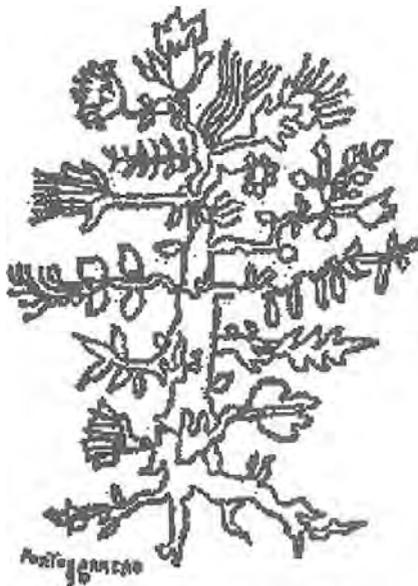
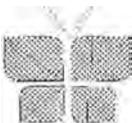


ACTA BOTANICA CUBANA



No. 137

30 de diciembre de 1999



INSTITUTO DE ECOLOGÍA Y SISTEMÁTICA

Simulación del funcionamiento de un bosque siempreverde y de la dinámica del carbono basado en un modelo de producción de materia seca*

Hermen FERRÁS**, Francisco I.ÓPEZ***, Francisco ACOSTA***,
Ana MARTELL** y Avelino G. SUÁREZ**

ABSTRACT. A microcomputer model to simulate the functioning of tropical evergreen forest was elaborated. To reach this goal were modified and adapted rainforest simulation models. As result of the modeling we obtained that the tropical forest overtakes rapidly the optimal value of biomass, keeping after that around it. On the other hand, the augmentation of the atmospheric CO₂ concentration produces the increase of the ecosystem's primary production and the growth of it's total biomass.

KEY WORDS. Carbon dynamics, dry matter production, microcomputer model, evergreen forest.

INTRODUCCIÓN

El objetivo del presente trabajo es el establecimiento de un modelo dinámico de funcionamiento de un ecosistema de bosque tropical siempreverde, basado en los procesos de producción de materia seca. Para ello se realizó la modificación de los modelos propuestos por Oikawa (1985, 1993) y su adaptación a las condiciones de los bosques siempreverdes (BSV) de Cuba (Sierra del Rosario), los cuales tienen menor productividad y mayor estacionalidad, que los bosques lluviosos tropicales estudiados por este autor. Entre otros aspectos se incluye la influencia en la producción primaria de la humedad ambiente. Además se incluye la variación de la fijación del carbono atmosférico a través de la fotosíntesis utilizando las ideas propuestas por Bossel (1996) para modelos de plantaciones forestales.

A diferencia de los modelos anteriormente citados, el propuesto se basa en la Teoría de Dinámica de Sistemas de Forrester, modificada por Aracil (1986) y Martínez y Requena (1986). El modelo utilizado está formado por cuatro compartimentos funcionales o variables de estado: el follaje o biomasa fotosintetizadora, las partes leñosas (tronco y ramas), las raíces y la necromasa del suelo. Estos componentes están relacionados funcionalmente por procesos como la fotosíntesis, la respiración y la descomposición de la hojarasca. El esquema dinámico utilizado por nosotros aparece en la Fig. 1.

Los ecosistemas de bosque, en especial los tropicales, se caracterizan por una acumulación masiva de material orgánico. Por ejemplo, se han observado valores de biomasa de más de 500 ton/ha incluyendo la necromasa del suelo en la reserva de Pasoh, Malasia contin

*Manuscrito aprobado el 15 de septiembre de 1998.

**Instituto de Ecología y Sistemática, Apartado 8029, C.P. 10800, La Habana, Cuba

***Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España.

Para los ecosistemas de bosque cubanos, más estacionales, se han obtenido resultados más modestos, pero que no dejan de ser importantes: 453 ton/ha según Menéndez *et al.* (1988). Estas cantidades tan grandes de materia orgánica son originadas por la producción primaria y el crecimiento de los árboles del bosque. En consecuencia, las propiedades dinámicas del ecosistema de bosque se reconstruyen usando modelos de producción basados en las características fisiológicas (fotosíntesis, respiración) de los individuos que lo forman. La modificación de algunas variables externas incluidas en el modelo nos posibilitará la predicción de su efecto sobre el ecosistema.

El modelo de simulación descrito a continuación trabaja con ecosistemas de bosque siempre-verde, pues creemos que este tiene los mejores rendimientos posibles de una comunidad vegetal en la zona, donde un clima favorable con temperaturas altas, lluvias abundantes y alta radiación solar favorecen el crecimiento de las plantas superiores durante todo el año. Afortunadamente gran cantidad de los datos necesarios para una investigación integral del ecosistema, fue obtenida en los bosques de Sierra del Rosario por Herrera *et al.* (1988).

MATERIALES Y MÉTODOS

El modelo desarrollado aquí simula las propiedades dinámicas de un ecosistema de bosque. El mismo está basado en el modelo conceptual propuesto por Shinozaki (1968). La biomasa viva es descrita en términos de fitomasa del bosque contenida en tres compartimentos: F, el follaje activo asimilador de CO₂ de la atmósfera a través de la fotosíntesis; C, partes leñosas, compuestas por el tronco y las ramas no verdes y U, la parte subterránea de las raíces. La biomasa animal y su actividad consumidora se consideran insignificantes en este modelo. La biomasa muerta en el suelo es descrita por el compartimento M. Estos compartimentos se pueden asumir como un sistema cerrado en su conjunto.

La entrada del ecosistema es la fijación fotosintética del CO₂ atmosférico como producción primaria bruta P_g, que es la fuerza motriz del sistema en la Fig. 1. Se puede calcular el valor anual de P_g (ton/ha/año) en un bosque tropical usando la fórmula de Kuroiwa (1966), ya que las regiones tropicales tienen pequeñas variaciones en las condiciones ambientales como la luz y la temperatura.

$$P_g(A) = \frac{2Dp_{max}GK}{K} \left[\ln \left(1 + \frac{K\beta I_{0,max}}{p_{max}} \right) - \ln \left(1 + \frac{K\beta I_{0,max} e^{-KA}}{p_{max}} \right) \right] \quad (1)$$

donde A es el índice de área foliar (LAI), G es el periodo de crecimiento en días, D es la duración del día en horas, I_{0,max} es la intensidad de luz máxima (klux), p_{max} es la tasa de fotosíntesis saturada para la luz por unidad de área (mg CO₂/dm²/h), β es la pendiente inicial de la

relación luz - fotosíntesis ($\text{mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{h}/\text{klux}$), K es el coeficiente de atenuación de la luz por el follaje, y κ es la constante de conversión de CO_2 asimilado por la fotosíntesis a materia seca sintetizada ($\kappa=0.6$). El valor de p_{max} aumenta en proporción a la concentración de CO_2 en el aire (C_a) de la forma:

$$p_{\text{max}} = (C_a/300) \cdot p_0 \cdot C_{\text{est}} \quad (2)$$

donde p_0 es la tasa fotosintética de saturación para $C_a=300\mu\text{l/l}$. C_{est} es un coeficiente de estacionalidad introducido por nosotros en este modelo. El mismo refleja la variación de la efectividad de fijación fotosintética de la planta bajo los efectos de estrés hídrico.

C_{est} se definió de la siguiente manera: Suponemos que el mes más lluvioso (junio), nuestro sistema alcanza un máximo de crecimiento producto de la fotosíntesis que puede ser considerado como óptimo. Suponiendo que el crecimiento es proporcional a la humedad disponible para el sistema, podemos obtener para cada mes, que proporción del máximo le corresponde al crecimiento. Promediando esos valores obtenemos un número que siempre tendrá valores entre cero y uno. Para los bosques de la Sierra del Rosario este el valor de este factor (C_{est}) es de 0.75. La producción excedente P_s , la producción primaria neta P_n y la producción neta del ecosistema E_n , se expresan como:

$$P_s(A) = P_g(A) - R_f(A) \quad (3)$$

$$P_n(A) = P_s(A) - R_c(W_c) - R_u(W_u) \quad (4)$$

$$E_n(A) = P_n(A) - R_m(W_m) \quad (5)$$

Los símbolos R representan los flujos de carbono en forma de CO_2 por respiración desde los compartimentos F , C , U y M que se calculan por las fórmulas:

$$R_f(A) = 0.001 \cdot 24 \cdot G \cdot \kappa \cdot r_A \cdot A \quad (6)$$

$$R_c(A) = 0.001 \cdot 24 \cdot G \cdot \kappa \cdot r_C \cdot W_c \quad (7)$$

$$R_u(A) = 0.001 \cdot 24 \cdot G \cdot \kappa \cdot r_U \cdot W_u \quad (8)$$

$$R_m(A) = 0.001 \cdot 24 \cdot G \cdot \kappa \cdot r_M \cdot W_m \quad (9)$$

donde cada r representa las tasas de respiración por unidad de masa por hora para cada compartimento, r_A se representa en $\text{mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$ y el resto en $\text{mg CO}_2/\text{g}/\text{h}$. La multiplicación por 0.001 y 24 y por las constantes κ y G convierte estos valores a $\text{ton}/\text{ha}/\text{año}$. Otras variables significantes son la respiración total de la planta R_p y la respiración del suelo R_s que se definen como:

$$R_p = R_f(A) + R_c(W_c) + R_u(W_u) \quad (10)$$

$$R_s = R_u(W_u) + R_m(W_m) \quad (11)$$

El índice de área foliar óptimo A_{opt} en el cual ocurre el balance entre la fijación y la respiración se obtiene por la fórmula:

$$A_{opt} = \frac{1}{K} \ln \left(\frac{K \beta I_{o,max}}{P_{max} \left[\frac{P_{max} D}{P_{max} D - 24 r_A} - 1 \right]} \right) \quad (12)$$

Los incrementos de nuevo follaje N_F , nuevas partes leñosas N_C y nuevas raíces N_U como resultado de la repartición de la producción primaria neta P_n se pueden expresar como:

$$N_F = \alpha_F \cdot P_n(A) \quad (13)$$

$$N_C = \alpha_C \cdot P_n(A) \quad (14)$$

$$N_U = \alpha_U \cdot P_n(A) \quad (15)$$

donde α representa la proporción de materia orgánica que se distribuye en los diferentes compartimentos ($\alpha_F + \alpha_C + \alpha_U = 1$). Asumiendo que el área foliar es proporcional a su peso, el incremento del índice de área foliar N_A se puede calcular mediante:

$$N_A = 0.01 \cdot \sigma \cdot N_F \quad (16)$$

donde σ representa el área foliar específica (SLA) en cm^2/g .

El decremento del follaje L_F , de las partes leñosas L_C y de las raíces L_U debido a la caída (muerte) de parte de la biomasa se expresa como:

$$L_F = W_{Fn} \quad (17)$$

$$L_C = \lambda_C \cdot W_C \quad (18)$$

$$L_U = \lambda_U \cdot W_U \quad (19)$$

donde W_{Fn} representa la cantidad de hojas que funcionan durante “n” años, es decir que tienen una longevidad de “n” años y λ_C , λ_U representan la mortalidad anual de las partes leñosas y raíces respectivamente. La suma de estas tres muertes es igual a la entrada del compartimento de suelo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La dinámica del carbono del ecosistema se reprodujo exitosamente en este modelo. Para obtener la dinámica del sistema después de un siglo se ejecuta 100 veces el ciclo. Los parámetros utilizados tienen los siguientes valores: $p_o=14$, $r_A=0.6 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$, (tomados de Kira, 1982) y $\sigma=150 \text{ cm}^2/\text{g}$ (Menéndez, 1988).

En la Fig. 2, se representa la variación de la fitomasa de cada compartimento y los flujos de carbono entre estos. Todos los compartimentos, con excepción de la biomasa foliar, se incrementan con el tiempo monótonamente y alcanzan un nivel de equilibrio después de los treinta años. La biomasa foliar, en cambio, crece hasta un máximo rápidamente en cinco años, para después disminuir hasta un valor asintótico oscilando con un período de dos años aproximadamente. Esta oscilación de la biomasa del follaje provoca a su vez la variación periódica de la iluminación relativa bajo el follaje (RI) y de los flujos de carbono como P_g , P_o y L_F .

Este fenómeno oscilatorio de la biomasa del follaje puede ser explicado como resultado de la interacción entre la cantidad de hojas, la producción y el crecimiento. Como el LAI crece rápidamente en el período inicial de crecimiento del bosque, sobrepasa el óptimo en pocos años. Este aumento de la sombra reduce la producción primaria neta del próximo año. Como resultado A regresa de nuevo a la vecindad de su óptimo, esto implica un nuevo crecimiento para la restauración de la producción neta a los dos años, y así sucesivamente. Las fitomasas de las partes leñosas y raíces crece monótonamente con el tiempo, por lo que sus tasas de respiración también crecen. Como consecuencia, este aumento de la respiración provoca una disminución de la productividad primaria neta y la producción de hojas.

Estos resultados concuerdan con las observaciones hechas en diferentes tipos de bosques que confirman que la biomasa de hojas máxima se alcanza en el bosque a edades relativamente pequeñas. Por ejemplo, en un bosque de abetos en el monte Shimagare, Japón (Oshima *et al.*, 1958) y en una plantación de pino en Inglaterra (Ovington, 1957). Semejante tendencia se ha observado para la producción primaria neta, por ejemplo, en bosques de abetos (Tadaki y Hatiya, 1968), en una plantación de *Fagus* (Moller *et al.*, 1954) y una plantación de pinos (Hatiya y Tochiaki, 1968). Todos estos resultados se corresponden cualitativamente con las predicciones de este modelo.

No solo las tendencias cualitativas, sino los resultados cuantitativos se han reproducido con bastante fidelidad en la presente simulación. Como muestran la Tabla 1, los valores estacionarios de las principales variables estudiadas se acercan considerablemente a las mediciones de campo en el bosque de Sierra del Rosario, con excepción del LAI, que es mayor en el modelo que en el campo.

Otro resultado de este trabajo fue la simulación de la dinámica de la biomasa viva total, para diferentes valores de concentración de CO_2 atmosférico (Fig. 3). Esta simulación se realizó con el objetivo de observar la influencia del aumento del CO_2 atmosférico en la fijación de Carbono por el ecosistema y en la biomasa del mismo. Un aumento al doble de la concentración lleva a un aumento de la biomasa de 40% (de 372 a 522 ton/ha). Un aumento de la concentración de CO_2 al triple provoca a su vez un crecimiento del 64%.

Por otro lado se realizó la simulación para un entorno en el que la concentración de CO_2 , a partir de un momento dado, en el que el bosque ya ha alcanzado una estabilidad en su biomasa, aumenta linealmente durante 100 años hasta alcanzar el doble. El gráfico de esta simulación se observa en la Fig. 4. La misma corrobora el resultado anterior, obteniéndose valores para la biomasa viva total de 372 y 514 ton/ha para el estado de equilibrio funcional inicial (año 100) y el final de la simulación. (Incremento del 38%).

CONCLUSIONES

- Nuestro modelo simula con bastante fidelidad los valores de las principales variables funcionales estudiados. Esto nos permite asegurar que el mismo modela con suficiente exactitud el comportamiento de los parámetros de crecimiento vegetativo del bosque.

- El incremento de la concentración de CO₂ en el aire, lleva a un incremento de la producción primaria y por consiguiente, de la biomasa total del bosque.

- En un bosque maduro, en estado de equilibrio funcional, el incremento de la concentración de CO₂ lleva a la desestabilización del sistema, el cual busca de un nuevo estado de equilibrio caracterizado por un aumento de la biomasa del mismo.

Agradecimientos. Agradecemos encarecidamente a la Doctora Nancy E. Ricardo Nápoles, del Instituto de Ecología y Sistemática, por su apoyo y el interés mostrado en este trabajo. A nuestro amigo Lic. Pascual Limón, por su ayuda en momentos cruciales y por las ideas que siempre nos brindó para la realización de este y otros trabajos. Además queremos agradecer a la Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI) por su ayuda financiera para la realización de este proyecto.

REFERENCIAS

- Aracil, J. 1986: *Introducción a la dinámica de sistemas*. Alianza Editorial, Madrid. 354 pp.
- Bossel, H. 1996: Treedyn3 forest simulation model. *Ecol. Modelling*, 90: 187- 227.
- Hatiya, K. y Tochiaki. 1968: Analysis of growth in stands of *Pinus densiflora* of high density: relationships between growth and age. *Abstract 79th Meet. Jap. For. Soc.* p. 31-32. (En Oikawa, 1985)
- Herrera, R. A., L. Menéndez, M. E. Rodríguez y E. E. García (eds.) 1988: *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N° 1, 1974- 1985*. ROSTLAC UNESCO. Montevideo. Uruguay. 760 pp.
- Kira, T. 1982: Primary production and carbon cycling in a primeval lowland rainforest of peninsular Malaysia. *Internat. Workshop on Special Problems in Physiol. Invest. of Tree Crops. 26 August 1982*, Kottayam, India.
- Kuroiwa, S. 1966: Dry matter production of plants. En: *A series of Modern Biology Vol. 9, Ecology and Evolution*. 71-100. Iwanami Shoten, Tokyo (En Oikawa, 1985).
- Martínez, S. y A. Requena. 1986: *Dinámica de sistemas. 2. Modelos*. Alianza Editorial, Madrid. 295 pp.
- Menéndez, L. 1988: Dinámica de la producción de hojarasca. En: Herrera, R. A.; L. Menéndez, M. E. Rodríguez y E. E. García (eds.) *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N° 1, 1974- 1985*. 9: 213- 242. ROSTLAC UNESCO. Montevideo. Uruguay.

- Menéndez, L., E. E. García, R. A. Herrera, M. E. Rodríguez, y J. A. Bastart. 1988: Estructura y productividad del bosque siempreverde medio de la Sierra del Rosario. En: Herrera, R. A.; L. Menéndez, M. E. Rodríguez y E. E. García (eds.) *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba. Proyecto MAB N° 1, 1974- 1985*. 8: 151- 212. ROSTLAC UNESCO. Montevideo. Uruguay.
- Moller, C. M., D. Muller y J. Nielsen. 1954: Graphic presentation of dry matter production of Europe beech. *Det. Forstl. Denmark* 21: 327-335
- Oikawa, T. 1985: Simulation of forest carbon dynamics based on a dry matter production model. I: fundamental model structure of a tropical rainforest ecosystem. *Bot. Mag. Tokyo* 98: 225-238.
- Oikawa, T. 1993: Comparison of ecological characteristics between forest and grassland ecosystems based on a dry-matter production model. *J. Environ. Sci.* 7: 67-78.
- Oshima, Y., M. H. Kimura Iwaki y S. Kuroiwa. 1958: Ecological and Physiological studies on vegetation of Mt. Shimagare I. *Bot. Mag. Tokyo* 71: 289-301. (En Oikawa, 1985)
- Ovington, J. D. 1957: Dry matter production by *Pinus silvestris* L. *Ann. Not. N.S.* 21: 289-314. (En Oikawa, 1985)
- Shinozaki, K. 1968: A model of matter cycling in a soil- vegetation system. *JIBP-PT-F* 41: 85-89. (En Oikawa, 1985)
- Tadaki, Y. y K. Hatiya. 1968: *Forest ecosystems and their productivity*. Ringyo Kagaku Gizitu Sinkosyo, Tokyo. (En Oikawa, 1985)

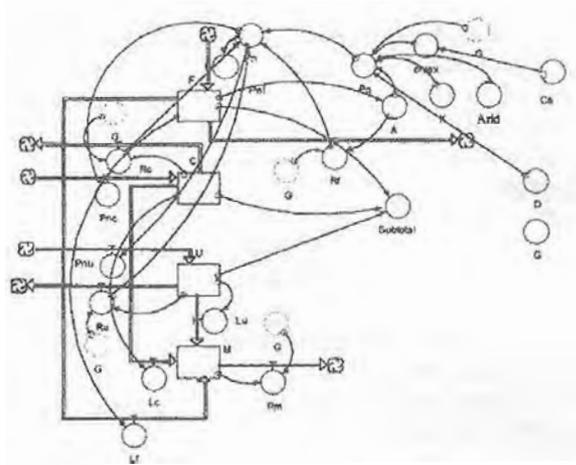


Fig. 1 Esquema dinámico del modelo utilizado. F- Biomasa fotosintetizadora, C- Biomasa leñosa, U- Biomasa de raíces, M- Necromasa, Ca- Concentración de CO₂ en el aire, p_{max} - Tasa de fotosíntesis de una hoja bajo saturación de luz, K- Coeficiente de atenuación de la luz, A- Índice de área foliar (LAI), G- Periodo anual de crecimiento, D- Duración del día, P_g - Producción primaria bruta, P_n - Producción primaria neta, P_{af} - Incremento del follaje, P_{nc} - Incremento de la biomasa leñosa, P_{nr} - Incremento de la biomasa de raíces. R_f - Respiración del follaje, R_c - Respiración de las partes leñosas, R_u - Respiración de las raíces, R_m - Descomposición de la necromasa, L_f - Muerte de follaje, L_c - Muerte de partes leñosas, L_u - Muerte de raíces.

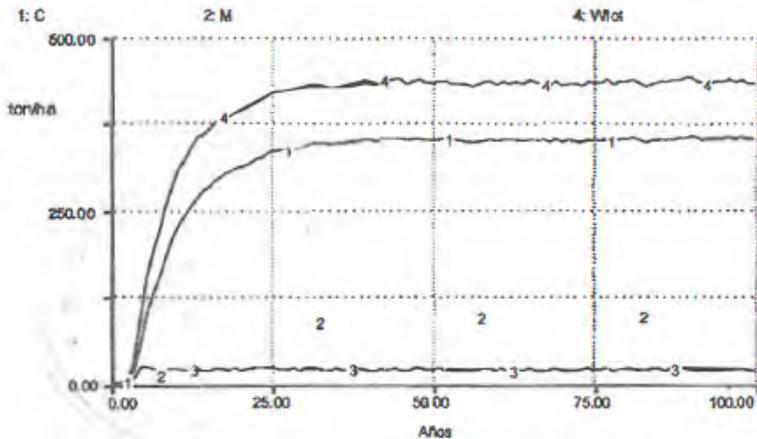


Fig. 2. Dinámica de los diferentes componentes de la biomasa del sistema. C- Biomasa de partes leñosas, M- Necromasa, F- Biomasa del follaje, W tot- Biomasa viva total (C+U+F).

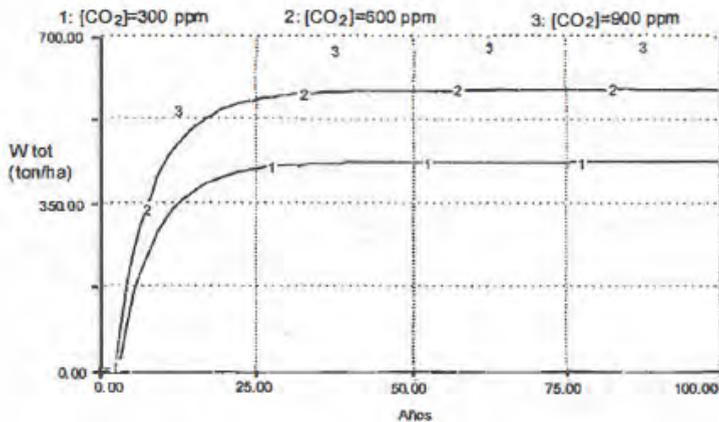


Fig. 3. Dinámica temporal de la biomasa viva total W_{tot} para diferentes valores de concentración de CO_2 . Como se puede observar, al aumentar la concentración al doble se alcanza un incremento de la biomasa, producto de la actividad fotosintética.

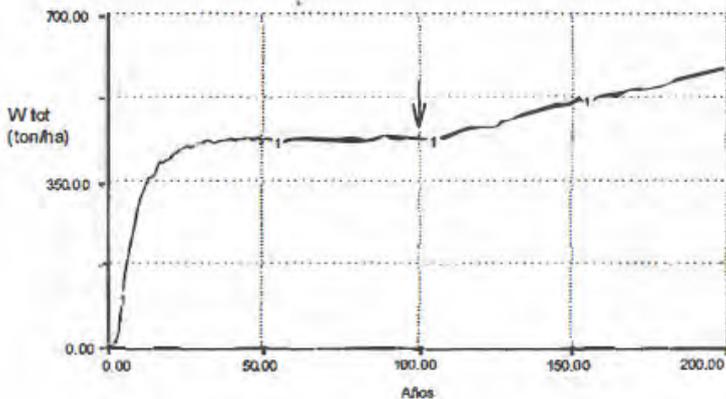


Fig. 4. Evolución en el tiempo de la variable W_{tot} (Biomasa viva total del ecosistema). Los primeros 100 años existe una concentración de CO_2 en al atmósfera de $300\mu\text{l/l}$. A partir del año 101 comienza un crecimiento lineal de la concentración de CO_2 , producto al cual crece también la biomasa total del sistema, al aumentar la fijación fotosintética.

Tabla 1. Comparación entre los resultados obtenidos por el modelo propuesto y los datos de campo presentes en Herrera, 1988. W_F , W_C , W_U y W_M son respectivamente la biomasa de hojas, tallo y raíces y la necromasa. W_{tot} y E_{tot} son la fitomasa viva y la biomasa total del ecosistema. LAI es el Índice de área foliar. Todos los valores de biomasa se expresan en toneladas por hectárea. El Índice de área foliar es adimensional.

	W_F	W_C	W_U	W_M	W_{tot}	E_{tot}	LAI
Datos de campo	6.84	257	67	97	341	453	8.45
Resultados del modelo	14.6	301	56	81	372	453	13

Anexo 1. Lista de símbolos, su definición y unidades.

Símbolo	Definición	Unidad
G	Período anual de crecimiento	días
$I_{n_{max}}$	Intensidad máxima de luz sobre el follaje al mediodía	klux
D	Duración del día	hora
C_a	Concentración de CO ₂ en el aire	micro/l
RI	Iluminación relativa bajo el follaje	%
K	Coefficiente de atenuación de la luz	-
κ	Factor de conversión de CO ₂ a carbohidrato	g peso/g CO ₂
p_{max}	Tasa de fotosíntesis de una hoja con luz saturada (para cualquier concentración de CO ₂)	mg CO ₂ /dm ³ /hora
p_0	Tasa de fotosíntesis de una hoja con luz saturada (para Ca= 300 micro/l)	mg CO ₂ /dm ³ /hora
beta	Pendiente inicial de la relación fotosíntesis / luz	mg CO ₂ /dm ² /hr/klux
r_A	Tasa de respiración de una hoja	mg CO ₂ /dm ² /hora
r_r	Tasa de respiración de las partes leñosas	mgCO ₂ /dm ² /hora
r_{r1}	Tasa de respiración de las partes subterráneas	mgCO ₂ /dm ² /hora
r_M	Tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo	mgCO ₂ /dm ² /hora
λ_C	Mortalidad anual de las partes leñosas	1/años
λ_U	Mortalidad anual de las partes subterráneas	1/años
τ	Longevidad de las hojas	años
σ	Area foliar específica	cm ² /g
α_f	Porcentaje de la producción primaria para la biomasa foliar	%
α_r	Porcentaje de la producción primaria para los troncos	%
α_U	Porcentaje de la producción primaria para las raíces	%
W_F	Fitomasa del follaje	ton/ha

Anexo 1. Continuación.

Símbolo	Definición	Unidad
W_{fh}	Fitomasa del follaje que debe morir en poco tiempo	ton/ha
W_C	Fitomasa de las partes leñosas	ton/ha
W_{fl}	Fitomasa subterránea	ton/ha
W_p	Fitomasa total de las plantas ($W_F + W_C + W_{fl}$)	ton/ha
W_M	Materia orgánica muerta del suelo	ton/ha
W_E	Materia orgánica total del ecosistema ($W_p + W_M$)	ton/ha
A	Índice de Área Foliar (LAI)	ha/ha
A_{opt}	Índice de Área foliar Óptimo	ha/ha
P_g	Producción primaria bruta	ton/ha/año
P_c	Superproducción ($P_g - R_f$)	ton/ha/año
$P_{s,ntv}$	Superproducción máxima	ton/ha/año
P_n	Producción neta ($P_c - R_{cl}$)	ton/ha/año
E_n	Producción neta del ecosistema ($P_n - R_M$)	ton/ha/año
N_f	Tasa de crecimiento del follaje	ton/ha/año
N_C	Tasa de crecimiento de las partes leñosas	ton/ha/año
N_{fl}	Tasa de crecimiento de las raíces	ton/ha/año
N_A	Tasa de crecimiento del Índice de Área Foliar (LAI)	ha/ha/año
R_f	Flujo respiratorio del follaje	ton/ha/año
R_C	Flujo respiratorio de las partes leñosas	ton/ha/año
R_{fl}	Flujo respiratorio de las raíces	ton/ha/año
R_M	Flujo de descomposición de la materia orgánica	ton/ha/año
R_p	Flujo respiratorio total de las plantas ($R_f + R_C + R_{fl}$)	ton/ha/año
R_s	Flujo respiratorio del suelo ($R_{fl} + R_M$)	ton/ha/año
L_f	Tasa de hojarasca foliar	ton/ha/año
L_C	Tasa de hojarasca de partes leñosas	ton/ha/año
L_{fl}	Tasa de hojarasca de raíces	ton/ha/año

Anexo 2. Parámetros fisiológicos usados en la simulación. Ver Anexo 1.

I_{0max} (klux)	P_0 mg CO ₂ /dm ² /h	r_A	K	τ	SLA cm ² /g	α_F (%)	α_C (%)	α_U (%)
100	14	1.2	0.4	1	153	28	54	18

Anexo 3. Valores de variables comunes utilizadas como constantes en esta simulación. Ver Anexo1.

G= 365 días	$r_C = 0.012$ mg CO ₂ /g/hora
D= 12 horas	$r_U = 0.022$ mg CO ₂ /g/hora
$C_A = 330$ µl/l	$r_M = 0.028$ mg CO ₂ /g/hora
$\kappa = 0.6$ g/g CO ₂	$\lambda_C = 0.03$ /año
$\beta = 2$ mg CO ₂ /dm ² /hr/klux	$\lambda_U = 0.05$ /año