



DOI: 10.29298/rmcf.v14i76.1298

Artículo de Investigación

Cobertura proyectiva foliar y riqueza de especies de plantas vasculares en el Estado de México

Projective foliar cover and species richness of vascular plants in the State of Mexico

Fernando Paz Pellat¹, Víctor Salas Aguilar², Alma Velázquez Rodríguez³, Cristóbal Sánchez Sánchez⁴, Martín A. Bolaños González^{5*}

Fecha de recepción/Reception date: 25 de julio de 2022.

Fecha de aceptación/Acceptance date: 27 de febrero de 2023

¹GRENASER. Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. México

²Geoinformática, Universidad Autónoma de Ciudad Juárez México

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

⁴Posgrado en Ciencias Forestales, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. México.

⁵Posgrado en Hidrociencias, Colegio de Postgraduados campus Montecillo. México.

*Autor para correspondencia; correo-e: martinb72@gmail.com

*Corresponding author; e-mail: martinb72@gmail.com

Resumen

La relación entre la productividad/producción de la vegetación y la riqueza de especies de plantas vasculares es importante para analizar la respuesta de la vegetación ante disturbios, la cual se ha abordado con diferentes enfoques y marcos teóricos, aunque con resultados insuficientes para explicar la variabilidad observada. Las relaciones propuestas por *Specht* y colaboradores establecen relaciones no lineales entre la cobertura proyectiva foliar (*CPF*) y la riqueza de especies (*S*) bajo condiciones de equilibrio y de sucesión vegetal. Para analizar las relaciones *CPF-S* se realizaron muestreos en diferentes tipos de vegetación en las ocho regiones forestales definidas por *Probosque* en el Estado de México, en las que se establecieron 682 parcelas de muestreo de 1 000 m² cada una. La relación establecida entre la *CPF* con respecto a *S*, caso de valores máximos de *S*, evidenció patrones congruentes con los planteamientos empíricos de *Specht* y colaboradores, particularmente, en función de los estados de la sucesión de bosques/selvas. Adicionalmente, las relaciones para matorrales y pastizales están establecidas. Los resultados de los análisis mostraron relaciones potenciales entre *S* y la *CPF* del estrato superior e inferior, en las cuales sus parámetros están relacionados entre sí, lo que simplifica el proceso de estimación a un solo parámetro.

Palabras clave: Diversidad vegetal, equilibrio de *Specht*, modelos potenciales, relación entre parámetros, riqueza máxima, sucesión forestal.

Abstract

The relationship between vegetation productivity/production and vascular plant species richness is important in order to analyze the response of the vegetation to disturbances, which has been addressed by using different approaches and theoretical frameworks, although with insufficient results to explain the observed variability. *Specht* and collaborators propose non-linear relationships between projective foliar cover (*PFC*) and species richness (*S*) under equilibrium conditions and plant succession. In order to analyze the *PFC-S* relationships, sampling was carried out in different vegetation types in the eight forest regions defined by *Probosque* in the State of Mexico, in which 682 sampling plots of 1 000 m² each were established. The relationships established

between *PFC* with respect to *S*, in the case of maximum values of *S*, exhibited patterns that are consistent with the empirical approaches of Specht and collaborators, particularly, as a function of the stages of forest/forest succession. In addition, the ratios were established for shrublands and grasslands. The results of the analyses showed potential relationships between *S* and the *PFC* of the upper and lower stratum, in which their parameters are related to each other, simplifying the estimation process to a single parameter.

Key words: Vegetal diversity, Specht's equilibrium, potential models, parameter relationships, maximum richness, forest succession.

Introducción

La riqueza de especies se ha relacionado con la productividad y producción de la vegetación a través de diferentes enfoques y marcos teóricos para explicar los procesos subyacentes y sus factores (LaRue *et al.*, 2019; Sheil y Bongers, 2020; Wang *et al.*, 2020), aunque con resultados insuficientes para explicar la variabilidad observada (Wang *et al.*, 2019).

Con relación al funcionamiento de los ecosistemas, se ha citado un incremento de la productividad o producción de la vegetación con la diversidad de especies de plantas (Liang *et al.*, 2016). En este sentido, Tilman (1982, 1999) y Tilman *et al.* (1997), mediante el uso de modelos de competencia de recursos, plantearon que la producción (biomasa) crece con el número de especies que compiten por un solo recurso, por lo que la variación en la producción de biomasa es alta y su varianza se reduce al aumentar el número de taxones. En el caso de competencia por dos recursos (por ejemplo: agua y nutrientes) se observa el mismo patrón; por lo que, si el número de especies es mayor, los recursos se usan totalmente y se presenta un patrón de saturación.

Tilman *et al.* (1996) mostraron en un experimento sobre la relación productividad/producción-riqueza de especies en un pastizal que la cobertura proyectiva foliar se incrementa con el número de especies, lo que define una relación funcional específica, más allá de la relación biomasa-riqueza de especies.

Vilá *et al.* (2005) analizaron evidencia experimental en sistemas forestales y plantearon que hay una relación entre el número de taxones y la productividad/producción de los bosques antes del cierre de la cobertura del dosel (etapas iniciales de la sucesión o en bosques con limitaciones de estrés), y después esta se modifica al declinar (si sucede) el bosque. Al inicio de la sucesión, la cobertura de arbustos aumentó con el incremento de la riqueza de árboles, lo cual implicó que no interfirieran con la producción arbórea.

Wang *et al.* (2020) analizaron la relación productividad/producción-riqueza de especies y determinaron patrones cóncavos, asintóticos, positivos, negativos e irregulares, con un efecto positivo en la productividad. Ónodi *et al.* (2021) registraron diferentes relaciones antes y después de un incendio, por lo que la influencia de los disturbios en la sucesión vegetal condiciona la estabilidad de los ecosistemas.

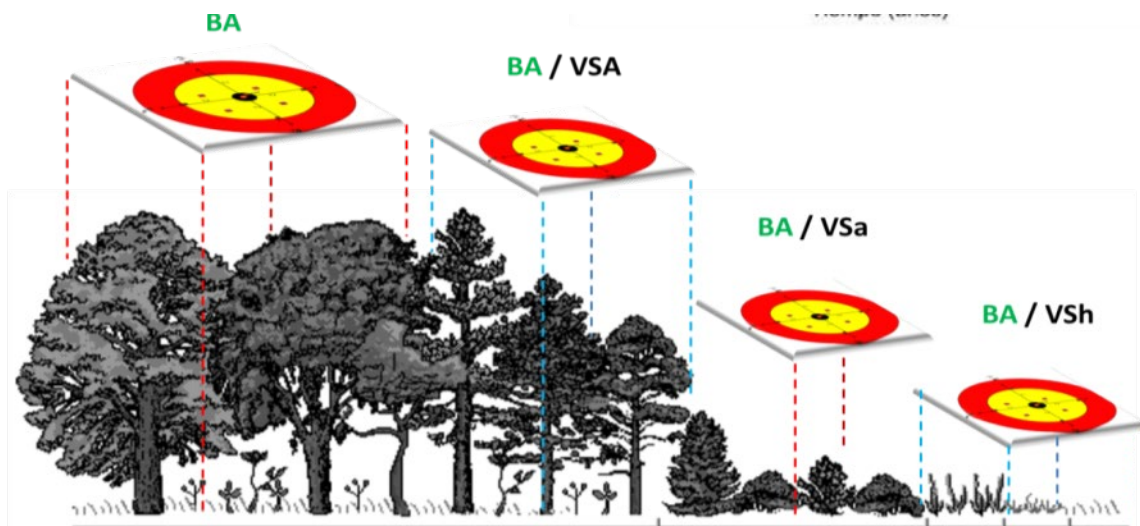
La cobertura aérea del follaje de la vegetación tiene un efecto positivo en la diversidad de especies; la intensidad de las perturbaciones ejerce uno negativo en la cobertura aérea y un impacto variable en la riqueza de especies (Sanaei *et al.*, 2018). La cobertura aérea del follaje, medida como disponibilidad de iluminación por radiación, está fuerte y positivamente correlacionada con la riqueza de especies (Dormann *et al.*, 2020).

El objetivo de este trabajo fue analizar la relación de la productividad/producción vegetal con relación a la riqueza de especies para el establecimiento de condiciones necesarias para el incremento de la biomasa aérea y la cobertura proyectiva foliar, además de la relación entre la cobertura proyectiva foliar y el número de especies para los diferentes tipos de vegetación existentes en el Estado de México, producto de un muestreo extensivo de sus diferentes comunidades vegetales.

Materiales y Métodos

Campaña de muestreo en el Estado de México

En 2014 se implementó una campaña de campo para realizar el inventario de los almacenes de carbono y de riqueza de plantas vasculares en los diferentes tipos de vegetación del Estado de México. Para optimizar los recursos, se siguió una estrategia de muestreo en cronosecuencias, en la que primero se muestreó la vegetación primaria (no perturbada), después la vegetación perturbada (vegetación secundaria, en sucesión), y por último la vegetación asociada a cambios permanentes del uso del suelo, fundamentalmente, para actividades antropogénicas (Figura 1).



Fase I Bosques de referencia (estado inicial)

Fase II Vegetación perturbada (transición/degradación)

Fase III Vegetación agrícola y pecuaria (estado final)

Fuente: Elaboración propia.

Los círculos en color rojo y amarillo representan los sitios de muestreo en bosque de oyamel (*Abies* spp.) en diferentes estados de sucesión. BA = Bosque de oyamel primario; BA/VSA = Bosque de oyamel con vegetación secundaria arbórea; BA/VSa = Bosque de oyamel con vegetación secundaria arbustiva; BA/VSh = Bosque de oyamel con vegetación secundaria herbácea.

Figura 1. Fases del muestreo con base en la estratificación del uso del suelo y vegetación homologada para el Estado de México.

Los tipos de vegetación y uso del suelo se clasificaron de acuerdo al sistema del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (Inegi), incluidas en la FAO FRA 2010 (Paz-Pellat *et al.*, 2019), en el que la vegetación secundaria (VS) tiene tres estados de sucesión dependientes de la dominancia del estrato: (A) arbóreo, (a) arbustivo o (h) herbáceo. Las fases de la sucesión vegetal permiten cuantificar el nivel de perturbación del ecosistema como una medida de su estabilidad.

Distribución de los muestreos

Se establecieron aleatoriamente sitios de muestreo de 1 000 m². En el Cuadro 1 se presenta el número de sitios medidos en cada fase de la campaña, con un total de 682. El tamaño de la muestra se estimó con base en el protocolo para calcular el número de puntos de muestro usado en los proyectos de Mecanismos de Desarrollo

Limpio para Forestación/Reforestación (*A/R CMD project activity*, por sus siglas en inglés) de la Convención Marco de Naciones Unidas para el Cambio Climático (*UNFCCC*, por sus siglas en inglés), mediante la herramienta metodológica *A/R CDM Tool* (2014), desarrollada por *Winrock International* (Pearson *et al.*, 2005). Los sitios se distribuyeron en función de las regiones en que la Protectora de Bosques del Estado de México (Probosque) divide a la entidad. El uso de la fase de muestreo permite analizar la vegetación por dominancia del estado de sucesión secundaria.

Cuadro 1. Número de parcelas muestreadas en cada región y fase.

Región Probosque	Fase de muestreo		
	I	II	III
01 Toluca	40	45	16
02 Zumpango	22	28	12
03 Texcoco	56	65	20
04 Tejupilco	9	44	10
05 Atlacomulco	42	50	23
06 Coatepec Harinas	23	30	11
07 Valle de Bravo	26	27	13
08 Jilotepec	19	35	16
Total	237	324	121

En la Figura 2 se muestra la localización espacial de los sitios medidos por región y por fase de muestreo. La variabilidad espacial de los muestreos refleja la de los tipos de vegetación registrados en cada región. Los tipos particulares de vegetación no se exhiben en la Figura 2, dado que los análisis están planteados en términos generales.

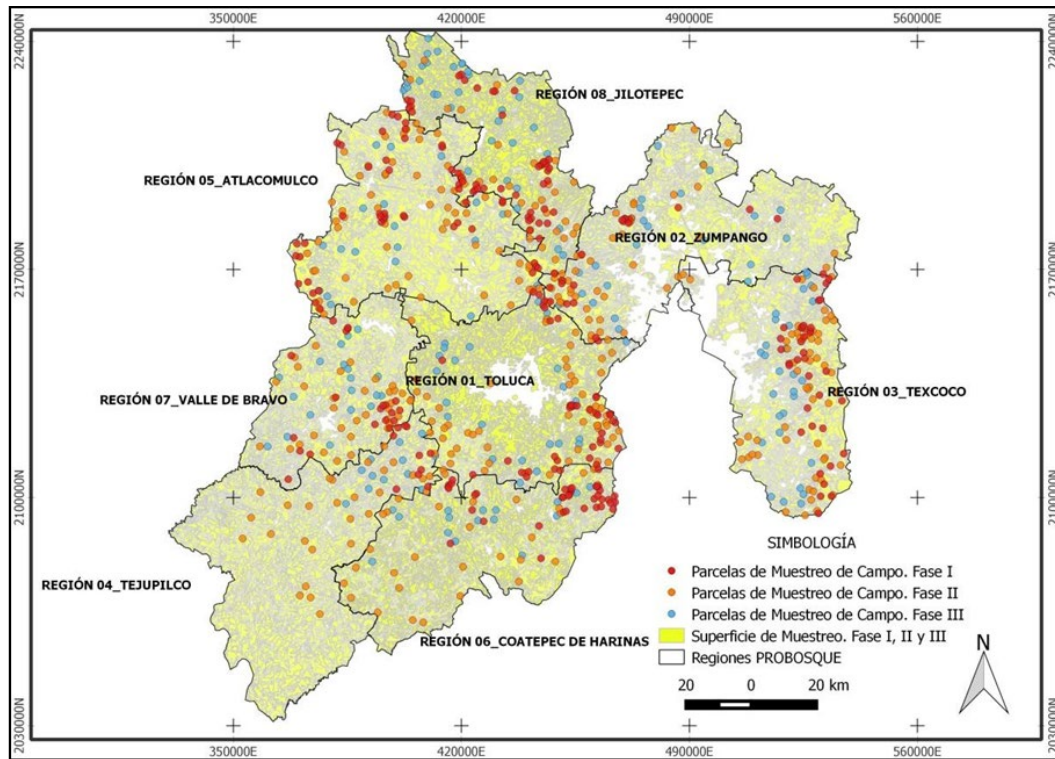


Figura 2. Ubicación de las parcelas de muestreo en la regiones de Probosque, por fases de la campaña de muestreo.

Registro de especies

Se consideraron todas las especies de plantas vasculares presentes en cada sitio de muestreo. Se realizó un registro fotográfico de los taxa y solo se colectaron mediante los métodos estándar aquellos que estuvieron en floración o fructificación (Lot y Chiang, 1986). La identificación taxonómica se realizó en gabinete, y se llevó a cabo con ayuda de literatura especializada (Lot y Chiang, 1986).

Se analizó la composición florística (especies, géneros y familias) de los sitios muestreados. Para integrar el catálogo de especies se usó como referencia el sistema de clasificación taxonómica de angiospermas *Angiosperm Phylogeny Group IV* (2016). En el caso de la nomenclatura de gimnospermas y pteridofitas, se consultó el proyecto de flora mundial *TropicosTM* del Herbario del Jardín Botánico de *Missouri* (Missouri Botanical Garden, 2018), el cual contiene las actualizaciones más recientes de la información taxonómica referente a este tipo de plantas. Los registros de los taxones se efectuaron con la información de campo y se integraron en bases de datos para su análisis.

Cobertura proyectiva foliar

La cobertura proyectiva foliar (*CPF*) se evaluó con el método desarrollado por Salas-Aguilar *et al.* (2017) para la estimación de la fracción de la cubierta forestal con el uso de fotografía digital: las imágenes se tomaron con una cámara *Canon[®]* Eos Rebel T5 configurada con la máxima resolución espacial (17 915 904 píxeles). El lente de la cámara se ajustó a un ISO de 200, la apertura y la exposición se utilizaron en modo automático. Para la captura de la fotografía, el lente se niveló hacia arriba a 1.5 m de altura con respecto al suelo, en los radios de 17.84, 11.28 y 5.65 m, respectivamente, y en el sentido de las manecillas del reloj: de norte a sur, de noreste a suroeste, de este a oeste y de sureste a noroeste (Figura 3).

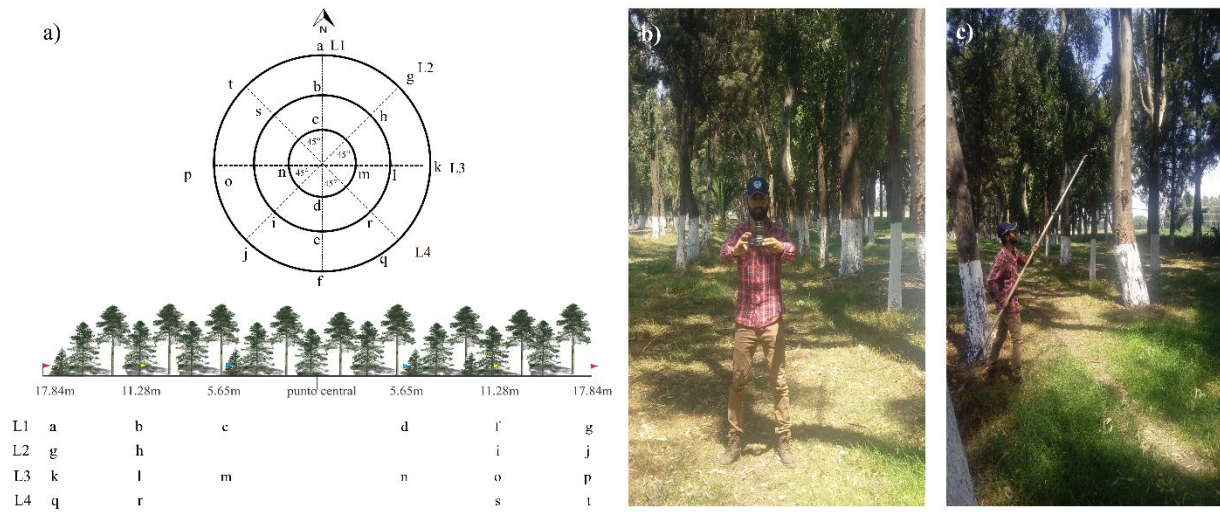


Figura 3. Proceso de captura fotográfica en los sitios de muestreo: a) Diseño PMCB: las letras corresponden a la distancia de la captura a partir del centro del sitio de muestreo, b) Captura fotográfica a zenit, c) Captura fotográfica a nadir.

Equilibrio de la vegetación

Specht (1972) planteó un modelo de equilibrio de la vegetación con la atmósfera y el agua en el perfil del suelo:

$$\frac{Ea}{Eo} = S \min + kW \quad (1)$$

$$W = P - Q - D + Sext$$

Donde:

Ea = Evapotranspiración actual

Eo = Evapotranspiración potencial (demanda atmosférica)

S_{min} = Almacenamiento de agua en la profundidad radical de la vegetación no aprovechable por la vegetación

k = Coeficiente evaporativo (cm^{-1})

W = Balance hídrico

P = Precipitación

Q = Escurrimiento superficial

D = Drenaje subterráneo

S_{ext} = Agua almacenada en el suelo extraíble por la vegetación (al inicio del mes)

El valor del agua almacenada en el suelo (S_{max}) es el agua entre el valor de capacidad de campo y el punto de marchitamiento permanente. La precipitación (P) en exceso de S_{max} se pierde como drenaje subterráneo (D). El balance hídrico (Ecuación 1) se realiza a escala de parcela; sus valores corresponden a datos mensuales y sus unidades son cm.

Specht (1972) planteó que la vegetación clímax perenne siempre verde aprovecha la totalidad del agua disponible a través del balance del agua en el suelo y la demanda atmosférica, modulada por el coeficiente evaporativo k , de tal forma que $S_{min} = 0$ (y $D = 0$):

$$\frac{Ea}{Eo} = kW \quad (2)$$

Donde:

Ea = Evapotranspiración actual

Eo = Evapotranspiración potencial (demanda atmosférica)

k = Coeficiente evaporativo (cm^{-1})

W = Balance hídrico

El coeficiente evaporativo k integra los efectos de la geometría aérea de la vegetación (foliar en su mayoría) y la resistencia (estomática en su mayoría y la capa límite de la hoja) al movimiento del agua en las plantas (Specht, 1972). Un valor de k grande implica una comunidad de plantas densamente estructurada (baja resistencia).

El coeficiente k se aproxima por un ajuste evolutivo dentro de la comunidad de plantas a un valor máximo que se aproxime, pero nunca es igual a cero. El supuesto es que la comunidad clímax (en equilibrio atmósfera-vegetación-suelo) utiliza completamente la humedad del suelo disponible para el crecimiento de las plantas (acumulación de biomasa), de tal forma que las raíces deben explorar el suelo para usar toda el agua disponible en cualquier parte del perfil edáfico.

En los trabajos de Specht, la CPF de la comunidad de plantas se divide en un estrato superior o ES (cobertura proyectiva del follaje= CPF_{ES}) e inferior o EI (cobertura proyectiva del follaje= CPF_{EI}). Para comunidades dominadas por especies arbóreas, la distinción de estratos es una altura de dos metros (Specht y Morgan, 1981; Specht y Specht, 1993; Specht y Tyler, 2010). En el caso de matorrales, pastizales y cultivos, para la separación entre el estrato superior e inferior se

utilizan alturas que reflejen la partición de recursos en la comunidad (Specht y Morgan, 1981).

El rasgo estructural más importante de una comunidad de plantas perennes siempre verdes (y caducifolias) es la distribución y orientación del área foliar del tope al fondo de la comunidad, en relación al componente directo y difuso de la radiación. Estos atributos estructurales, junto con la resistencia al flujo del agua determinan el valor de k (Specht, 1972). A partir de esas consideraciones, Specht (1972; 2000) planteó una relación empírica entre k (mm^{-1}) y CPF :

$$\begin{aligned} CPF_{ES} &= 9\,770k - 7.15(n = 54, R^2 = 0.95) \\ CPF_{EI} &= 5\,880k + 10.04(n = 29, R^2 = 0.87) \\ CPF_T &= 15\,350k + 5.80(n = 29, R^2 = 0.93) \end{aligned} \quad (3)$$

Donde:

CPF_{ES} = Cobertura proyectiva del follaje del estrato superior

CPF_{EI} = Cobertura proyectiva del follaje del estrato inferior

CPF_T = Cobertura proyectiva del follaje total

k = Coeficiente evaporativo

n = Número de datos

R^2 = Coeficiente de determinación

Specht *et al.* (1991) y Specht y Specht (1993) desarrollaron relaciones entre el coeficiente evaporativo k (cm^{-1}) y la diversidad de especies en comunidades clímax:

$$\begin{aligned} & \text{Región Tropical} \Rightarrow \\ & \ln(S_T) = 2.19 + 34.79k, (n = 20, R^2 = 0.94) \\ & \ln(S_{ES}) = 0.92 + 40.02k, (n = 29, R^2 = 0.98) \\ & \text{Región Subtropical} \Rightarrow \\ & \ln(S_T) = 2.54 + 28.10k, (n = 15, R^2 = 0.91) \quad (4) \\ & \ln(S_{ES}) = 0.01 + 45.90k, (n = 9, R^2 = 0.93) \\ & \text{Región Templada Cálida} \Rightarrow \\ & \ln(55 - S_T) = 4.55 - 64.23k, (n = 7, R^2 = 0.89) \\ & \ln(S_{ES}) = 0.21 + 20.49k, (n = 16, R^2 = 0.71) \end{aligned}$$

Donde:

$\ln()$ = Función logaritmo

k = Coeficiente evaporativo

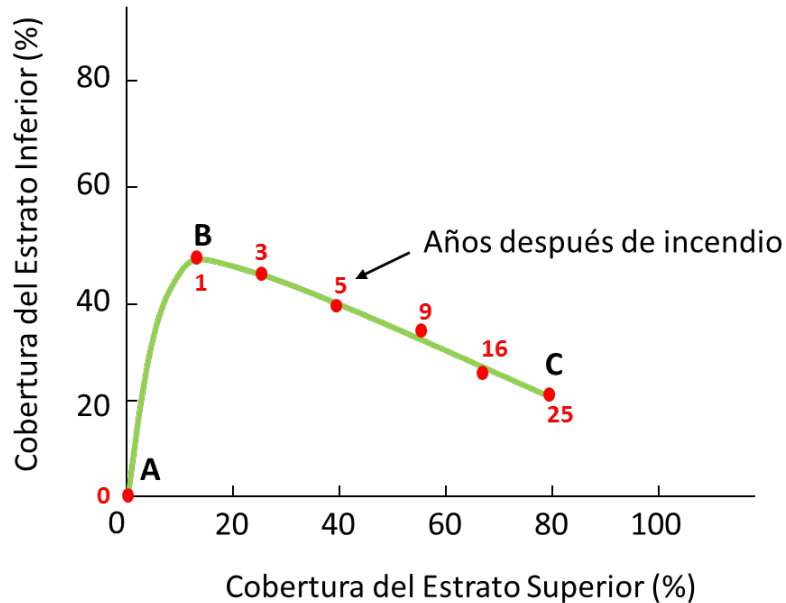
S_T = Riqueza total de especies

S_{ES} = Riqueza de especies del estrato superior

n = Número de datos

R^2 = Coeficiente de determinación

La relación entre la riqueza de especies del estrato inferior (S_{EI}) es lineal e inversamente proporcional a CPF_{ES} (Specht y Morgan, 1981; Specht *et al.*, 2006). Este patrón se observa en la sucesión pírca de una comunidad vegetal (Specht y Jones, 1971) (Figura 4), lo que muestra que cuando el bosque tiende a su madurez, la diversidad de especies del EI disminuye y la del ES aumenta.



Fuente: Adaptado de Specht y Jones (1971).

Figura 4. Esquemmatización de la evolución de las coberturas proyectivas foliares en una sucesión pírca.

En el caso del número de especies y la composición de la comunidad de plantas, la trayectoria de sucesión muestra un incremento en la riqueza de especies en el proceso hacia una comunidad clímax. Esta es solo una de las posibles trayectorias, dado que la riqueza y composición de especies tiene un número prácticamente infinito de combinaciones para lograr la condición de equilibrio (clímax). En términos generales, el modelo de *Specht* plantea que el agua en el perfil del suelo, acoplado a la interacción atmosfera-vegetación es la principal limitante para el desarrollo de las comunidades vegetales.

La relación de la cobertura del follaje entre el estrato superior e inferior, también se ha observado en comunidades vegetales maduras en Estados Unidos de América (Tausch *et al.*, 1981; Tausch y Tueller, 1990).

A partir de la relación lineal entre k y CPF y la relación exponencial entre el número de especies y el coeficiente evaporativo k , se espera una relación exponencial (no

lineal) entre la *CPF* y el número de taxa, que se incrementa con la perturbación en la vegetación, y se refleja en el estado de la sucesión vegetal. Lo anterior aplica, particularmente, para el caso de las comunidades climax.

Procesamiento de datos

Para analizar la relación entre la *CPF* con la *S* de plantas vasculares (variables de análisis) se siguió el procedimiento que se describe a continuación:

- a) Primero se realizaron los análisis de las relaciones cobertura proyectiva foliar y riqueza de especies para cada región individual (regionalización de Probosque).
- b) Por región, para cada tipo de vegetación general y uso del suelo, se identificó el sitio con el mayor número de especies y se le asoció la correspondiente *CPF* medida en campo.
- c) Se seleccionaron todos los sitios de las regiones de Probosque, los cuales se agruparon por tipos de vegetación: bosques/selvas (con sus estados de sucesión), matorrales, pastizales y cultivos.

Resultados

En la Figura 5 se muestran los resultados obtenidos para el caso de bosques/selvas y sus estados de sucesión. La relación entre S y la CPF del estrato superior se ajustó a un modelo lineal:

$$S = A + B(CPF_{ES}) \quad (5)$$

Donde:

S = Riqueza de especies

A = Constante empírica

B = Constante empírica

CPF_{ES} = Cobertura proyectiva foliar del estrato superior

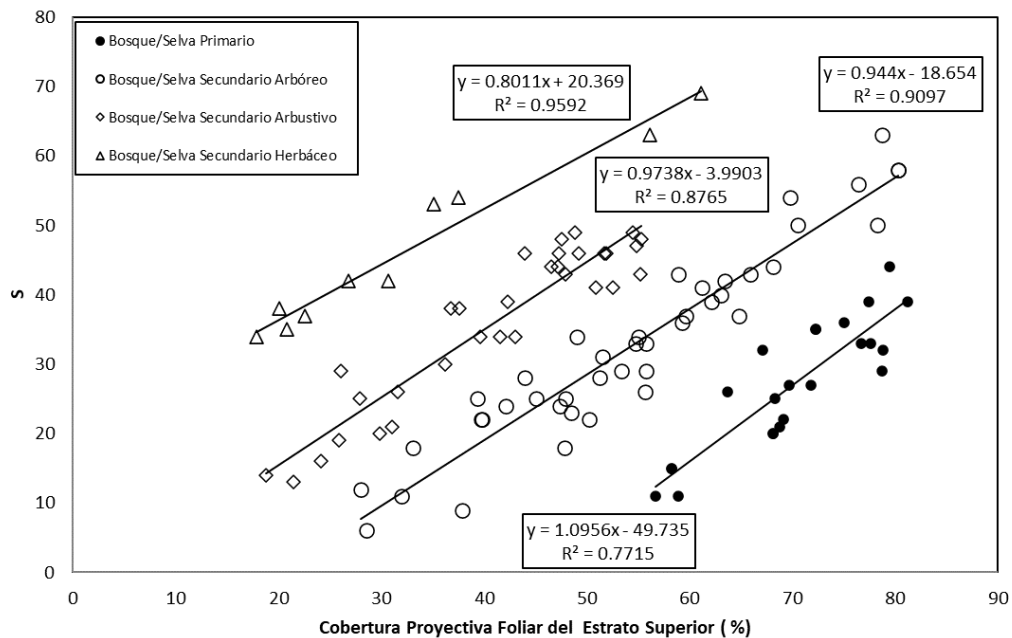


Figura 5. Relaciones lineales entre CPF_{ES} - S para bosques/selvas y sus estados de sucesión.

El número de parcelas de muestreo representadas corresponde a 108, aunque no se muestran ocho valores extremos en la parte superior y cuatro valores extremos en la parte inferior, ya que estuvieron fuera de los límites analizados y tenían patrones con pocos datos experimentales.

Dado que se esperaba una relación no lineal entre $CPF_{ES}-k$, relaciones (3) y (4), en la Figura 6 se observan las relaciones que se establecieron mediante modelos potenciales.

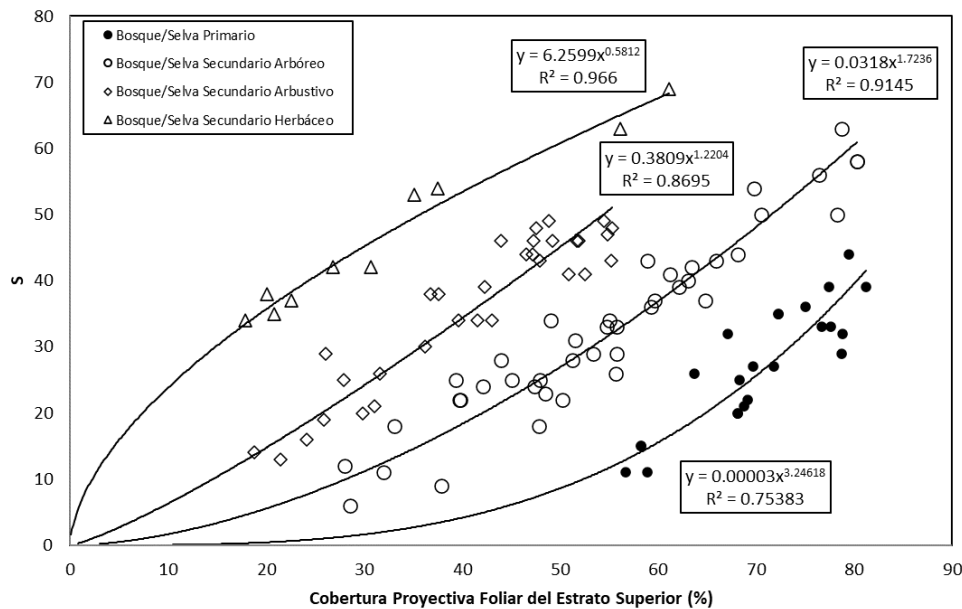


Figura 6. Relaciones potenciales entre $CPF_{ES}-S$ para bosques/selvas y sus estados de sucesión.

Al realizar un análisis con el modelo potencial $S=A(CPF_{ES})^B$, se observó que los parámetros $\ln(A)$ y B están relacionados entre sí, ya que se interceptan en un punto común (0,1). En la Figura 7 se presenta la relación entre los parámetros de los modelos potenciales ajustados en la Figura 6; la línea recta pasa por el punto (0,1), dado que $\ln(A=1)=0$ en el caso de $B=1$. Así, la relación entre los parámetros de los

modelos potenciales requiere solo de conocer un dato para establecer las relaciones de los diferentes estados de la sucesión de bosques/selvas.

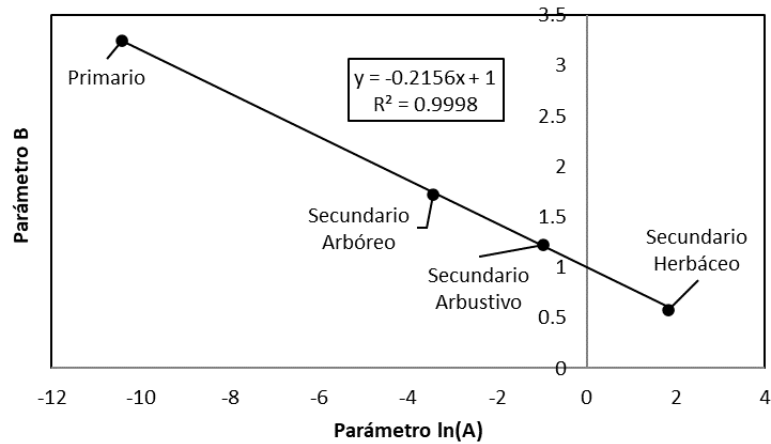


Figura 7. Relacion entre los parámetros de los modelos potenciales para bosques/selvas y sus estados de sucesión.

Para la vegetación diferente a bosque/selva, el número de parcelas muestreadas fue limitado. En la Figura 8 se muestra la relación entre CPF_{EI} y S en el caso de matorrales.

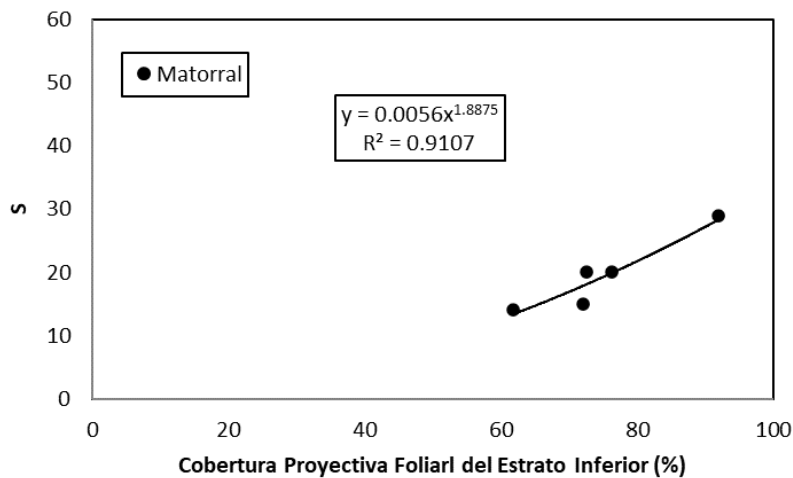


Figura 8. Relacion entre la CPF_{EI} y S para los matorrales.

Es las figuras 9 y 10 se exhiben las relaciones entre la CPF_{EI} y S para pastizales y cultivos agrícolas, respectivamente.

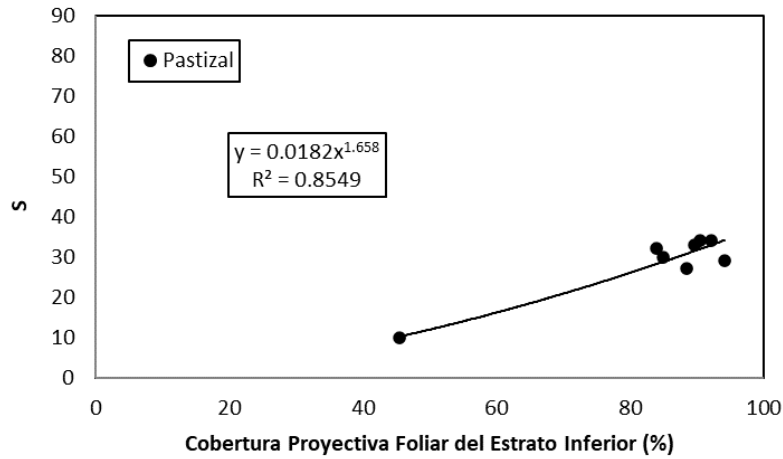


Figura 9. Relacion entre la CPF_{EI} y S para los pastizales.

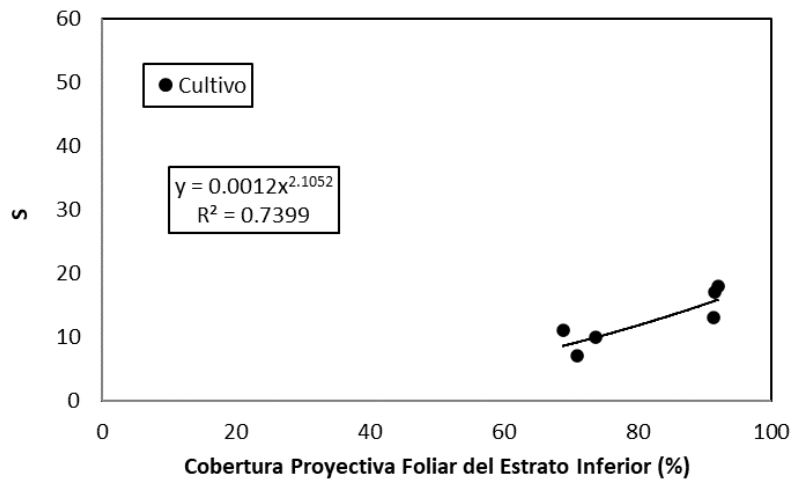


Figura 10. Relacion entre la CPF_{EI} y S para los cultivos agrícolas.

En la Figura 11 se observa la relación entre los parámetros de los modelos potenciales ajustados para la relación de S con la CPF_{EI} para los matorrales, pastizales y cultivos agrícolas que, de manera similar a los bosques/selvas, se ajustaron a una línea recta que pasa por el punto (0,1).

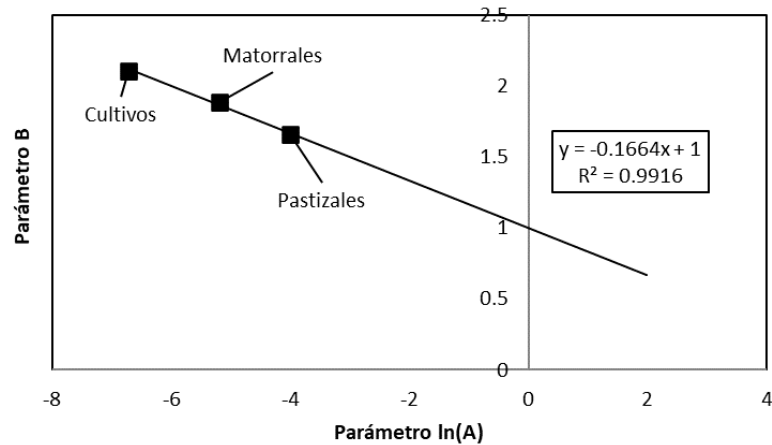


Figura 11. Relación entre los parámetros de los modelos potenciales para matorrales, pastizales y cultivos agrícolas.

Discusión

La relación entre la riqueza de especies y la cobertura proyectiva foliar para comunidades clímax ha sido determinada por Specht y Morgan (1981) usando gradientes sin disturbios. En el presente estudio, esta relación tuvo patrones congruentes con los planteamientos empíricos de Specht y Specht (1993), particularmente, en función de los estados de la sucesión de bosques/selvas. Cabe señalar que los estudios sobre el particular, prácticamente, se restringe a

ecosistemas de clima mediterráneo; hay algunos trabajos en la literatura referentes a bosques templados (Tausch *et al.*, 1981; Tausch y Tueller, 1990) en secuencias de sucesión vegetal. De acuerdo a estas revisiones, la aplicación de la relación $CPF-S$ a otro tipo de ambientes, como los bosques templados y subtropicales del Estado de México, extiende los desarrollos definidos previamente y permite establecer patrones generales de la relación entre $CPF_{ES}(k)$ con la riqueza de especies (S), tal como se demuestra en la investigación aquí documentada.

La relación entre cobertura aérea y riqueza de especies puede determinarse para vegetación clímax no perturbada (Sánchez-Sánchez *et al.*, 2021), aunque su generalización hacia estados de sucesión o perturbación es una tarea pendiente.

El criterio de utilizar el número máximo de especies para caracterizar un tipo de vegetación y uso del suelo establece una condición más orientada al equilibrio, aún en estados de sucesión, ya que considera vegetación cuya relación de cobertura con la riqueza de especies es óptima. Se espera una alta variabilidad observada entre los datos experimentales con relación al ajuste de los modelos potenciales, dado que los criterios de definición de los estados de sucesión son cualitativos (dominancia de estratos) y varían durante el tiempo de la sucesión vegetal, además de estar sujetos a cierto nivel de caracterización subjetiva de la sucesión.

La dinámica de la evolución de la relación entre la cobertura y el número de especies es resultado del balance entre los estratos superior e inferior (Figura 4) del follaje de la vegetación.

La relación entre $CPF-S$ refleja el balance hídrico de los ecosistemas y las trayectorias de la sucesión forestal, así como de otros tipos de vegetación. Aunque no se midieron variables relacionadas con el balance hídrico, los resultados soportan indirectamente su dinámica.

Conclusiones

Los modelos que explican la relación entre la cobertura proyectiva foliar del estrato superior e inferior de la vegetación con relación a la riqueza de especies de plantas vasculares propuestos en este trabajo, son congruentes con las relaciones citadas en la literatura.

La relación entre los parámetros de los modelos potenciales permite simplificar las estimaciones, ya que se requiere solo de un valor para su parametrización, dadas las relaciones entre los parámetros. La relación entre los dos parámetros es consecuencia de que un número de curvas, transformadas linealmente, se interceptan en un punto común.

Agradecimientos

A la Protectora de Bosques del Estado de México (Probosque), que facilitó los recursos económicos del proyecto "Estudio de Factibilidad Técnica para el Pago de Bonos de Carbono en el Estado de México".

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

Fernando Paz Pellat: conceptualización, preparación del manuscrito y análisis formal; Víctor Salas Aguilar: revisión del manuscrito, metodología; Alma Velázquez Rodríguez: revisión del manuscrito, curación de datos; Cristóbal Sánchez Sánchez: revisión del manuscrito, investigación; Martín A. Bolaños González: revisión del manuscrito y administración del proyecto.

Referencias

- Angiosperm Phylogeny Group IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1):1-20. Doi: 10.1111/boj.12385.
- Dormann, C. F., M. Bagnara, S. Boch, J. Hinderling, ... and F. Hartig. 2020. Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. *BMC Ecology* 20:43-51. Doi: 10.1186/s12898-020-00311-9.
- LaRue, E. A., B. S. Hardiman, J. M. Elliott and S. Fei. 2019. Structural diversity as a predictor of ecosystem function. *Environmental Research Letters* 14:114011. Doi: 10.1088/1748-9326/ab49bb.
- Liang, J. J., T. W. Crowther, N. Picard, S. Wiser, ... and P. B. Reich. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354(6309):aaf8957-1-aaf8957-12. Doi: 10.1126/science.aaf8957.
- Lot, A. y F. Chiang (Comp.). 1986. Manual de herbario: Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Consejo Nacional de Flora de México A. C. Coyoacán, D. F., México. 142 p.
- Missouri Botanical Garden. 2018. *Herbario virtual del Jardín Botánico de Missouri*. Tropicos v3.4.1. <http://www.tropicos.org>. (15 de julio de 2018).

Ónodi, G., G. Kröel-Dulay, Z. Botta-Dukát and M. Kertész. 2021. Disturbance reshapes the productivity–diversity relationship. *Journal of Vegetation Science* 32(3):32e13030. Doi: 10.1111/jvs.13030.

Paz-Pellat, F., V. M. Romero-Benítez, J. A. Argumedo-Espinoza, M. Bolaños-González, ... y A. Velázquez-Rodríguez. 2019. Dinámica del uso del suelo y vegetación. In: Paz P., F., J. M. Hernández A., R. Sosa A. y A. S. Velázquez R. (Edits.). *Estado del Ciclo del Carbono en México: Agenda Azul y Verde. Programa Mexicano del Carbono*. Texcoco, Edo. Méx., México. pp. 529-572.

Pearson, T., S. Walker and S. Brown. 2005. *Sourcebook for Land Use, Land-Use Change and Forestry Projects*. BioCarbon Fund of World Bank, Winrock International. Arlington, VA, United States of America. 57 p. https://winrock.org/wp-content/uploads/2016/03/Winrock-BioCarbon_Fund_Sourcebook-compressed.pdf. (15 de enero de 2014).

Salas-Aguilar, V., C. Sánchez-Sánchez, F. Rojas-García, F. Paz-Pellat, J. R. Valdez-Lazalde and C. Pinedo-Álvarez. 2017. Estimation of vegetation cover using digital photography in a regional survey of central Mexico. *Forests* 8(10):392-410. Doi: 10.3390/f8100392.

Sanaei, A., A. Ali and M. A. Z. Chahouki. 2018. The positive relationships between plant coverage, species richness, and aboveground biomass are ubiquitous across plant growth forms in semi-steppe rangelands. *Journal of Environmental Management* 205:308-318. Doi: 10.1016/j.jenvman.2017.09.079.

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

Sheil, D. and F. Bongers. 2020. Interpreting forest diversity-productivity relationships: volume values, disturbance histories and alternative inferences. *Forest Ecosystems* 7(6):1-12. Doi: 10.1186/s40663-020-0215-x.

Specht, R. L. 1972. Water use by perennial evergreen plant communities in Australia and Papua New Guinea. *Australian Journal of Botany* 20(3):273-299. Doi: 10.1071/BT9720273.

Specht, R. L. 2000. Savannah woodland vegetation in the South-East District of South Australia: the influence of evaporative agro-dynamics on the foliage structure of the understorey invaded by introduced annuals. *Austral Ecology, A Journal of ecology in the Southern Hemisphere* 25(6):588-599. Doi: 10.1111/j.1442-9993.2000.tb00064.x.

Specht, R. L. and R. Jones. 1971. A comparison of the water use by heath vegetation at Frankestod, Victoria, and Dark Island Soak, South Australia. *Australian Journal of Botany* 19(3):311-326. Doi: 10.1071/BT9710311.

Specht, R. L. and D. G. Morgan. 1981. The balance between the foliage projective covers of overstorey and understorey strata in Australian vegetation. *Australian Journal of Ecology* 6(2):193-202. Doi: 10.1111/j.1442-9993.1981.tb01290.x.

Specht, R. L., H. T. Clifford, M. Arianoutsou, L. H. Bird, ... and A. Specht. 1991. Structure, floristics and species richness of plant communities in Southeast Queensland. *Proceedings of the Royal Society of Queensland* 101:27-78. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19920657198>. (3 de marzo de 2018).

Specht, A. and R. L. Specht. 1993. Species richness and canopy productivity of Australian plant communities. *Biodiversity & Conservation* 2:152-167. Doi: 10.1007/BF00056131.

Specht, R. L., G. N. Batianoff and R. D. Reeves. 2006. Vegetation structure and biodiversity along the eucalypt forest to rain forest continuum on the serpentinite soil catena in a subhumid area of Central Queensland, Australia. *Austral Ecology, A Journal of ecology in the Southern Hemisphere* 31(3):394-407. Doi: 10.1111/j.1442-9993.2006.01628.x.

- Specht, R. L. and M. J. Tyler. 2010. The species richness of vascular plants and amphibia in major plant communities in temperate to tropical Australia: relationship with annual biomass production. *International Journal of Ecology* (2010):1-17. Doi: 10.1155/2010/635852.
- Tausch, R. J. and P. T. Tueller. 1990. Foliage biomass and cover relationships between tree- and shrub-dominated communities in pinyon-juniper woodlands. *The Great Basin Naturalist* 50(2):121-134. <https://www.jstor.org/stable/41712584>. (18 de abril de 2018).
- Tausch, R. J., N. E. West and A. A. Nabi. 1981. Tree age and dominance patterns in Great Basin pinyon-juniper woodlands. *Journal of Range Management* 34(4):259-264. <http://hdl.handle.net/10150/646276>. (7 de abril de 2018).
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Monography in *Population Biology*. Princeton University Press. Princeton, NJ, United States of America. 310 p.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* *Ecological Society of America* 80(5):1455-1474. Doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2.
- Tilman, D., C. L. Lehman and K. T. Thomson. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94(5):1857-1861. Doi: 10.1073/pnas.94.5.1857.
- Tilman, D., D. Wedin and J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379(6567):718-720. Doi: 10.1038/379718a0.
- Vilá, M., P. Inchausti, J. Vayreda, O. Barrantes, ... and T. Mata. 2005. Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests. *In*: Scherer-Lorenzen, M., C. Körner and E. D. Schulze (Eds.). *Forest diversity and*

function: temperate and boreal systems. *Ecological Studies*, Vol. 176. Springer-Verlag. Heidelberg, BW, Germany. pp. 65-86.

Wang, Z., A. Chiarucci and J. F. Arratia. 2019. Integrative models explain the relationships between species richness and productivity in plant communities. *Scientific Reports* 9:13730. Doi: 10.1038/s41598-019-50016-3.

Wang, Z., J. Arratia, T. Yan, C. Zhang and A. Chiarucci. 2020. Diverse and integrative explanations for plant productivity-richness relationships. *Preprints* (2020):1-18. Doi: 10.20944/preprints202011.0290.v1.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.