* 34: 768-785.
- Goodale C.,** & Davidson, E. 2002. Uncertain sinks in the shrubs. News & Views. *Nature*, **418**:593-594

- Gómez-Mendoza, L.,** Vega-Peña, E., Ramírez, M. I., Palacio-Prieto, J. & Galicia, L. 2006. Projecting land use change processes in the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico. *Appl. Geogr.*, 26: 276-290.
- Gómez-Pompa, A.** 1985. *Los recursos bióticos de México* (Reflexiones). INIREB-Alambra Mexicana, México.
- Gordon, W.,** & Jackson, R. 2000. Nutrient concentration in fine roots. *Ecology*, 81 (1): 275-280.
- Gower, S.,** Pongracic, S., & Landsberg, J. 1996. A global trend in belowground carbon allocation: Can we use the relationship at smaller scales? *Ecology*, 77:1750-1755.
- Grigal, D.,** & Ohmann, L. 1992. Carbon storage in upland forests of the Lake States. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 56:935–943.
- Hart, P.,** Clinton, P., Allen, R., Nordmeyer, A., & Evans, G. 2003: Biomass and macro-nutrients (above- and below-ground) in a New Zealand beech (*Nothofagus*) forest ecosystem: implications for carbon storage and sustainable forest management. *For. Ecol. Manage.*, 174: 281-294.
- Heal, O.,** Anderson, J., & Swift, M. 1997. Plant litter quality and composition: an historical overview. En: Cadish G., Giller, K.E. (eds) *Driven by nature: Plant litter quality and decomposition*. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, pp. 3-30.
- Hobbs, R.,** & Mooney, H. (eds). 1990. *Remote Sensing of Biosphere Functioning* (Springer, Berlín).
- Houghton, R.** 1996. Converting terrestrial ecosystem from sources to links of carbon. *Ambio*, 25:267-272.
- Houghton, R.** 1999. The annual net flux of C to the atmosphere from changes in land use 1850-1990. *Tellus*, 51B: 298-313.
- Houghton, R.** 2000. A new estimate of global sources and sinks of C from land-use change. *EOS.*, 81: 19 Supplement S281.
- Houghton R.,** Ding, Y., & Griggs, D. 2001. *Climate Change*. Cambridge University Press.
- Houghton, J.** 2005. Global warming. *Rep. Prog. Phys.*, 68:1343–140.
- Hughes, R.,** Kauffman, J., & Jaramillo, V. 1999. Biomass, carbon, and nutrients dynamics of secondary forest in a humid tropical regions of Mexico. *Ecology*, 80:1892-1907

- Idol, T., Pope, P., & Ponder, F.** 2000. Fine root dynamics across a chronosequence of upland temperate deciduous forests. *For. Ecol. Manage.*, 127: 153-167.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).** 2000. *The Intergovernmental Panel on Climate Change, Special Report on Land Use, Land-Use Change and Forestry.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).** 2001. *Climate Change. The Synthesis Report.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Intergovernmental Panel Climate Change (IPCC).** 2007. Fourth Assessment Report, Working Group 4, Forestry. www.mnp.nl/ipcc/index.html
- Jackson, R., Mooney H., & Schulze, E.** 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *PNAS*, 94:7362-7366.
- Jackson, R., Schnek, H., Jobbágy, J., Canadell, J., Colello, G., Dickinson, R., Field, C., Friedlingstein, P., Heimann, M., Hibbard, K., Kicklighter, D., Kleidon, A., Nelson, R., Parton, W., Sala, O., & Sykes, M.** 2000. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecol. Appl.*, 10:470-483.
- Jandl, R.** 2001. Medición de tendencias en el tiempo del almacenaje de C en el suelo. Simposio Internacional de medición y Monitoreo de la captura de C en ecosistemas Forestales, 18 al 20 de Octubre. Valdivia, Chile.
- Janzen, H.** (2004). Carbon cycling in earth systems—a soil science perspective. *Agric Ecosyst Environ*, 104: 399 – 417.
- Jaramillo, V., Boone, J., Rentería-Rodríguez, L., Cummings, D., Ellingson, L.** 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pool in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*, 6: 609–629.
- Jensen, H.** 1929. On the influence of carbon, nitrogen ratios of organic material on the mineralization of nitrogen. *J.Agric.Sci.*, 19:71-82.
- Jobaggy E., & Jackson, R.** 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol. Appl.*, 10:423-436.
- Johnson, D.** 1992. Effects of forest management on soil carbon storage *Wat. Air Soil Pollut.*, 64: 83-120.
- Joslin, J., & Henderson, G.** 1987. Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *For. Sci.*, 33, 330-346

- Kauffman, J., & Uhl, C.** 1990. Interaction of anthropogenic activities, FIRE, and rain forests in the Amazon Basin. En Goldammer, J.G. (ed.); *Fire in the tropical biota: ecosystem process and global challenges*. Ecological Studies 84. Springer-Verlag, New York. Pp.117-133.
- Kaipainen, T.,** Liski, J., Pussinen, A., Karjalainen, T. 2004. Managing carbon links by changing rotation length in European forests. *Environ. Sci. Policy*. 7, 205-219.
- Keeling, C., & Whorf, T.** 2002. Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. En: *Trends: A Compendium of Data on Global Change*. Oak Ridge National Laboratory, US Department of Energy, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge.
- Keet, J.** 1967. A thinning formula for *Pinus patula*. *South African For. J.*, 62:9-14.
- Lambin, E.,** Turner, B.L., Helmut J., Geist, S. B., Angelsen, A., Bruce, J. W., Coomes, O., Dirzo, R., Fischer, G., Folke, C., George, P., Homewood, K., Imbernon, J., Leemans, R., Xu, L., Moran, E., Mortimore, M., Ramakrishnan, P., Richards, J., Skanes, H., Steffen, W., Stone, G., Svedin, U., Veldkamp, T., Vogel, C., y Jianchu X. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change*. (11) 261 –269.
- Liski, J., & Westman, C.** 1995. Density of organic carbon in soil at coniferous forest sites in southern Finland. *Biogeochemistry*, 29(3):183-197.
- Lugo, A., & Brown, S.** 1993. Management of tropical soils as sinks and sources of atmospheric carbon. *Plant and Soil*, 149: 27-41.
- Magnani, F.,** Mencuccini, M., Borghetti, M., Berbigier, P., Berninger, F., Delzon, S., Grellé, A., Hari, P., Jarvis, P. G., Kolari, P., Kowalski, A. S., Lankreiger, H., Law, B. E., Lindroth, A., Loustau, D., Manca, G., Moncrieff, J., Rayment, M., Tedeschi, V., Valentini, R. & Grace, J. 2007. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 447:848-852.
- Mander, U.,** Kull A., & Kuusemets, V. 2000. Nutrient flows and land use change in a rural catchment: a modelling approach. *Landscape Ecology*, 15:187-199.
- Manzanilla, H.** 1974. Investigaciones Epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. Dirección General de Información y Relaciones Públicas. Secretaría de Agricultura y Ganadería (SAG).

- Marland G.**, Boden, T., & Andres, R. 2000. Global, Regional, and National CO₂ Emissions. *In Trends: A Compendium of Data on Global Change*. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee.
- Martin, P.**, Nabuurs, G., Aubinet, M., Karjalainen, T., Vine, E., Kinsman, J., Heath, L. 2001. Carbon sinks in temperate forests. *Annu. Rev. Energy Environ.* 26: 435-465.
- Masera, O.**, 1995. *Socioeconomic and Environmental Implications of Fuelwood Use Dynamics and Fuel Switching in Rural Mexico*, Tesis Doctoral, Universidad de California, Berkeley, CA.
- Masera, O.**, 1996. Desforestación y degradación forestal en México. Documento de Trabajo 19. Grupo Interdisciplinario de Tecnología Rural Apropiada, A.C. Pátzcuaro, Michoacán, México., 50 pp.
- Masera O.**, Ordóñez, A., Dirzo, R. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climate Change*, 24: 256-295
- Masera, O.**, Cerón, A., D & Ordóñez, J. 2001. Forestry mitigation options for Mexico: Finding synergies between national sustainable development priorities and global concerns. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 6:291-312.
- Matthews, E.**, Rohweder, M., Payne, R., Murray, S. 2000. Carbon storage and sequestration In. Pilot analysis of global ecosystem. *Forest Ecosystems*, 55-59.
- Meentemeyer, V.** 1977. Climatic regulation of decomposition rates of organic matter in terrestrial ecosystems. En: Adaya D.C., Brisbin IL (eds): *Environmental Chemistry and cycling processes*. United States Department of Energy Symposium series CONF- 760429 United States Department of Energy Washington, D.C. pp. 779-789.
- Meier, C.**, Grier, C., & Cole, D. 1985. Below- and aboveground N and P use by *Abies amabilis* stands. *Ecology*, 66, 1928-1942.
- Melillo, J.**, & Aber, J. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63, 621-626.
- Molina, J.**, & Smith, P. 1998. Modeling carbon and nitrogen processes in soils. *Adv. Agron.* 62:253–298.

- Mooney, H.**, Canadell, J., Chapin, F., Ehleringer, J., Körner, Ch., McMurtrie, R., Parton W., Pitelka, L., & Schulze, D. 1999. Ecosystem Physiology Responses to Global Change. En: *The Terrestrial Biosphere and Global Change: Implications for Natural and Managed Ecosystems*. Cambridge University Press, London. Pp., 141-189.
- Moore, T.**, Trofymow, A., Prescott, C., Fyles, J., & Titus, B. 2006. Patterns of C, N and P dynamics in decomposing foliar litter in Canadian forests. *Ecosystems*, 9: 46-62.
- Olguín-Álvarez, M.** 2001. Incorporación de la captura de carbono como propuesta de manejo forestal integral: Estudio de caso en una comunidad purépecha, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Okuda, T.**, Suzuki, M., Numata, S., Yoshida, K., Nishimura, S., Adachi, N., Niiyama, K., Manokaran, N., Hashim, M. 2004. Estimation of aboveground biomass in logged and primary lowland rainforest using 3-D photogrammetric analysis. *For. Ecol. Manage.* 203: 63-75.
- Ordóñez, A.** 1998. *Estimación de la captura de carbono en un estudio de caso para bosque templado: San Juan Nuevo, Michoacán*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Ordóñez, A.** 1999. *Estimación de la captura de carbono en un estudio de caso*. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAP. México D.F.
- Ordóñez, J.**, & Masera, O. 2001. La captura de carbono ante el cambio climático. *Madera y Bosques* 7(1):3-12.
- Ordoñez, J.**, de Jong, B., García-Oliva, F., Aviña, F., Pérez, J., Guerrero, G., Martínez, R., Masera, O. 2008 Carbon content in vegetation, litter, and soil under 10 different land-use and land-cover classes in the Central Highlands of Michoacan, Mexico. *For. Ecol. Manage.*, 255: 2074-2084
- Palacios-Bianchi, P.** 2003. *Producción y descomposición de hojarasca en un bosque maulino fragmentado*. Seminario de Título, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Pan, Y.**, Melillo, J., McGuire, A., Kicklighter, D., Pitelka, L., Hibbard, K., Pierce, L., Running, S., Ojima, D., Parton, W., & Schimel, D. 1998. Modeled responses of terrestrial ecosystems to elevated atmospheric CO₂: A comparison of simulations by the biogeochemistry models of the Vegetation/Ecosystem Modeling and

- Analysis Project (VEMAP). *Oecologia*, 114:389-404.
- Parrot, J.** 2003. Programa Miel 4_mx_v2.
- Post. W., Peng, T., Emmanuel, W., King, A., Dale, H., & DeAngelis, D.** 1990. The global carbon cycle. *Amer. Sci.*, 78: 310-396.
- Polyakova N., & Platonycheva, Y.** 2007 Labile organic matter as an indicator of anthropogenic evolution of gray forest soils. *Russ. Agric. Sc.*33:169-172.
- Petit, J., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N., Barnola, J., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, J., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V., Legrand, M., Lipenkov, V., Lorius, C., Pépin, L., Ritz C., Saltzman, E., Stievenard, M.** 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok Ice Core, Antarctica. *Nature* 399: 429-436.
- Peña del Valle, A.** 2003. *Captura de carbono: un estudio en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala –Puebla*. Tesis de Maestría. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM. México.
- Programa de Manejo del Parque Nacional Cofre de Perote.** 2008 www.uv.mx/cofrep/
- Puhe, J., & Ulrich, B.** 2001. *Global climate change and human impacts on forest ecosystems: Postglacial development, present situation, and future trends in Central Europe*. *Ecological Studies*. Springer-Verlag, Berlín.
- R 2.5.1, R Development Core Team.** 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL. <http://www.R-project.org>
- Raich, J.**, 1980. Fine root regrowth rapidly alter forest felling. *Biotropica*.12:231-232.
- Raich, J., & Nadelhoffer K.** 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 70:1346-1354.
- Raich, J., Russell, A., & Bedoya-Arrieta, R.** 2007. Lignin and enhanced litter turnover in tree plantations of lowland Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 239:128-135.
- Ramankutty N., & Foley, J.** 1999, Estimating historical changes in global land cover: croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochem. Cycles*. 13: 997-102.
- Rebottaro, S., Cabrelli, D.** 2002. Crecimiento y rendimiento comercial de *Pinus elliottii* en plantación y en regeneración natural manejada con raleos entre Ríos, Argentina. *Bosque*, 28(2): 152-161.

- Rodin, L., & Bazilevich, N.** 1967. Biomass, annual net primary production, and production and mineral cycling in dynamics of six mineral elements in a post terrestrial vegetation. Oliver and Boyd, oak blackjack oak forests. *Ecology*, London. 788 pp.
- Rojas-García, F.** 2004 *Contenido y captura potencial de carbono en el bosque de Pinus hartwegii del Parque nacional La Malinche: Tlaxcala-Puebla*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Russell, W., & Tompkins, R.** 2005. Estimating biomass in coastal *Baccharis pilularis* dominates plan communities. *Fire Ecology*, 1:20-27.
- Rzedowski, J.** 1991 a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana*, 14:3-21
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*, Limusa, México.
- Sánchez, B., Hernán L., & Peláez J.,** 2005. Total fine root mass and nutrient content in forests ecosystems (*Pinus patula* Schltdl. et Cham, *Cupressus lusitanica* Mill and *Quercus humboldtii* Bonpl.). *Rev.Fac.Nal.Agr.Medellín*, 58 pp.
- Sarmiento, L., & Wofsy, C.** 1999. A U.S. Carbon Cycle Science Plan. A Report of the Carbon and Climate Working Group. Washington, USA. 69 pp.
- Schlamadinger, B., Bird, N., & Johns, T.** 2007. A synopsis of land use, land use change and forestry (LULUCF) under Kyoto Protocol and Marrakesh Accords. *Environmental Science and Policy*, 10:271-282.
- Schlesinger, W., Andrews, J.** 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*. 48:7-20.
- Schlesinger, W.,** 1991. *Biogeochemistry: analysis of global change*. San Diego: Academic Press.
- Scholes, L., Shutes, R., Revitt, D., Purchase, D., & Forshaw, M.** 1999. The removal of urban pollutants by constructed wetlands during wet weather. *Wat. Sci. Tech.* 40 (3): 333-340.
- SEMARNAT.** 1998. Diagnóstico de la Deforestación en México. Subsecretaría de Recursos Naturales Dirección General Forestal Unidad del Inventario Nacional de Recursos Naturales. México, D.F., Junio de 1998.
- Spurr, S., Barnes, B.** 1980. *Forest Ecology*. John Wiley & Sons. New York, USA.
- Seastedt, T.** 1988. Mass, nitrogen and phosphorus dynamics in foliage and root detritus of tallgrass prairie. *Ecology*, 69:59-65.

- Silver, W.**, Ostertag, R., & Lugo, A. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology*, 8:394-407.
- Silver, W.**, & Miya, R. 2001. Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*, 129: 407-419.
- Steininger, M.** 2000. Satellite estimation of tropical secondary forest above-ground biomass: data from Brazil and Bolivia. *Int. J. Remote Sensing*. 21(67):1139-1157.
- Swift, M.**, Heal A., & Anderson, J. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Tan, K.**, Piao, S., Peng, C., Fang, J. 2007. Satellite-based estimation of biomass carbon stocks for northeast China's forest between 1982 and 1999. *For. Ecol. Manag.*, 240:114-121.
- Toledo, V.**, Carabias J., Toledo, C., González-Pacheco, C. 1989. *La producción rural en México: alternativas ecológicas*. Colección Medio Ambiente No. 6. Fundación Universo Veintiuno, México.
- Trexler, M.**, & Haugen, C. 1995. *Keeping it Green: Evaluating Tropical Forestry Strategies to Mitigate Global Warming*, World Resources Institute, Washington, D.C.
- Tufekcioglu, A.**, Raich, J., Isenhardt, T., & Schultz, R. 2003. Biomass, carbon and nitrogen dynamics of multispecies riparian buffers within an agricultural watershed in Iowa, USA. *Agroforestry Systems*, 57: 187-198.
- Turner, B.**, & Meyer, W. 1994. *Changes in land use and land cover: a global perspective*. Cambridge University Press. 537 p.
- Velázquez, A.**, Mas, J., Díaz-Gallegos, J., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, P., Castro, T., Fernández, T., Bocco, G., & Palacio, J., 2002. Patrones y tasas de cambio del uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica*. INE 62: 21–37.
- Vela, G.** 1980. Contribución a la ecología de *Pinus patula* Schl. et Cham. Publicación especial No.19.INIF/SARH. México, D.F. p. 109.
- Velázquez, A.**, Ángelez, G., Llanderal, T., Roman, A., Reyes, V. 2004. Monografía de *Pinus patula*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Vitousek, P.**, Aber J., Howarth, R., Likens, G., Matson, P., Schindler D. , Schlesinger, W., Tilman, G., 1997. Human alteration on the global nitrogen cycles: causes and consequences. *Ecol. Appl.*, 7:737-750.

- Vogt, K.**, Grier, C., & Vogt, D. 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.* 15:303-377.
- Walker, B.**, Holling, C, Carpenter, S & Kinzig, A. 2004. Resilience, Adaptability and Transformability in Social-ecological Systems. *Ecology and Society*, 9(2): 5 <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art5/>.
- Waring, R.**, & Schlesinger, W. 1985. *Forest Ecosystems: Concepts and Management*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Whittaker, R.**, & Likens G. 1973. Carbon in the biota. In *Carbon and the Biosphere*, Springfield: Natl.Tech. Inf. Service. pp. 281–302.
- Woodbury, P.**, Smith, J., & Heath, L., 2007. Carbon sequestration in the U.S. forest sector from 1990 to 2010. *Forest Ecol. Manage.*, 241: 14–27.
- Yin, X.**, Pery, J., Dixon, R. 1989 Fine-root dynamics and biomass distribution in a Quercus ecosystems alter harvest. *For. Ecol. Manage.*, 27: 159-177.
- Zamora, C.** 2003. *Estimación del contenido de carbono en biomasa aérea en el bosque de pino del ejido la Majada municipio de Periban de Ramos, Michoacán. Tesis Profesional.* Facultad de Agrobiología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Mich., México.
- Zhou, L.**, Tucker, C., Kaufmann, R., Slayback, D., Shabanov, N., & Myneni, R. 2001. Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *J. Geophys.Res. Atmos*, 106 (D17): 20069-20083.