

Capítulo 1

Modelos de simulación de la dinámica del carbono

Yosune Miquelajauregui

Centro de Investigaciones del Bosque

Universidad Laval, Quebec, Canadá

minta79@gmail.com

Doi: <http://dx.doi.org/10.3926/oms.173>

Referenciar este capítulo

Miquelajauregui, Y. (2013). Modelos de simulación de la dinámica del carbono. En J.A. Blanco (Ed.). *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*. (pp. 15-38). Barcelona: OmniaScience.

1. Secuestro de carbono en los sistemas forestales

La atmósfera terrestre está compuesta principalmente por nitrógeno (78%) y oxígeno (21%). El dióxido de carbono, aunque presente en proporciones menores (0.039%), trasciende en cuanto a su importancia por ser un elemento central para el desarrollo de la vida (Waring & Running, 2007). En otros planetas del sistema solar, como por ejemplo Venus, la mayoría del carbono se encuentra almacenado en la atmósfera. La alta concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera venusina provoca que ésta absorba más el calor del Sol y evita que parte de ese calor se escape hacia el espacio, lo que explica las altas temperaturas características de este planeta. Al estar sometida a la acción del Sol sin ningún filtro solar, toda el agua en Venus desapareció. El agua facilita las reacciones químicas de algunas sustancias al disolverlas y permitir que entren en contacto, por lo que ha jugado un papel central en la estabilización del clima y el desarrollo de la vida en la Tierra, pero no así en nuestro planeta vecino Venus (Archer, 2010).

En el planeta Tierra, el dióxido de carbono atmosférico es fijado por los organismos autotróficos a través de la fotosíntesis. Durante este proceso, la energía proveniente del Sol es capturada y transformada en energía química estable, siendo el adenosín trifosfato (ATP) una de las primeras moléculas producidas y a partir de la cual se sintetizan otros compuestos orgánicos. La mayoría del carbono fijado por la fotosíntesis está destinado a ser liberado a la atmósfera a través de la respiración autotrófica (Ra; Figura 1). La única forma de acumular carbono y evitar así la tasa de incremento de éste en la atmósfera es a través del secuestro de carbono. El secuestro de carbono es el proceso mediante el cual el CO₂ atmosférico es almacenado en los diferentes reservorios terrestres localizados en la biósfera, la hidrósfera, la pedósfera y la litósfera, como resultado de las uniones químicas que el carbono establece con otras moléculas tanto inorgánicas como orgánicas. Los reservorios de terrestres de carbono interactúan entre ellos a través de los intercambios que establecen con la atmósfera (Figura 1) (Lorenz & Lal, 2010).

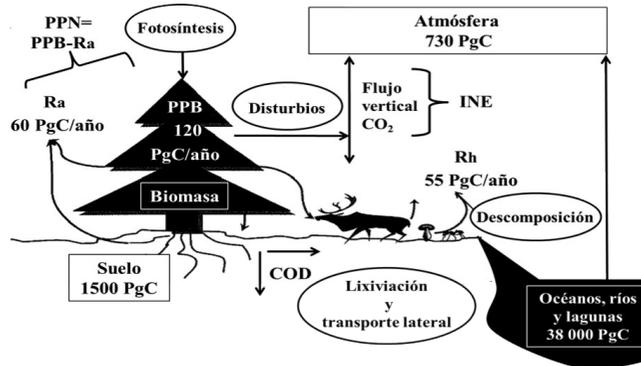


Figura 1. Esquema general del ciclo global del carbono mostrando los principales almacenes (rectángulos): atmósfera, océano, biomasa vegetal y el suelo; los flujos de carbono: PPB: productividad primaria bruta; PPN: productividad primaria neta; INE: intercambio neto del ecosistema; Ra: respiración autotrófica y Rh: respiración heterotrófica; y los principales procesos biológicos involucrados (óvalos). Jaramillo (2007)

De todos los ecosistemas terrestres, los bosques almacenan cerca del 45% de todo el carbono secuestrado a nivel global. Por esta razón son considerados como importantes sumideros de carbono (Gorte & Ramseur, 2010) (Figura 2). El carbono secuestrado en los sistemas forestales se encuentra unido a compuestos orgánicos que son almacenados como materia orgánica en los diferentes reservorios o almacenes forestales. Estos reservorios incluyen a: la vegetación viva (biomasa de carbono en tronco, ramas, hojas, raíces, flores y frutos), los detritos (hojarasca) y el suelo (Figura 1). La relación promedio entre el carbono almacenado en los suelos y el almacenado en la vegetación varía según el tipo de ecosistema, la composición vegetal y la latitud (Dixon, Brown, Houghton, Solomon, Trexler & Wisniewski, 1994). Por ejemplo, en los bosques tropicales ésta relación es 1:1 mientras que en los bosques boreales la relación es de 5:1 (Figura 2). La eficiencia de los bosques para secuestrar carbono es afectada por variaciones en las propiedades que lo limitan como son: la composición vegetal, la tasa de crecimiento y mortalidad, la composición química del material biológico vegetal, así como el tipo de suelo, la topografía y el clima (Lorenz & Lal, 2010).

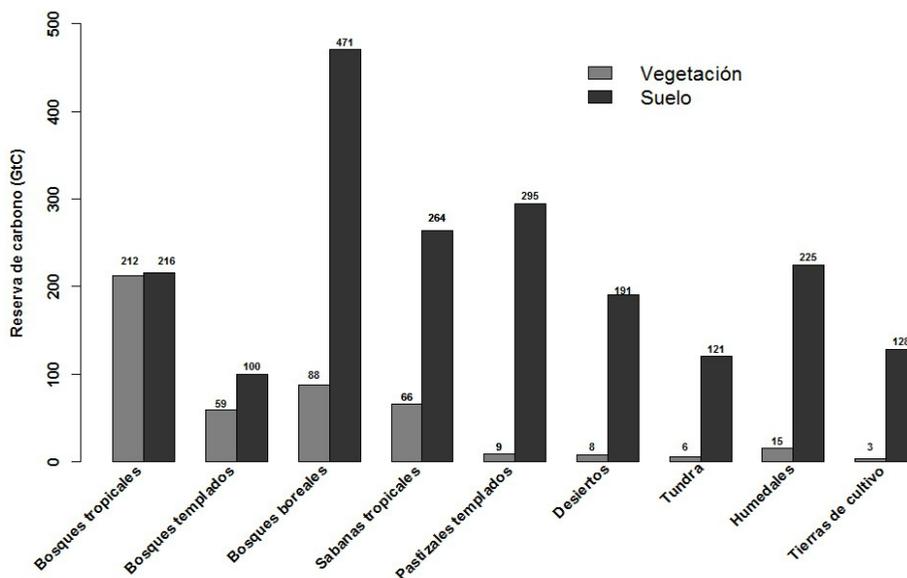


Figura 2. Reservas de carbono (Gt C) en la vegetación y en los suelos para los diferentes tipos de ecosistemas. IPCC (2007)

El secuestro de carbono en los bosques ocurre cuando la tasa de producción y acumulación de compuestos orgánicos de carbono y el tiempo de residencia de estos compuestos en los diferentes reservorios aumenta con el tiempo (Lorenz & Lal, 2010). El tiempo de residencia (o tiempo de recambio) de los materiales orgánicos de carbono se refiere al tiempo medio que una molécula de carbono pasa en un reservorio específico. Por ejemplo, los bosques tropicales secuestran una cantidad importante de carbono, mitad de ella almacenada en la vegetación (212 Gt C; 1 Gt [Gigatonelada]= 1×10^{15} gramos) y la otra en el suelo (216 Gt C, Figura 2). Las condiciones húmedas y cálidas que predominan en los bosques tropicales estimulan la descomposición del material orgánico, por lo que la tasa de residencia del carbono orgánico del

suelo en estos ecosistemas es relativamente corta (e.g. 10 años; Trumbore, 1993). Los bosques boreales por el contrario, almacenan cerca de 471 Gt C en el suelo y tan solo 88 Gt C en la vegetación (Figura 2). La acumulación tan importante de carbono en los suelos de los bosques boreales se debe, en gran medida, a la lenta tasa de descomposición resultado de las bajas temperaturas y a la alta acidez de los suelos de tipo podzol, abundantes en estos ecosistemas.

Las actividades de manejo así como los regímenes de disturbios y los efectos del cambio climático pueden afectar el almacén y flujos de carbono a nivel global (Gorte, 2010). El monitoreo de los almacenes y flujos de carbono se lleva a cabo a través de la cuantificación de diversos parámetros ecológicos. Entre estos se encuentran: la *productividad primaria bruta* (PPB), la *productividad primaria neta* (PPN), la *productividad neta del ecosistema* (PNE), el intercambio neto del ecosistema (INE) y la *productividad neta del bioma*, el cual está constituido por diversos ecosistemas con condiciones climáticas, geográficas y ecológicas similares (PNB; Boisvenue & Running, 2006). La cantidad total de energía fijada por las plantas mediante la fotosíntesis se conoce como productividad primaria bruta y se ha estimado globalmente en 120 Pg C/año (1Pg [Pentagramo]=10¹⁵ gramos; Figura 1). Si a la PPB se le resta la energía consumida para el mantenimiento de las funciones vitales (respiración autotrófica y otros procesos celulares) obtenemos la producción primaria neta (IPCC, 2007) la cual se ha estimado globalmente en 60 Pg C/año (Figura 1) (Jaramillo, 2007). La productividad primaria neta mide entonces la entrada y asimilación de CO₂ en la biósfera a través de la fotosíntesis y representa la velocidad o tasa de almacenamiento de carbono en las plantas. Cuando la producción primaria neta es positiva la biomasa de las plantas del ecosistema aumenta. La productividad neta del ecosistema (PNE) es la acumulación de carbono a nivel del ecosistema y se obtiene al tomar en cuenta las pérdidas de carbono derivadas de la descomposición de la materia orgánica por los organismos heterotróficos del suelo (Figura 1). La descomposición es un proceso básico por el cual las moléculas biológicas complejas (e.g. celulosa, lignina, proteínas, ceras) que componen los restos vegetales son fragmentadas en compuestos más sencillos gracias a la acción de distintos grupos de microorganismos y de la fauna edáfica (e.g. micro, meso y macrofauna). El material orgánico del suelo (MOS) también sufre desintegraciones mecánicas y transporte de material a través de los diferentes horizontes edáficos bajo acción directa de las precipitaciones, el viento, los cambios de temperatura, la biota edáfica y las actividades humanas (e.g. uso de maquinaria silvícola). El intercambio neto del ecosistema (INE) es una medida de la cantidad neta de carbono que entra y sale del ecosistema. El INE toma en cuenta todos los intercambios verticales de flujos de carbono resultado de la fotosíntesis, la respiración autotrófica y heterotrófica, así como flujos derivados de los disturbios naturales como lo son los incendios forestales que fácilmente remueven una gran cantidad de carbono. Finalmente, la productividad neta del bioma (PNB) puede calcularse sumando la productividad primaria neta de todos los ecosistemas dentro de una específica región o paisaje y restando las pérdidas causadas por los disturbios como el fuego, la cosecha, los vientos, entre otros. La PNB es tal vez la forma más apropiada de analizar cambios en el secuestro de carbono a grandes escalas temporales como espaciales (Boisvenue & Running, 2006).

La investigación científica no se ha limitado solamente a cuantificar la productividad forestal, sino también a tratar de entender sus fluctuaciones temporales o estacionales, su distribución y variación espacial y los factores que controlan y regulan los patrones de productividad que se observan en la naturaleza. En las últimas décadas, el gran avance tecnológico manifestado en el poder de los ordenadores y el importante desarrollo conceptual relacionado al entendimiento

de los procesos y variables involucrados en el ciclo del carbono, han permitido la evolución de modelos de simulación cada vez más sofisticados. En este sentido, el desarrollo de los modelos ecológicos de simulación como herramientas y técnicas de investigación, ha brindado la oportunidad de generar conocimiento científico robusto a través de la formulación y confrontación de hipótesis científicas. Asimismo, los modelos ecológicos permiten resolver preguntas ecológicas relacionadas con los procesos e interacciones de los sistemas complejos, es decir, sistemas no lineales y estocásticos (Jørgensen & Fath, 2011). En particular, los modelos de simulación de la dinámica de carbono han sido desarrollados con la finalidad de generar estimaciones de la productividad y flujos de carbono en los ecosistemas, así como de importantes variables silvícolas de crecimiento y producción, al integrar el efecto multifactorial del clima, los disturbios naturales y el manejo forestal.

A nivel internacional y como está ya estipulado en los tratados y protocolos internacionales sobre el cambio climático (e.g. Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC) y el Protocolo de Kioto), los países necesitan generar información sólida y detallada sobre el estado de los reservorios y los cambios en los flujos de carbono en los sistemas forestales. Los gestores ambientales, actores políticos y gobiernos locales utilizan los modelos de simulación como herramientas técnicas e instrumentos de investigación que les permiten cuantificar los niveles de materia orgánica (viva y muerta) en los ecosistemas forestales, tanto pasados como actuales, proyectar los niveles futuros, así como explorar cambios en la dinámica del carbono bajo diferentes escenarios de cambio climático y/o planes de manejo forestal. La información derivada de estos modelos es aplicada con la finalidad de hacer mejorías en los planes de manejo y aprovechar de manera sostenible los recursos naturales (Kurz, Dymon, White, Stinson, Shaw, Rampley et al. 2009).

2. Modelos de simulación de la dinámica del carbono

Los modelos de simulación de la dinámica del carbono varían por la escala espacial y temporal en la que operan y la manera y el nivel de detalle en que los procesos ecológicos que gobiernan el secuestro de carbono son representados. Ejemplos de estos procesos son: la fotosíntesis, el crecimiento, la tasa de mortalidad, la descomposición de la materia orgánica, la dispersión de semillas, la regeneración y la competencia. En esta sección se discutirán, de manera detallada, tres modelos de simulación de la dinámica del carbono: CENTURY, CBM-CFS3 y LANDIS. Además, se proporciona al final de la misma, una lista de modelos de interés potencial para el lector. Estos tres modelos fueron seleccionados ya que brindan diferentes enfoques para simular la dinámica del carbono en los sistemas forestales y por su conocida aplicabilidad en la gestión de los recursos naturales. CENTURY por ejemplo, es un modelo basado en los procesos biogeoquímicos terrestres enfocado en el sistema planta-suelo; el modelo CBM-CFS3 es un modelo no espacial que utiliza las curvas de productividad para estimar los almacenes y flujos de carbono a la escala de la parcela y el paisaje; y finalmente LANDIS es un modelo espacial que simula la dinámica forestal a la escala del paisaje. Estos modelos también difieren en el número y tipo de reservorios de carbono que simulan, los datos de entrada requeridos y la inclusión explícita o no, de los disturbios naturales y sus interacciones con la dinámica del carbono.

2.1. CENTURY: un modelo basado en los procesos biogeoquímicos del ecosistema

El modelo CENTURY creado por Bill Parton y su grupo de investigación en 1987, es uno de los más usados para modelar la dinámica de la materia orgánica en el suelo a nivel del ecosistema. Esto se debe a que incorpora de manera sencilla y explícita, modelos matemáticos que integran el conocimiento más relevante del sistema planta-suelo. El modelo es utilizado para investigar la distribución y abundancia de los reservorios de carbono y nitrógeno en el ecosistema y entender los efectos a corto y largo plazo de los disturbios naturales y humanos sobre la dinámica del carbono. La relativa facilidad en la obtención de los datos de entrada ha permitido su validación y aplicación en diferentes tipos de ecosistemas terrestres como los bosques, las sabanas, los pastos y los sistemas agrícolas (Parton, McKeown, Kirchner & Ojima, 1992).

CENTURY simula mensualmente a lo largo del periodo de simulación establecido por el usuario, la producción primaria neta (PPN), el contenido de carbono en los diferentes compartimientos de los árboles, el contenido en nutrientes y lignina, los ciclos biogeoquímicos del carbono, el nitrógeno, el fósforo y el azufre, la dinámica de la materia orgánica en el suelo, así como la temperatura y el contenido de agua en el mismo. Utiliza como variables de entrada: 1) el tipo de ecosistema en estudio, 2) información meteorológica (temperatura mínima, máxima y media; precipitación media mensual y evapotranspiración media mensual), 3) datos de suelo (contenido de arcilla, arena y limo, contenido de carbono, densidad aparente), 4) el contenido de lignina, nitrógeno, azufre y fósforo en el material vegetal, 5) las entradas de nitrógeno atmosférico en el suelo, 6) información sobre el manejo y uso de la tierra (historia del lugar, adición de fertilizantes, cosechas), así como 7) información sobre el régimen de perturbación.

Los componentes estructurales más importantes del modelo así como los flujos que los interconectan se muestran en la Figura 3. La producción vegetal se calcula en función de la disponibilidad de nutrientes, el potencial genético de cada especie y de factores climáticos como la temperatura promedio del suelo y la precipitación. La producción vegetal (biomasa aérea y subterránea) es después transferida como carbono, nitrógeno y fósforo a los diferentes órganos vegetales: las hojas, las raíces finas y gruesas, las ramas, y el tronco. Después de la muerte, el material biológico que cae al suelo es transformado y modificado a una tasa de descomposición que varía en función de su cociente lignina/nitrógeno. En CENTURY, el material biológico es dividido en dos: el material vegetal estructural y el metabólico. El material vegetal estructural incluye principalmente compuestos resistentes a la descomposición como lo son: la celulosa, la hemicelulosa y la lignina. El componente metabólico, por su parte, se compone de productos ya metabolizados que son digeridos con facilidad (Parton et al., 1992). El balance hídrico del suelo, es decir, el almacén y drenaje de agua, así como la temperatura promedio del mismo obtenida en función de la producción vegetal aérea, se calculan mensualmente. La precipitación, el contenido de agua almacenada y la temperatura del suelo controlan la tasa de descomposición de la materia orgánica. El modelo CENTURY asume que la descomposición de los residuos vegetales es mediada por la biota edáfica y que ésta al respirar libera CO_2 y agua. El modelo integra también el efecto de la textura del suelo sobre la tasa de descomposición. Por ejemplo, altos contenido de arcilla tienden a estabilizar el carbono orgánico en el suelo aumentando así su almacenaje en éste. El contenido de carbono orgánico aumenta la solubilidad de otros nutrientes como el calcio. Estos nutrientes se encuentran entonces disponibles para ser absorbidos por las plantas, lo que a su vez promueve el crecimiento vegetal. La materia orgánica en el suelo representa una entidad dinámica y compleja, en constante estado de flujo. CENTURY

simula la dinámica del carbono de la materia orgánica en el suelo, a través de tres principales reservorios que se distinguen según su tpo de composición biológica y su tasa de descomposición, es decir, la velocidad con la cual el material del que están compuestos es reemplazado por nuevo material o transferido a otros reservorios. El reservorio *activo*, con tasas de descomposición relativamente cortas de 1 a 3 meses, incluye a todos los microorganismos del suelo y a sus productos metabólicos. El reservorio *lento*, posee tasas de entre 10 a 50 años y se distingue por su alto contenido en material vegetal estructural. El reservorio *pasivo*, con tasas de recambio que varían entre 400 a 4000 años, se compone de material muy resistente a la descomposición que se encuentra física y químicamente estabilizado. Los reservorios del suelo activo y lento, ambos reciben material orgánico muerto originado por la vegetación. Una fracción de éstos es transferida al reservorio pasivo durante la descomposición (Parton et al., 1992).

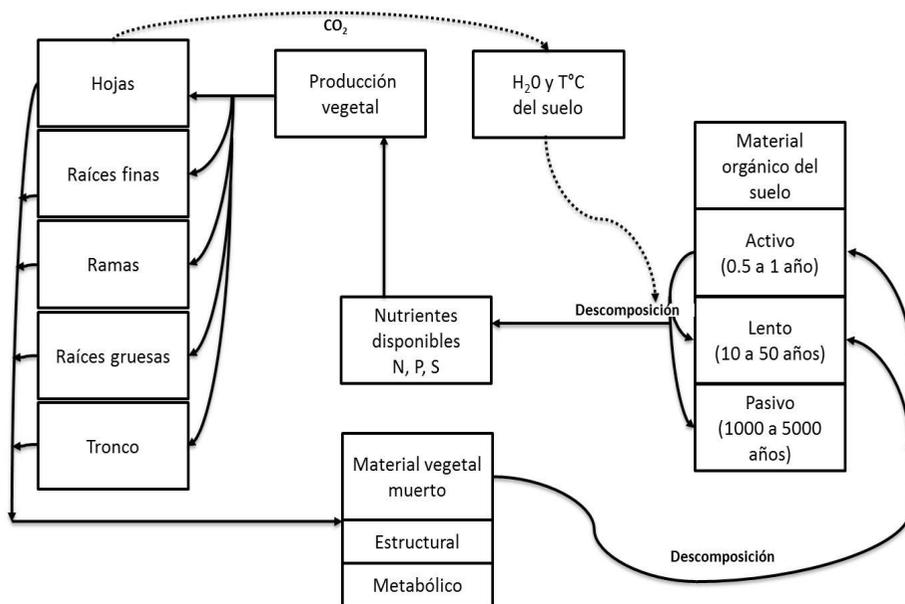


Figura 3. Modelo CENTURY mostrando sus componentes estructurales más importantes así como los flujos que los interconectan. Una proporción de la producción vegetal neta es transferida a los compartimientos vegetales. Al morir, el material biológico se acumula en el suelo. La descomposición del material orgánico gracias a la acción de la biota edáfica provoca que el carbono sea transferido y almacenado en el suelo. Parton et al. (1992)

Las etapas principales de este modelo, aunque no exclusivas de éste, son: la parametrización, que consiste en la definición de los parámetros (e.g. producción vegetal, tasa de recambio, etc.) a partir de datos meteorológicos, edáficos e información relacionada con el uso del suelo y el régimen de perturbación los cuales son específicos para el área de estudio en cuestión; la simulación de la dinámica del carbono y del nitrógeno bajo diferentes escenarios; la validación del modelo, para lo cual los resultados obtenidos en la simulación son comparados estadísticamente con los datos obtenidos en campo; y finalmente el análisis de sensibilidad, que permite identificar las variables que tienen una mayor influencia sobre los resultados y estimar

la incertidumbre asociada con la determinación de éstos parámetros. El modelo CENTURY ha sido ampliamente utilizado como instrumento en la gestión ambiental y la planificación territorial para investigar la respuesta de los ecosistemas al cambio climático; para analizar los factores que regulan el desarrollo vegetal, el secuestro del carbono y la dinámica de los nutrientes del ecosistema bajo diferentes escenarios de manejo, o a lo largo de la sucesión ecológica (proceso que resulta en el recambio de comunidades vegetales a través del tiempo); para evaluar hipótesis científicas relacionadas con el cambio de uso de la tierra, particularmente cuantificar el secuestro de carbono por la agricultura; para evaluar el efecto de la herbívora sobre el ciclo del nitrógeno (Throop, Holland, Parton, Ojima & Keough, 2004); y para la valoración de los servicios ecosistémicos asociados a la mitigación del cambio climático. La evolución del modelo continúa en la medida que el entendimiento de los procesos biogeoquímicos se profundiza. La identificación de áreas problemáticas dónde los procesos aún no han sido cuantificados adecuadamente es prioridad para futuras investigaciones científicas. De igual forma, la aplicación de este modelo permite la identificación de áreas de investigación prioritarias y el desarrollo de nueva experimentación.

Las principales limitantes del modelo CENTURY son de carácter conceptual y tienen que ver con la simplificación del sistema planta-suelo, particularmente en relación con el efecto de la textura del suelo sobre la dinámica del carbono así como la falta de caracterización explícita de la mineralogía del suelo y el hecho de que los compartimientos de carbono representados en el modelo constituyen fracciones difíciles de determinar experimentalmente. Por ejemplo, en los ecosistemas tropicales, la formación del complejo químico entre la MOS y el aluminio altera el proceso de mineralización. Como consecuencia, la necesidad de datos de campo y laboratorio relacionados con el efecto de la mineralogía del suelo, el pH, el contenido de aluminio y otros cationes sobre la formación y estabilización de la MOS resulta imprescindible para la correcta calibración y validación de este modelo (Zagal, Rodríguez, Vidal & Flores, 2002; Bricklemeyer, Miller, Turk, Paustian, Keck & Nielsen, 2007).

2.2. CBM-CFS3: modelo de balance de carbono a escala operativa del sector forestal canadiense

El CBM-CFS3 (por sus siglas en inglés) es un modelo no espacial que simula la dinámica de carbono a nivel de la parcela y/o el paisaje y es tal vez el modelo más desarrollado que utiliza el servicio forestal canadiense para estimar el balance de carbono a nivel nacional. El modelo cuantifica anualmente los cambios en los almacenes de carbono en la biomasa forestal, los suelos y los productos forestales maderables que ocurren debido al crecimiento, el recambio de biomasa, la descomposición y las transferencias mecánicas (Kurz et al., 2009). El paisaje en el CBM-CFS3 es representado como un mosaico de unidades espaciales (Figura 4). Cada parcela dentro del área de estudio está espacialmente referenciada a la unidad espacial de la cual proviene. Todos los parámetros y los datos de entrada se encuentran referenciados a una o varias unidades espaciales.

El modelo requiere como datos de entrada, los derivados de los inventarios forestales y de la gestión forestal. La lista de especies, las curvas de crecimiento y rendimiento, el tipo y frecuencia de los disturbios de origen natural (fuego, infestación de insectos) y humanos (corta, deforestación), el cambio de uso del suelo y los planes de aprovechamiento forestal son algunos ejemplos. El modelo CBM-CFS3 utiliza una serie de parámetros ecológicos apropiados para Canadá. Sin embargo, estos parámetros pueden ser modificados por el usuario lo que facilita la utilización

potencial del modelo en otros países. El CBM-CFS3 monitorea el contenido de carbono en diez reservorios de biomasa viva y once reservorios de materia orgánica muerta tal como lo estipula el protocolo de Kioto. Los reservorios de biomasa viva incluyen: el tronco, la corteza, el follaje, las raíces gruesas y raíces finas tanto para las coníferas como para las especies de hojas caducas. Los reservorios de la materia orgánica muerta son categorizados según el tipo de material y su tasa de descomposición (Kurz et al., 2009). Los impactos de los disturbios naturales sobre la dinámica de carbono son representados a través de una matriz que describe la proporción de carbono transferido entre los reservorios, los flujos de carbono a la atmósfera y las transferencias a los productos del sector forestal. Estas proporciones son específicas para cada tipo de disturbio y varían espacialmente con la finalidad de reflejar las diferencias en su intensidad. El modelo tiene la capacidad de simular la mortalidad parcial, es decir, fraccionar el impacto del disturbio de manera más realista. Por ejemplo, una infestación por un insecto puede matar 40% de los individuos, consumir 80% del follaje y emitir 5% del carbono a la atmósfera a través de la respiración (Kurz et al., 2009).

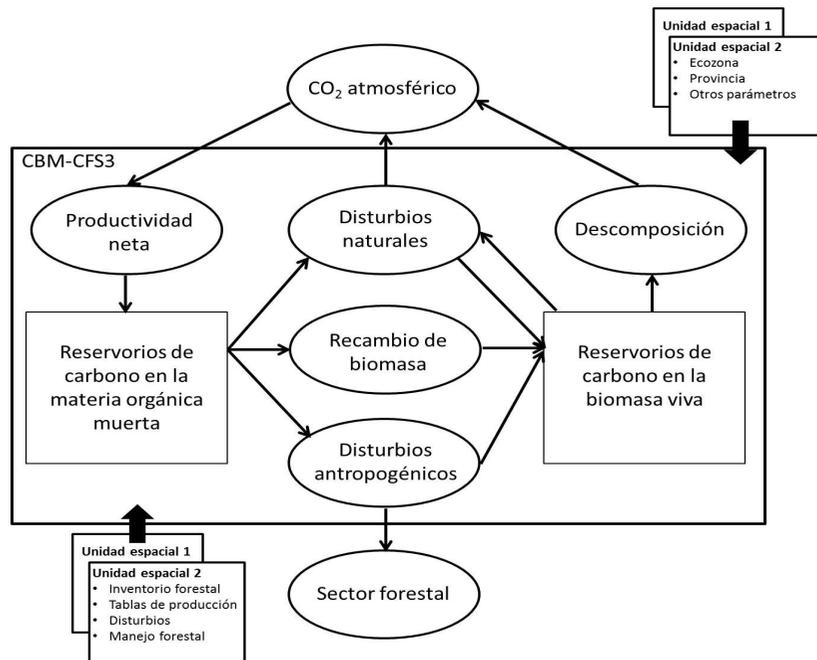


Figura 4. Esquema mostrando el funcionamiento general del modelo CBM-CFS3. La simulación de la productividad vegetal provoca que el carbono entre al sistema. El recambio de biomasa y los disturbios naturales transfieren carbono de los reservorios de la biomasa hacia la materia orgánica muerta. La descomposición, los disturbios naturales y antropogénicos, causan pérdidas de carbono mediante las emisiones de gases a la atmósfera. Kurz et al. (2009)

Los gestores forestales pueden utilizar el CBM-CFS3 para crear diversos proyectos bajo diferentes escenarios de manejo, comparar los resultados en términos del carbono y seleccionar aquel que mejor cumpla con los objetivos operacionales. Además, el modelo permite reportar las contribuciones de cada plan de manejo al ciclo global del carbono con la finalidad de cumplir con los requisitos para la certificación forestal y la gestión forestal sostenible, así como para desarrollar estrategias para minimizar las emisiones de carbono a la atmósfera. Al modificar los

parámetros ecológicos y los datos climáticos, los gestores pueden evaluar también cambios potenciales futuros en las condiciones ecológicas de las áreas de manejo, así como realizar proyecciones de las reservas de carbono en los bosques bajo diferentes escenarios de cambio climático. Actualmente el modelo está siendo validado en países como Australia, Alemania, China, Corea, Italia y los Estados Unidos de América. En otros países como Rusia y México el modelo ya es utilizado con la finalidad de monitorear las reservas de carbono en los bosques y de reportar los resultados a las diversas comisiones internacionales de cambio climático (Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático y el Protocolo de Kioto).

El CBM-CFS3 tiene ciertas limitantes que son importantes de mencionar. El modelo, por ejemplo, no es apropiado para simular proyectos de restauración ecológica como lo es la forestación en sitios mineros, los humedales y áreas industriales, ya que se carece de información sobre la cantidad y la dinámica del carbono en el suelo de estos sistemas. Otra limitante tiene que ver con la representación inapropiada de las turberas. Esto se debe a que la locación geográfica de estos ecosistemas no se encuentra espacialmente referenciada, por lo que resulta imposible entonces establecer relaciones espaciales con los datos de biomasa provenientes de los inventarios regionales. Asimismo, el efecto de la vegetación del sotobosque (briofitas, pastos, y arbustos) sobre la dinámica del carbono no es simulada por el CBM-CFS3. Esto último puede subestimar significativamente la cantidad de carbono en la parte orgánica del suelo y aumentar así la incertidumbre de los resultados (Bona, Fyles, Shaw & Kurz, 2013).

2.3. LANDIS: un modelo de simulación de la dinámica forestal a nivel de paisaje

LANDIS es un modelo espacial y estocástico que opera a nivel de paisaje y que fue diseñado originalmente para simular la dinámica forestal en un bosque mixto al norte de Wisconsin (USA) sujeto a múltiples disturbios (Mladenoff, 2004; Scheller & Mladenoff, 2004). Actualmente, el modelo LANDIS ha sido extensamente aplicado a otros tipos de ecosistemas para simular diferentes procesos ecológicos relacionados con la dinámica forestal como lo son: la sucesión, la dispersión de semillas, la dinámica del carbono y los efectos del cambio climático a resoluciones espaciales de miles a millones de hectáreas. El modelo se ha utilizado también para cuantificar la eficacia de diversos escenarios de manejo forestal y estrategias de restauración ecológica, así como para simular y evaluar la interacción de diferentes disturbios de origen humano (Xi, Coulson, Birt, Shang, Waldron, Lafon et al., 2009). Conceptualmente, el modelo LANDIS trata al paisaje como un sistema espacialmente dinámico y heterogéneo el cual es dividido en miles de sitios o celdillas de igual tamaño, con coordenadas únicas, y espacialmente ligados a través de los procesos ecológicos arriba mencionados. Cada sitio (o celdilla) forma parte de una región ecológica definida por el usuario y posee características del suelo y clima similares. El modelo es inicializado a partir de imágenes matriciales y archivos de texto que contienen información sobre la ecoregión, los atributos de cada especie, la comunidad inicial, la sucesión y la regeneración. En LANDIS, cada sitio o celdilla agrupa diferentes especies vegetales estructuradas por clase de edad (cohortes) de las que se tiene información sobre su longevidad, su capacidad de establecimiento y dispersión, así como su susceptibilidad a los disturbios naturales (Figura 5).

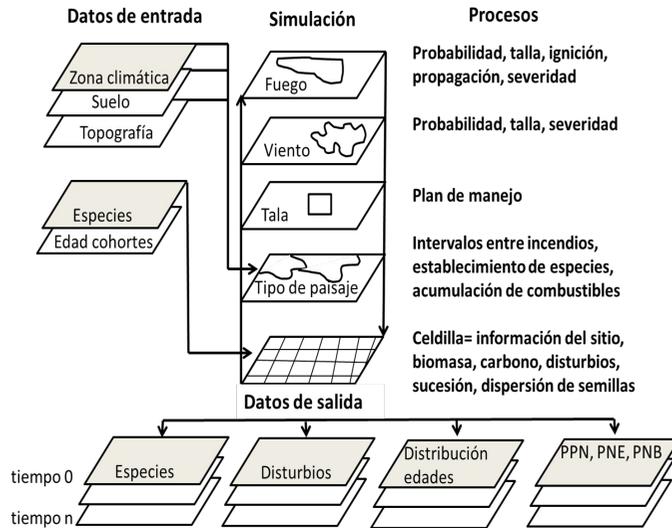


Figura 5. Diseño operativo de LANDIS. Mladenoff (2004)

LANDIS opera a intervalos de diez años; sin embargo, la nueva generación LANDIS-II, se distingue por su capacidad de simular los procesos ecológicos a diferentes intervalos temporales y se caracteriza por integrar, de manera explícita, representaciones de la dinámica de combustibles (tasa de acumulación) así como de la interacción entre éstos y los incendios forestales. LANDIS-II, permite además caracterizar mejor la interacción entre los disturbios naturales y los cambios en la composición y la estructura del bosque a nivel del paisaje, al integrar un módulo que simula la biomasa vegetal y la dinámica de carbono a lo largo de la sucesión. Este módulo permite monitorear el carbono (g C/m^2) alojado en: la biomasa leñosa y no leñosa, las raíces finas y gruesas, los árboles muertos en pie, y el carbono en el suelo tanto en la parte orgánica (hojarasca y detritus) como mineral. Los parámetros de descomposición en los diferentes reservorios son tomados del modelo de balance del carbono a escala operativa del sector forestal canadiense (CBM-CFS3, Kurz et al., 2009). A partir de esta información, el módulo calcula anualmente la productividad primaria neta (PPN), la respiración heterotrófica, la mortalidad vegetal (por senescencia y a causa de los disturbios), la productividad neta del ecosistema (PNE), la productividad neta del bioma (PNB), así como transferencias de carbono al sector de productos forestales derivados de la tala.

A pesar de las grandes capacidades que LANDIS brinda al operar a escalas espaciales extensas y a la oportunidad consecuente de responder a diversos cuestionamientos ecológicos que serían imposibles de verificar con los métodos experimentales convencionales, el modelo posee algunas limitantes que son importantes de mencionar. Primeramente, LANDIS, por su naturaleza, se encuentra fundamentalmente limitado por el desarrollo intelectual y el entendimiento de los procesos relevantes que afectan los fenómenos naturales. Debido a que no todos los procesos involucrados se conocen a profundidad y como resultado de su condición estocástica, el modelo no debe ser usado para hacer predicciones, sino solamente para entender las interacciones e importancia relativa de los procesos en cuestión. Debido a que LANDIS fue diseñado para simular paisajes dominados por especies leñosas, su aplicabilidad en ecosistemas

dominados por especies anuales es cuestionable. Diversos procesos que son relevantes a una escala espacial muy fina, como por ejemplo, la apertura y cierre de los estomas, no son representados en el modelo. Finalmente, una de las limitantes más importantes de este modelo tiene que ver con el compromiso entre la extensión del paisaje y la resolución y calidad de los datos de entrada así como la parametrización y validación del mismo.

Además de los modelos arriba mencionados, muchos laboratorios científicos alrededor del mundo se han dado a la tarea de desarrollar modelos que simulan, a diferentes escalas, la dinámica del carbono. Esta diversidad de modelos provee al usuario la oportunidad de elegir el modelo que mejor se adecúe a sus necesidades particulares y a los datos disponibles. A continuación se proporciona una breve lista de otros modelos de simulación de la dinámica del carbono y se discuten de manera simple, algunos de sus usos. El modelo ecofisiológico FOREST-BGC, utiliza información meteorológica (precipitación, temperatura, radiación) tomada diariamente para derivar cambios anuales en la fotosíntesis, la respiración y la evapotranspiración y para estimar los flujos de agua, carbono y nitrógeno entre la atmósfera, la vegetación y el suelo (Running & Gower, 1991). El modelo CO2FIX, basado en procesos ecológicos, se ha aplicado en diversos ecosistemas forestales y silvícolas del mundo para simular la dinámica de carbono ya que tiene la ventaja de simular explícitamente el crecimiento de varias especies en función de la densidad (competencia) e integrar diferentes estrategias silvícolas y agroforestales. CO2FIX reporta la cantidad de carbono en la vegetación, los compartimientos de materia orgánica del suelo y en los productos maderables (Schelhaas, van Esch, Groen, de Jong, Kanninen, Liski et al., 2004). FORECAST (Kimmins, Maily, & Seely, 1999), es un modelo ecosistémico híbrido, es decir, que integra por una parte un componente determinístico relacionado con los modelos estadísticos de crecimiento y productividad y por otra parte un componente mecanístico derivado de la representación de los procesos ecológicos responsables de la acumulación de biomasa y de la productividad en los sistemas forestales. La versión FORECAST-Climate ha sido desarrollado actualmente para representar explícitamente los impactos potenciales del cambio climático sobre el crecimiento y desarrollo de los sistemas forestales (Lo, Blanco, Kimmins, Seely & Welham, 2011). Finalmente, el modelo LPJ-GUESS es un modelo dinámico de la vegetación y el ecosistema que incorpora representaciones de la vegetación, demografía y competencia a nivel individual y de la parcela. Ha sido utilizado, entre otros fines, para evaluar las incertidumbres en las estimaciones globales del balance de carbono (Ahlström, Schurgers, Arneeth & Smith, 2012).

3. Técnicas de estimación del balance de carbono

La calibración y validación de los modelos ecológicos son etapas fundamentales del modelado de los sistemas complejos. Ambas etapas hacen uso de datos de campo para encontrar el mejor balance entre los datos simulados y los observados (calibración) y para analizar de manera objetiva su exactitud (validación). El éxito en la calibración y validación de un modelo ecológico está fuertemente ligado a la calidad y cantidad de los datos de campo (Jørgensen & Fath, 2011). Particularmente, la calibración y la validación de los modelos de simulación de la dinámica del carbono requieren de la cuantificación de las variables abióticas y bióticas involucradas en los procesos de secuestro y almacén de carbono. Las técnicas que se mencionan a continuación son empleadas para la estimación del balance de carbono a diferentes escalas, desde la hoja hasta un nivel global.

3.1. Medición de los flujos de CO₂ y vapor de agua a la escala de la hoja: principios fisiológicos

La productividad primaria neta depende de la absorción y fijación del carbono a través de la fotosíntesis y su liberación a través de la respiración autotrófica. A nivel de la hoja, la tasa fotosintética y la tasa de respiración son expresadas como la cantidad de CO₂ absorbido (o emitido) por unidad de área foliar por unidad de tiempo ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). La tasa fotosintética en las plantas depende principalmente del tipo de metabolismo celular (e.g. metabolismo tipo C₃, C₄, CAM), y de factores abióticos como la cantidad de radiación fotosintéticamente activa, la temperatura y la concentración de CO₂ intercelular (Long & Bernacchi, 2003). La caracterización de los flujos de carbono y agua a nivel de la hoja, hace necesaria la descripción de cinco variables principales: la conductancia estomática, la asimilación neta de carbono, la transpiración, el potencial hídrico y la temperatura foliar. Mediciones de estas variables a diferentes alturas de la copa del árbol a lo largo del tiempo permiten caracterizar los flujos gaseosos a nivel del dosel (Zavala, Urbieto, Bravo & Angulo, 2005).

Los sistemas portátiles de medición de la fotosíntesis, como por ejemplo el modelo LI-6400 (Li-Cor, Lincoln, NE), constan de un analizador infrarrojo de gases y una cámara foliar con una fuente artificial de luz roja y azul que mide la asimilación de CO₂ (A), la evapotranspiración (E), la conductancia estomática (g₁) y la fracción molar de CO₂ intercelular (C_i). Este analizador de gases permite hacer mediciones en tiempo real de los intercambios gaseosos en superficies foliares muy pequeñas (~2 cm²). Estas características hacen que el tiempo de retardo entre cada medición disminuya significativamente, lo que proporciona mayor control de las condiciones dentro de la cámara foliar (Long y Bernacchi, 2003). Es posible controlar desde la consola externa de la unidad las condiciones de humedad, temperatura, concentración de CO₂ y radiación fotosintéticamente activa dentro de la cámara y almacenar los parámetros para generar automáticamente curvas de respuestas y otros datos. Las respuestas fotosintéticas son cuantificadas con la finalidad de examinar las limitantes bioquímicas de la fotosíntesis y con la de detectar patrones y diferencias entre las especies a través de gradientes ambientales (Long & Bernacchi, 2003).

La asimilación de CO₂ está limitada por tres procesos: la actividad enzimática de la Rubisco, el transporte de electrones (RuBP) y el reciclaje de fosfato (Figura 6). Estas tres fases son representadas matemáticamente por el modelo de fotosíntesis desarrollado por Farquhar, von Caemmerer y Berry (1980). Este modelo ha sido ampliamente validado y permite entender cómo la bioquímica de la hoja y las condiciones ambientales combinan su influencia para determinar la tasa fotosintética de las plantas. El modelo, con algunas modificaciones, también permite investigar cómo la energía solar absorbida por la clorofila se reparte entre los procesos de la fotosíntesis y la fotorrespiración. Representa también una manera de integrar cuantitativamente las limitaciones bioquímicas y estomáticas de la fotosíntesis a través de la respuesta en la absorción de CO₂ en función de la fracción molar intercelular de CO₂ (A-C_i; Long & Bernacchi, 2003). Las curvas fotosintéticas A-C_i indican la respuesta de las plantas a diferentes concentraciones de CO₂ (Figura 6). Las curvas de respuesta A-C_i se determinan midiendo la asimilación neta (A) y la evapotranspiración (E) bajo diferentes concentraciones de CO₂ atmosférico durante un periodo determinado. A partir de las mediciones derivadas *in vivo* y utilizando los métodos estadísticos convencionales es posible estimar los parámetros que definen la curva fotosintética utilizando el modelo de fotosíntesis de Farquhar: la tasa máxima de fotosíntesis (A_{max}), la fotorrespiración (R_d), la velocidad máxima de carboxilación de la Rubisco (V_{c,max}) y la tasa máxima de transporte de electrones para la regeneración de la rubilosa 1,5-bifosfato (RuBP; J_{max}) entre otros (Figura 6).

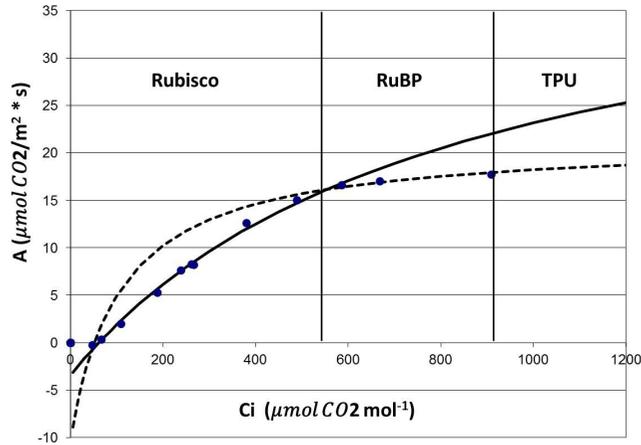


Figura 6. Respuesta fotosintética de una planta del sotobosque al incremento en CO_2 . Los datos experimentales (círculos sólidos) se obtuvieron a partir de mediciones realizadas con el analizador portable LI-6400. La asimilación fotosintética se estimó utilizando el modelo bioquímico fotosintético de Farquhar (1980) en función de si la Rubisco (línea continua) o la regeneración de RuBP (línea discontinua) actuaban como limitantes del proceso. Los parámetros utilizados fueron: $V_{c,max}=45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $J_{max}=94 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $R_d=-0.89 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. La fracción molar de CO_2 intercelular en la cual la fotosíntesis transita entre ser limitada por la Rubisco o por RuBP es de $555 \mu\text{mol mol}^{-1}$

3.2. Torres de eddy covariance: técnica para medir flujos de gases a escala de un ecosistema

Esta técnica es utilizada para cuantificar el balance anual de carbono de un ecosistema a través de los flujos verticales de gases (CO_2 y CH_4), calor (latente y sensible) y agua que son transportados por los torbellinos o *eddies* contenidos en el flujo de aire (Burba & Anderson, 2010). Los datos derivados de las torres eddy covariance han sido utilizados extensivamente en la calibración y validación de diversos modelos de clima global y de procesos biogeoquímicos (Valentini, 2003). Para entender adecuadamente ésta técnica es necesario explicar brevemente algunos principios generales. El movimiento de aire en el ecosistema puede ser visualizado como un flujo horizontal que contiene muchos torbellinos o *eddies* en rotación. Imaginemos ahora un escenario hipotético en el cual el flujo de aire contiene dos torbellinos en rotación, cada uno con una dirección y velocidad determinadas (Figura 7). En un primer momento (tiempo 1), el primer torbellino hipotético mueve una capa de aire hacia abajo a una determinada velocidad (w_1). En el mismo lugar pero al siguiente momento (tiempo 2), otro torbellino mueve una capa de aire hacia arriba a una determinada velocidad (w_2). Si sabemos cuántas moléculas se movieron arriba y cuántas abajo, es posible entonces calcular el flujo vertical en un punto y tiempo determinado. En términos matemáticos simples, el flujo vertical es igual al producto de la densidad del aire, la velocidad vertical del viento y la proporción de mezcla de gases en cuestión (Burba & Anderson, 2010).

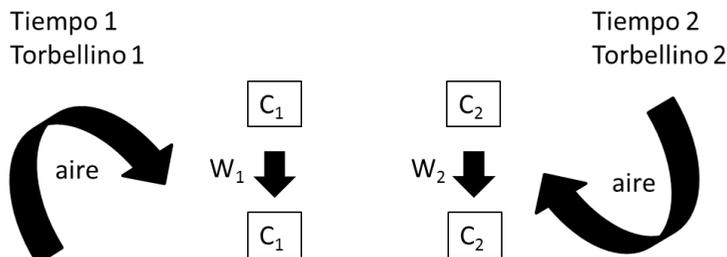


Figura 7. Diagrama representando dos torbellinos o eddies hipotéticos. En un primer momento (tiempo 1), el primer torbellino hipotético mueve una capa de aire hacia abajo a una determinada velocidad (w_1). En el mismo lugar pero al siguiente momento (tiempo 2), otro torbellino mueve una capa de aire hacia arriba a una determinada velocidad (w_2). Si sabemos entonces cuántas moléculas se movieron arriba y cuántas abajo, es posible entonces calcular el flujo vertical en un punto y tiempo determinado. Burba y Anderson (2010)

La implementación experimental de las torres eddy covariance requiere, en primera instancia, de la selección del lugar dónde ésta será instalada. Se recomienda que las torres sean instaladas en zonas planas y que su altura y posición sean óptimas para representar el área de interés y para capturar los vientos prevalecientes. El término en inglés “flux footprint” representa justamente el área detectada o “vista” por los instrumentos (Burba & Anderson, 2010). Las torres están provistas de instrumentos, sincronizados temporal y espacialmente, con una alta frecuencia de respuesta (i.e. 10 Hz y 20 Hz) y que capturan variaciones en los flujos verticales. Estos instrumentos deben disponerse de manera que no obstruyan el flujo de aire y la radiación solar. La instrumentación típica de una torre eddy covariance se compone de: un anemómetro, un analizador de gases infrarrojo y otros sensores adicionales como los termopares, así como un datalogger (Figura 8). Otros sensores pueden añadirse al sistema para personalizarse y adecuarlo a las necesidades del usuario. Existen en el mercado una gran variedad de anemómetros de calidad. Particularmente, el anemómetro sónico de tres dimensiones fabricado por Campbell Scientific está equipado con sensores que miden la velocidad del sonido en tres ejes no ortogonales. A partir de esta medida se obtienen la temperatura sónica y la velocidad vertical del viento, utilizada para el cálculo de flujos (Burba & Anderson, 2010). Por su parte, el analizador de gases, mide las fluctuaciones en la densidad de CO_2 y vapor de H_2O durante el día y la noche. El datalogger analiza, corrige y almacena la información capturada y enviada por los instrumentos. La capacidad de almacenamiento digital de los dataloggers y la gran producción de datos como resultado de la alta frecuencia de respuesta de los instrumentos, hacen posible la integración a escala anual del intercambio de CO_2 a nivel del ecosistema. En este sentido las mediciones directas de los flujos de CO_2 y vapor de agua derivadas de las torres eddy covariance, en combinación con otros estudios a nivel de ecosistema (e.g. análisis de isótopos estables), ofrecen la posibilidad de estimar, a largo plazo, la tasa de secuestro de carbono por los bosques y por las actividades de cambio de uso del suelo a una escala local y regional (Valentini, 2003).



Figura 8. Instrumentación típica de un sistema eddy covariance. El anemómetro sónico, el analizador de gases (sistema abierto y cerrado) y otros accesorios como los termopares. La elección de los diferentes tipos de accesorios depende de las necesidades del usuario. Burba y Anderson (2010)

La técnica de estimación del balance de carbono eddy covariance es cada más utilizada por la comunidad científica, que se ha dado a su vez la tarea de establecer más torres en distintos sitios de investigación. A lo largo de los últimos años, la integración de estas redes de torres ha permitido la creación de grupos internacionales como EUROFLUX, AMERIFLUX y ASIAFLUX. Los tres grupos forman parte de la red global FLUXNET (Figura 9) cuyo objetivo principal es el de cuantificar las diferencias espaciales y temporales del intercambio neto del ecosistema entre diversos sistemas naturales y a través de gradientes ambientales. La integración de estas redes ha permitido también examinar la influencia de la fenología, la sequía, la duración del periodo de crecimiento, la temperatura y otras variables ecológicas sobre el intercambio neto del ecosistema (Valentini, 2003).

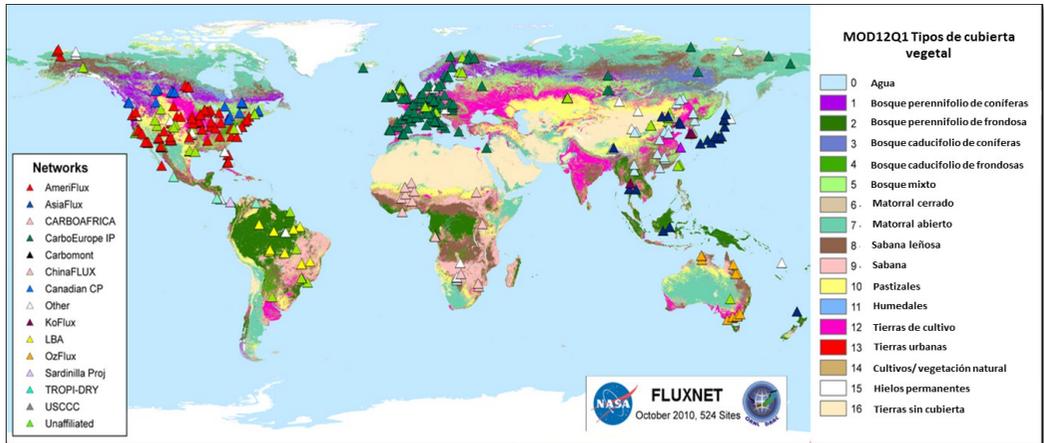


Figura 9. Red global FLUXNET. Se muestran los sitios experimentales localizados en diferentes tipos de cubiertas terrestres según la clasificación de MODIS. Fluxnet (2010) (<http://fluxnet.ornl.gov/maps-graphics>)

3.3. Isotopos estables para inferir flujos ecosistema-atmósfera

Existen dos tipos de isotopos estables de carbono, el ^{12}C y ^{13}C , que ocurren naturalmente en diferentes proporciones, siendo el primero el más abundante (98.9%). Los isótopos se encuentran distribuidos espacialmente de manera desigual y ésta distribución puede revelar información de los procesos físicos, químicos y metabólicos involucrados en el intercambio de CO_2 entre el ecosistema y la atmósfera. Las variaciones en el cociente isotópico ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) es consecuencia de los efectos isotópicos, es decir, de los procesos involucrados en la creación y destrucción de enlaces de carbono. La manera más directa y no destructiva de cuantificar la discriminación de isótopos (δ^{13}) de carbono es a través del análisis de la composición isotópica ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) utilizando un espectrómetro de masas. La discriminación isotópica (δ^{13}) se obtiene al medir la desviación isotópica de la muestra en cuestión con respecto a un nivel de referencia y multiplicar este valor por mil ($^0/_{00}$). El material de referencia que se utiliza en la determinación de la composición isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, es el carbono encontrado en un fósil de belemnita proveniente de la formación Pee Dee en Carolina del Sur (Farquhar, Ehleringer & Hubick, 1989). Las plantas C_3 tienen un δ^{13} de -28 y las plantas C_4 un valor medio de -14, ambas tienen menos ^{13}C que el que se encuentra en la belemnita estándar, lo que significa que hay una discriminación del ^{13}C durante la fotosíntesis (Taiz & Zeiger, 2010). La discriminación isotópica en contra del ^{13}C durante la reacción de carboxilación catalizada por la Rubisco, provoca que el CO_2 el aire se encuentre enriquecido de isotopos ^{13}C . La espectrometría de masas es utilizada también para estimar la composición isotópica de oxígeno $^{17}\text{O}/^{18}\text{O}$, lo que brinda información sobre los flujos de agua en el ecosistema. La evapotranspiración por ejemplo, enriquece a la atmósfera con ^{18}O . Diversos estudios ecológicos y fisiológicos utilizan la discriminación de isótopos de carbono y oxígeno como una herramienta que permite entender los intercambios de carbono y agua a la escala del ecosistema.

3.4. La teledetección y el balance de carbono

La teledetección es una herramienta fundamental para cubrir las necesidades de información territorial establecidas por el Protocolo de Kioto, ya que permite realizar el seguimiento y cuantificación de la biomasa vegetal, de los usos del suelo y de sus variaciones a nivel global (González-Alonso, Calles, Merino, Cuevas, García & Roldán, 2005). La teledetección se refiere al proceso de adquisición de información de un objeto o fenómeno, a pequeña o gran escala, utilizando instrumentos que no están en contacto directo con el objeto en estudio (González-Alonso et al., 2005). La teledetección infiere sobre el objeto en cuestión a través del estudio de cómo la radiación electromagnética producida por una fuente (natural o artificial), de la cual se conoce la distribución energética dentro del espectro electromagnético, sufre cambios en su distribución cuando interactúa con el objeto. Uno de los instrumentos científicos más importantes utilizado en la teledetección es el espectroradiómetro de imágenes de media resolución (MODIS, por sus siglas en inglés). MODIS provee medidas de la dinámica global incluyendo cambios en la cobertura vegetal, la temperatura de superficie, los sedimentos y fitoplancton del océano, las características de la nubosidad entre otras. Actualmente se encuentran en órbita dos MODIS, uno a bordo del satélite Terra y el otro a bordo de Aqua, lanzados por la NASA en 1999 y en 2002 respectivamente.

4. Cambio climático y la dinámica del carbono en los sistemas forestales

Todas las plantas requieren de dióxido de carbono, de agua y de radiación solar para llevar a cabo la fotosíntesis. De la radiación global que incide sobre la superficie vegetal sólo la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés) se encuentra disponible y es aprovechada por las plantas. Otros factores como la temperatura, la precipitación, la disponibilidad de nutrientes y la eficiencia en el uso del agua pueden limitar la productividad primaria neta en los sistemas forestales. La temperatura, por ejemplo, controla la tasa metabólica en las plantas lo que determina a su vez, la cantidad de fotosíntesis que pueda ocurrir. El agua, por su parte, es el principal componente químico de la mayoría de las células vegetales y su presencia es un requisito indispensable para la fotosíntesis. Las respuestas de las plantas a los cambios en estas variables son muy diversas y dependen principalmente de la distribución espacial de los factores que limitan la fotosíntesis (Boisvenue & Running, 2006).

La temperatura global en la superficie terrestre se ha incrementado en promedio 0.6°C durante los últimos cien años y se predice que continuará en aumento durante el siglo XXI. Las concentraciones de gases de efecto invernadero han seguido aumentando como resultado de las actividades humanas, principalmente de la quema de combustibles fósiles (IPCC, 2007). Alteraciones en la distribución, intensidad y frecuencia de las precipitaciones se han observado también para muchas regiones del mundo aunque de manera más variable que la temperatura. Por ejemplo, los bosques mediterráneos han estado sujetos durante las últimas décadas a una reducción en la precipitación (-20%) y a un aumento promedio en la temperatura (+1.8°C), mientras que en los bosques templados de coníferas del noroeste de Norteamérica se han reportado cambios en la temperatura (+0.8°C) y la precipitación (+14%) que exceden significativamente los valores promedio normales para la región (Boisvenue and Running, 2006; Beniston, 2013). Otros factores ambientales que también se han visto afectados son: la tasa de

incidencia de la radiación solar, la duración de la estación de crecimiento y los patrones de caída de nieve. Resulta lógico pensar que si las tendencias climáticas actuales continúan, se esperan observar respuestas fisiológicas que tendrán un impacto significativo sobre la productividad de los bosques. Se han utilizado modelos de clima global (GCM's, por sus siglas en inglés) para hacer proyecciones en las concentraciones futuras de CO₂ atmosférico, la temperatura, nubosidad y el régimen de precipitación bajo diferentes escenarios de emisiones sugeridos por el IPCC (2007). La mayoría de los modelos de clima global sugieren que las temperaturas globales seguirán subiendo, la frecuencia de los fenómenos climáticos extremos aumentará y las emisiones debidas a la quema de combustibles fósiles y la deforestación seguirán marcando las tendencias en las concentraciones de CO₂ atmosférico a lo largo del siglo XXI (IPCC, 2007). En este sentido, la productividad primaria neta, la dinámica del carbono en el suelo y el régimen de perturbaciones se espera sean afectados por cambios en el clima global (Melillo, McGuire, Kicklighter, Moore, Vorosmaty & Scloss, 1993).

Melillo et al. (1993) evaluaron cambios en la productividad primaria neta de los principales ecosistemas del mundo bajo diferentes escenarios climáticos futuros obtenidos a partir de modelos de clima global que incluían o no aumentos en la concentración de CO₂ atmosférico. Encontraron que las respuestas en la PPN difieren significativamente entre los diferentes tipos de vegetación y varían siguiendo un gradiente latitudinal. En general, una duplicación de la cantidad de CO₂ atmosférico incrementaría en 16.3% la productividad primaria neta global, siendo los bosques tropicales los que contribuirían con cerca de la mitad de éste incremento. Las respuestas en los bosques tropicales y en los ecosistemas de climas templados y secos están determinadas principalmente por cambios en la concentración en el CO₂, mientras que en los bosques boreales y húmedos, éstas repuestas reflejan el efecto combinado de la temperatura y la disponibilidad de nitrógeno.

Los suelos forestales también se verán afectados por cambios en la temperatura y en el régimen de la precipitación, ya que estos factores afectan a su vez la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo (MOS). Dos hipótesis científicas son usadas para predecir la dinámica de los almacenes de carbono en el suelo bajo diferentes escenarios de cambio climático. De acuerdo a la primera hipótesis (Figura 10a), la descomposición de la MOS se ve más estimulada por el incremento en la temperatura que la PPN. Como consecuencia se da una transferencia neta del carbono alojado en la MOS hacia la atmósfera lo que deriva en un mecanismo de retroalimentación positiva, es decir, la liberación de carbono del suelo y el subsecuente incremento de CO₂ atmosférico y de la temperatura. Sin embargo, existe un inhibidor a este mecanismo: el incremento en las concentraciones de nitrógeno como producto de una estimulada descomposición. Elevados niveles de nitrógeno en el suelo estimulan la PPN lo que potencialmente aumenta la entrada de carbono a través de la hojarasca y el recambio de raíces (rizodeposición), compensando de alguna forma las pérdidas de carbono de la MOS ocasionadas por la alta descomposición (Rodeghiero, Heinemeyer, Schrumph & Bellamy, 2010). La segunda hipótesis (Figura 10b), considera además, el efecto de la deposición de nitrógeno derivado de las actividades humanas (e.g. uso agrícola de fertilizantes y la combustión de los combustibles fósiles). Esta hipótesis considera el efecto positivo del nitrógeno sobre la PPN, pero también el efecto negativo que tiene éste último al disminuir el cociente C/N del material biológico reduciendo así la descomposición de la MOS. El resultado entonces es el incremento en el contenido de carbono en el suelo (Rodeghiero et al., 2010).

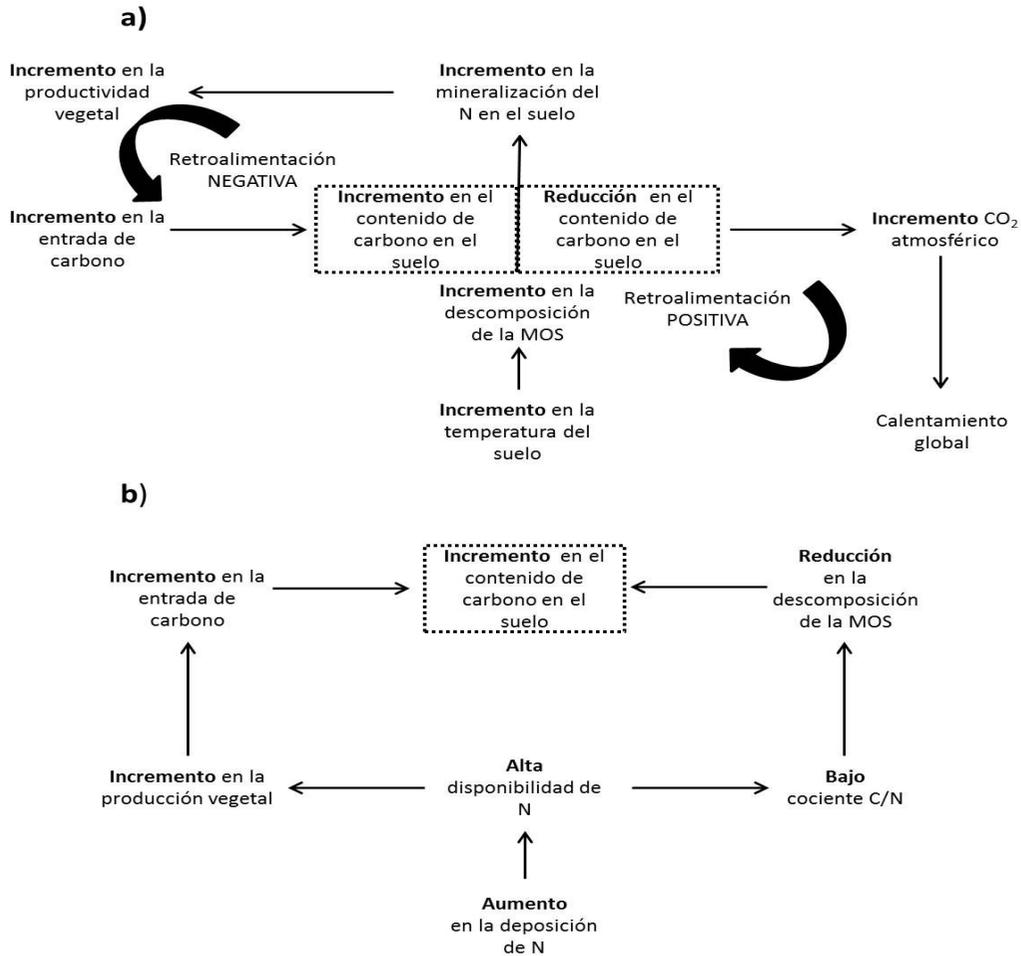


Figura 10. Efectos hipotéticos del cambio climático sobre la dinámica del carbono en el suelo como consecuencia del aumento del CO_2 atmosférico y la temperatura. a) Primera hipótesis, b) Segunda hipótesis. Rodeghiero et al. (2010)

Los cambios en la temperatura y en el régimen de precipitación proyectados para el futuro, afectarán también los regímenes de perturbación para la mayor parte de los ecosistemas. Por ejemplo, existe evidencia empírica que sugiere un incremento general en la frecuencia, la talla y la severidad de los incendios forestales para los bosques boreales del norte de Canadá (Bergeron, Flannigan, Gauthier, Leduc & Lefort, 2004), los bosques mediterráneos (Loepfe, Martinez-Vilalta, Piñol, 2012) y los bosques tropicales (Brodie, Post & Laurance, 2012). Se esperan también cambios en la tasa de reproducción e infestación de insectos y otros patógenos. Por ejemplo, de 1998 a 2011, más de 710 millones de metros cúbicos de pino de Lodgepole, en la provincia canadiense de la Columbia Británica, fueron atacados por los escarabajos de montaña (*Dendroctonus ponderosa*). Este volumen de madera representa cerca del 50% de todo el inventario comercial de pino a nivel provincial lo que representa claramente una amenaza grave para el manejo forestal sostenible (Murdock, Taylor, Flower, Mehlenbacher,

Montenegro, Zwiers et al., 2013). Un estudio llevado a cabo en Finlandia, evaluó la susceptibilidad de los bosques boreales al daño provocado por los vientos bajo diferentes escenarios de cambio climático utilizando un modelo de tipo mecanístico. Los resultados de simulación indican un incremento en la frecuencia de vientos fuertes en comparación con los valores actuales. Las pérdidas económicas ocasionadas por el viento son importantes, por ejemplo, entre 1990 y 1999 un total de 100 a 175 millones de metros cúbicos de madera se perdieron durante las tormentas de invierno en toda Europa (Peltola, Ikonen, Gregow, Strandman, Kilpelainen, Venalainen et al., 2010).

Se vuelve imperativo entonces conocer la vulnerabilidad de los ecosistemas terrestres y los impactos actuales y futuros del cambio climático con la finalidad de poner en práctica adecuadas medidas de mitigación. Los modelos de simulación de la dinámica del carbono son una herramienta para responder a estas preguntas. Su uso permite además detectar las principales incertidumbres relacionadas con las proyecciones de clima global. Las incertidumbres relacionadas con las proyecciones futuras del balance de carbono son resultado de diferentes fuentes, siendo el tipo de modelo una de ellas. Los modelos de clima global generan diferentes estimaciones de secuestro de carbono como respuesta directa a la manera en que éstos representan los procesos involucrados (Ahlström et al., 2012). En este sentido, los modelos de simulación tienen la capacidad de integrar, cuantitativamente, esta incertidumbre con la finalidad de hacer más exactas las predicciones futuras.

Referencias

- Ahlström, A., Schurgers, G., Arneeth, A., & Smith, B. (2012). Robustness and uncertainty in terrestrial ecosystem carbon response to CMIP5. *Environmental Research Letters*, 7, 1-10.
<http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/7/4/044008>
- Archer, D. (2010). *The Global Carbon Cycle*. Princeton University Press, Oxfordshire, Reino Unido.
- Beniston, M. (2013). Exploring the behaviour of atmospheric temperatures under dry conditions in Europe: evolution since the mid-20th century and projections for the end of the 21st century. *International Journal of Climatology*, 33, 457-462. <http://dx.doi.org/10.1002/joc.3436>
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A., & Lefort, P. (2004). Past, Current and Future Fire Frequency in the Canadian Boreal Forest: Implications for Sustainable Forest Management. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33, 356-360.
- Boisvenue, C., & Running, S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity-evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12, 1-21.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x>
- Bona, K.A., Fyles, J.W., Shaw, C., & Kurz, W.A. (2013). Are mosses required to accurately predict upland black spruce forest soil carbon in national-scale forest C accounting models?. *Ecosystems*. Doi: 10.1007/s10021-013-9668-x. <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-013-9668-x>

Brickley, R.S., Miller, P.R., Turk, P.J., Paustian, K., Keck, T., & Nielsen, G.A. 2007. Sensitivity of the Century model to scale-related soil texture variability. *Soil Science Society of America Journal*, 71, 784-792. <http://dx.doi.org/10.2136/sssaj2006.0168>

Brodie, J., Post, E., & Laurance, W.F. (2012). Climate change and tropical biodiversity: a new focus. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 145-150. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.008>

Burba, G., & Anderson, D. (2010). *A Brief Practical Guide to Eddy Covariance Flux Measurements: Principles and Workflow Examples for scientific and Industrial Applications*. LI-COR Biosciences, Lincoln, EUA.

Dixon, R.X., Brown, S., Houghton, R.A., Solomon, A.M., Trexler, M.C., & Wisniewski, J. (1994). Carbon pools and fluxes of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185-190. <http://dx.doi.org/10.1126/science.263.5144.185>

Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., & Hubick, K.T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 503-537. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443>

Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., & Berry, J.A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78-90. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00386231>

Fluxnet (2010). *FLUXNET Networks and Land Cover*. Oak Ridge National Lab. Disponible en: www.fluxnet.ornl.gov/maps-graphics.

González-Alonso, F., Calles, A., Merino, S., Cuevas, J.M., García, S., & Roldán, A. (2005). Teledetección y sumideros de carbono. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 19, 117-121.

Gorte, R.W. (2010). Carbon Sequestration in Forests. En: Carnell R (ed.), *The Role of Forests in Carbon Capture and Climate Change*. Nueva York, EUA: Nova Science Publishers. 53-76.

Gorte, R.W., & Ramseur, J.L. (2010). Forest Carbon Markets: Potential and Drawbacks. En: Carnell R (ed.), *The Role of Forests in Carbon Capture and Climate Change*. Nueva York, EUA: Nova Science Publishers. , 53-76.

IPCC. (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report. A Contribution of working groups I, II, and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.

Jaramillo, V.J. (2007). *El ciclo global de carbono*. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, México. Disponible en: www2.ine.gob.mx/publicaciones/libros/437/jaramillo.html.

Jørgensen, S.E., & Fath, B.D. (2011). *Fundamentals of Ecological Modelling. Applications in Environmental Management and Research*. Oxford, Reino Unido: Elsevier Science.

- Kimmins, J.P., Maily, D., & Seely, B. (1999). Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in FORECAST. *Ecological Modelling*, 122, 195-224. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00138-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00138-6)
- Kurz, W.A., Dymon, C.C., White, T.M., Stinson, G., Shaw, C.H., Rampley, G.J., et al. (2009). CBM-CFS3: A model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC stands. *Ecological Modelling*, 229, 480-504. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.10.018>
- Lo, Y-H, Blanco, J.A., Kimmins, J.P.H., Seely, B., & Welham, C. (2011). Linking Climate Change and Forest Ecophysiology to Project Future Trends in Tree Growth: A Review of Forest Models. En: Blanco JA, Kheradmand H. (eds.), *Climate Change-Research and Technology for Adaptation and Mitigation*. InTech. 63-86.
- Loepfe, L., Martinez-Vilalta, J., Piñol, J. (2012). Management alternatives to offset climate change effects on Mediterranean fire regimes in NE Spain. *Climatic Change*, 115, 693-707. <http://dx.doi.org/10.1007/s10584-012-0488-3>
- Long, S.P., & Bernacchi, C.J. (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 54, 2393-2401. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erg262>
- Lorenz, K., & Lal, R. (2010). *Carbon sequestration in Forest Ecosystems*. Heidelberg, Alemania: Springer. <http://dx.doi.org/10.1007/978-90-481-3266-9>
- Melillo, J.M., McGuire, A.D., Kicklighter, D.W., Moore, B. III, Vorosmaty, C.J., & Scloss, A.L. (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363, 234-240. <http://dx.doi.org/10.1038/363234a0>
- Mladenoff, D.J. (2004). LANDIS and forest landscape models. *Ecological Modelling*, 180, 7-19. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.03.016>
- Murdock, T.Q., Taylor, S.W., Flower, A., Mehlenbacher, A., Montenegro, A., Zwiers, F.W., et al. (2013). Pest outbreak distribution and forest management impacts in a changing climate in British Columbia. *Environmental Science and Policy*, 26, 75-89. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envsci.2012.07.026>
- Parton, W.J.R., McKeown, R., Kirchner, V., & Ojima, D. (1992). *CENTURY User's Manual*. Fort Collins, Colorado, EUA: Colorado State University, NREL Publication.
- Peltola, H., Ikonen, V.P., Gregow, H., Strandman, H., Kilpelainen, A., Venalainen, A., et al. (2010). Impacts of climate change on timber production and regional risks of wind-induced damage to forests in Finland. *Forest Ecology and Management*, 260, 833-845. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.001>
- Rodeghiero, M., Heinemeyer, A., Schrumpf, M., & Bellamy, P. (2010). Determination of soil carbon stocks and changes. En: Kutsch W, Bahn M, Heinemeyer A (eds.), *Soil Carbon Dynamics. An Integrated Methodology*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press. 49-75.

Running, S.W., Gower, S. (1991). FOREST-BGC, A general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiology*, 9, 161-172. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/9.1-2.147>

Scheller, R.M., & Mladenoff, D.J. (2004). A forest growth and biomass module for a landscape simulation model, LANDIS: design, validation, and application. *Ecological Modelling*, 180, 211-229. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.01.022>

Schelhaas, M.J., van Esch, P.W., Groen, T.A., de Jong, B.H.J., Kanninen, M., Liski, J., et al. (2004). *CO2FIX V3.1-A modelling framework for quantifying carbon sequestration in forest ecosystems*. Wageningen, Alterra.

Disponible en: http://www.efi.int/projects/casfor/downloads/co2fix3_1_description.pdf.

Taiz, L., & Zeiger, E. (2010). *Plant Physiology*. Massachusetts, EUA: Sinauer Associates, Sunderland.

Throop, H.L., Holland, E.A., Parton, W., Ojima, D.S., & Keough, C.A. (2004). Effects of nitrogen deposition and insect herbivory on patterns of ecosystem-level carbon and nitrogen dynamics: results from the CENTURY model. *Global Change Biology*, 10, 1092-1105.

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00791.x>

Trumbore, S.E. (1993). Comparison of carbon dynamics in tropical and temperate soils using radiocarbon measurements. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 275-290.

<http://dx.doi.org/10.1029/93GB00468>

Valentini, R. (2003). EUROFLUX: An Integrated Network for Studying the Long-Term Responses of Biospheric Exchanges of Carbon, Water, and Energy of European Forests. En: Valentini R (eds.), *Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests*. *Ecological Studies* 163, 1-8. Heidelberg, Alemania: Springer. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-05171-9_1

Waring, R.H., Running SW. 2007. *Forest ecosystems: analyses at multiple scales*. Oxford, Reino Unido: Elsevier Science.

Xi, W., Coulson, R.N., Birt, A.G., Shang, Z.B., Waldron, J., Lafon CW, et al. (2009). Review of forest landscape models: Types, methods, development and applications. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 69-78. <http://dx.doi.org/10.1016/j.chnaes.2009.01.001>

Zagal, E., Rodriguez, N., Vidal, I., & Flores, A.B. (2002). La fracción liviana de la materia orgánica de un suelo volcánico bajo distinto manejo agronómico como índice de cambios de la materia orgánica lábil. *Agricultura Técnica*, 62, 284-296.

<http://dx.doi.org/10.4067/S0365-28072002000200011>

Zavala, M.A., Urbieta, I.R., Bravo, R., & Angulo, Ó. (2005). Modelos de proceso de la producción y dinámica del bosque mediterráneo. *Investigación agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14, 482-496.