

Modelos para estimar la biomasa de especies nativas en plantaciones y bosques secundarios en la zona Caribe de Costa Rica

Models for biomass estimation in native forest tree plantations and secondary forests in the Costa Rican Caribbean Region

William Fonseca G^{a*}, Federico Alice G^a, José María Rey B^b

*Autor de correspondencia: ^aUniversidad Nacional Autónoma de Costa Rica, tel./fax 506-22773851, wfonseca@una.ac.cr

^bUniversidad de Alcalá de Henares, España.

SUMMARY

The use of forest ecosystems as carbon sinks is now more accepted. However, credible information about its growth in terms of biomass and its capacity to capture and store CO₂ is still insufficient in order to suggest ways by which forest owners should be compensated. The objective for this study was to construct models that allow us to determine tree biomass for native tree plantations of *Hieronyma alchorneoides* Allemão, *Vochysia guatemalensis* Donn and a group of 35 species of secondary forests in the Costa Rican Caribbean region. In each plantation the tree with the mean diameter at breast height (*d*) was harvested; in secondary forests the harvested tree corresponded to the mean *d* tree with the highest Importance Value Index (IVI) for each diametric class. Destructive sampling was used, separating each tree component and collecting a field sample in order to determine dry matter content (MS). All selected models had R²_{aj} values above 82.6%. Tree species from secondary forests showed the lowest R²_{aj} values. Stem, roots and total biomass had R²_{aj} values above 91.3%, while leaves and branches had values between 82.6 and 94.1%. Biomass expansion factor (BEF) in secondary forest was 1.44 and in forest tree plantations it was 1.56. The radical biomass (Bra) relationship to total aboveground biomass (Bat) and stem biomass (Bf) in secondary forests was 0.25 and 0.37, respectively, 0.26 and 0.39 for *V. guatemalensis* and 0.3 and 0.52 for *H. alchorneoides*.

Key words: biomass estimation models, secondary succession, *Hieronyma alchorneoides*, *Vochysia guatemalensis*, biomass expansion factors.

RESUMEN

El uso de los ecosistemas forestales como sumideros y reservorios de carbono es cada día más aceptado. Aún así, la información fidedigna sobre su crecimiento en biomasa y la capacidad de captura y de almacenamiento de CO₂ es insuficiente para proponer formas de compensación a los propietarios de bosques. El objetivo de este trabajo fue construir modelos para estimar la biomasa del árbol en plantaciones de *Hieronyma alchorneoides*, *Vochysia guatemalensis* y para un grupo de 35 especies en bosque secundario, en la zona Caribe de Costa Rica. En cada plantación se extrajo un árbol de diámetro promedio a la altura del pecho (*d*) y en bosque secundario un árbol de *d* promedio de la especie de mayor índice de valor de importancia por clase diamétrica. Se utilizó un muestreo destructivo, separando cada componente del árbol y tomando una muestra de campo para determinar la materia seca. Todos los modelos seleccionados tuvieron un R²_{aj} superior al 82,6%. Las especies arbóreas de bosque secundario mostraron R²_{aj} inferiores. El fuste, raíz y biomasa total del árbol mostraron R²_{aj} > 91,3%, y las hojas y ramas, entre 82,6 y 94,1%. El factor de expansión de biomasa en bosque secundario fue de 1,44 y en plantaciones de 1,56. Se estimó que la relación de biomasa radical respecto a biomasa aérea total y biomasa del fuste fue 0,25 y 0,37, respectivamente, en bosques secundarios; 0,26 y 0,39 en *V. guatemalensis*, y 0,3 y 0,52 en *H. alchorneoides*.

Palabras clave: modelos de biomasa, sucesión secundaria, *Hieronyma alchorneoides*, *Vochysia guatemalensis*, factores expansión biomasa.

INTRODUCCIÓN

La biomasa es un parámetro que caracteriza la capacidad de los ecosistemas para acumular materia orgánica a lo largo del tiempo (Brown 1997, Eamus *et al.* 2000) y está compuesta por el peso de la materia orgánica aérea y subterránea que existe en un ecosistema forestal (Schlegel *et al.* 2000). Según el IPCC (2006), es la masa total de

organismos vivos presentes en un área o volumen dados; se suele considerar biomasa muerta el material vegetal muerto recientemente. La biomasa es importante para cuantificar la cantidad de nutrientes en diferentes partes de las plantas y estratos de la vegetación, permite comparar distintos tipos de especies o vegetación o comparar especies y tipo de vegetación similares en diferentes sitios. Además, la cuantificación de la biomasa y el crecimiento

de la vegetación en los ecosistemas son críticos para las estimaciones de fijación de carbono, un tema actualmente relevante por sus implicaciones en relación al cambio climático (Dixon *et al.* 1991, Ciesla 1996, Dixon 1995, Begon *et al.* 1996, Brown 1996, Márquez 1997, Budowski 1999, Malhi y Grace 2000, Snowdon *et al.* 2001).

Existen dos métodos comúnmente usados para estimar la biomasa: el método directo y el indirecto. Dentro del primero está el destructivo, que consiste en cortar el árbol y determinar la biomasa pesando directamente cada componente (Klinge y Herrera 1983, Araujo *et al.* 1999). Dentro de los indirectos se utilizan métodos de cubicación del árbol donde se suman los volúmenes de madera, se toman muestras de ésta y se pesan en el laboratorio para calcular los factores de conversión de volumen a peso seco, es decir, la gravedad o densidad específica (Segura 1997). Otra forma de estimar la biomasa es mediante ecuaciones o modelos basados en análisis de regresión, que utilizan variables colectadas en el campo tales como el diámetro a la altura del pecho (d), la altura comercial (h_c) y total (h_t), el crecimiento diamétrico, el área basal y la densidad específica de la madera (Jordan y Uhl 1978, Saldarriaga *et al.* 1988, Brown 1997, Araujo *et al.* 1999, Francis 2000). Este método no es destructivo y es extrapolable a situaciones de crecimiento similares (Parresol 1999).

Los modelos de biomasa han aumentado en los últimos años, y posiblemente sean más los desarrollados para árboles individuales que para bosques (Segura 1997, Loguercio y Defossé 2001, Sierra *et al.* 2001, Acosta *et al.* 2002, Gaillard *et al.* 2002, Montero y Kanninen 2002, Pérez y Kanninen 2003, Segura y Kanninen 2005, Montero y Montagnini 2006, Segura *et al.* 2006, Dauber *et al.* 2008). Estas ecuaciones facilitan la toma de decisiones y permiten la estimación de biomasa y carbono a gran escala.

Para estimar la biomasa se usan diferentes tipos de modelos de regresión y combinación de variables. En general, y así se demuestra en muchas investigaciones, el d es la variable que mejor se correlaciona y predice la biomasa. Además, el d es una variable fácil de medir y que se registra en la mayoría de los inventarios forestales. Sanquetta *et al.* (2008) utilizan como variable independiente el d^2h . Jordan y Uhl (1978) y Saldarriaga *et al.* (1988), además de estas variables, incluyen la densidad específica de la madera. Otros autores utilizan transformaciones de estas variables (Montero y Kanninen 2002, Montero y Montagnini 2006), empleando posteriormente factores de corrección descritos por Sprugel (1983).

Con datos colectados en Venezuela y Brasil, Brown *et al.* (1989) desarrollan modelos para estimar biomasa total arbórea del tronco en bosque natural con información proveniente de inventarios forestales para extracción de madera. Otros trabajos en bosques primario y secundario son tratados por Orrego y del Valle (2001). Sierra (2001) crea un modelo para estimar biomasa de raíces gruesas en bosque secundario y en bosque primario con ajustes (R^2) inferiores a un 87,7%. Segura *et al.* (2000) en Costa

Rica trabajan en bosques naturales de altura y construyen modelos para biomasa con un R^2 de 0,73 a 0,92. Otros estudios son los de Aguilar (2001) y Arreaga (2002) en Guatemala, y Lagos y Vanegas (2003) en Nicaragua, los tres en bosque natural.

En Costa Rica, para plantaciones forestales sobresalen los estudios de Montero y Montagnini (2006), con modelos para estimar biomasa para hojas, ramas y fuste en 10 especies nativas de sólo una edad y un tamaño de muestra de seis a diez árboles. Montero y Kanninen (2002) para *Terminalia amazonia* (J. F. Gmel.) Exell. crean modelos para estimar biomasa arbórea total, mientras Pérez y Kanninen (2002 y 2003) lo hacen con *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand y *Tectona grandis* L. F. En general, los modelos desarrollados en bosque natural y en plantaciones permiten estimar la biomasa aérea total, mientras los modelos para estimar la biomasa de la raíz son muy escasos por su dificultad y costo (Schlegel *et al.* 2001). Por esta razón, MacDicken (1997) recomienda en forma conservadora utilizar como biomasa radical el 15% de la biomasa aérea.

Dada la importancia de los bosques como reguladores del cambio climático, y la necesidad de modelos para estimar el carbono almacenado en los proyectos forestales (IPCC 2003, Pérez y Kanninen 2003, Segura y Kanninen 2005, Segura *et al.* 2006), se inició un estudio cuyo objetivo fue cuantificar la producción de biomasa de la regeneración natural y de plantaciones de especies nativas de importancia en Costa Rica. Como aportes de este trabajo se presentan los modelos para estimar la biomasa en árboles individuales en plantaciones forestales y en sucesión secundaria. Además, es importante destacar en este estudio el esfuerzo realizado para cuantificar la biomasa de la raíz. Adicionalmente, se calculó el factor de expansión de la biomasa.

MÉTODOS

Área de estudio. El trabajo se desarrolló en la zona Caribe de Costa Rica, que según Holdridge (1967) corresponde a la zona de vida denominada bosque muy húmedo tropical. La altitud varía entre 50 y 350 m s.n.m. Predomina el clima húmedo a muy húmedo, caliente a muy caliente, con o sin una estación seca de menos de 25 días intermitentes con déficit de agua al año (Herrera 1985, Mena 2007). La precipitación media anual varía entre 3.420 y 6.840 mm y la temperatura media anual entre 25 y 27° C. Los bosques se desarrollan sobre suelos ultisoles, con menos de un 35% de saturación de bases, profundos, bien drenados de color rojo o amarillo y de relativa baja fertilidad. También existen los inceptisoles, que son suelos jóvenes, con baja saturación de bases. Ambos se ubican sobre terrenos suavemente ondulados, con pendientes entre 2 y 15% (ITCR 2004).

Selección de bosques. Se seleccionaron nueve sitios con plantaciones forestales de *Hieronyma alchorneoides* Fr.

Allem. y de *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm. y siete con bosque secundario. En cada sitio se instalaron parcelas o unidades de muestreo rectangulares de área fija (500 m²). La cantidad de parcelas por sitio fue variable y dependió del tamaño del bosque. El tamaño de la muestra en las plantaciones de *H. alchorneoides* fue de 58 unidades, 54 para *V. guatemalensis* y 48 en bosque secundario. Tanto en el caso de las plantaciones como en los bosques secundarios se trató de abarcar un amplio rango de edad. Las edades de las plantaciones oscilan entre 0,5 y 16 años y los bosques secundarios entre 3 y 20 años. Además, para que las estimaciones de biomasa en las plantaciones fueran comparables con las de los bosques secundarios se procuró que las muestras estuvieran localizadas en condiciones de edad, suelo, topografía y clima similares.

Muestreo de la biomasa. En las plantaciones forestales, dentro de cada parcela se midió el diámetro a la altura del pecho (*d*) de cada árbol. Una vez conocido el intervalo de *d* en cada parcela, se escogió un árbol de *d* promedio en la parcela para cuantificar su biomasa. Para *H. alchorneoides* se evaluaron 58 árboles con diámetros entre 0,5 y 28,8 cm, y en *V. guatemalensis* la muestra fue de 54 individuos con diámetros entre 0,5 y 40,5 cm (cuadro 1).

En los bosques secundarios, en cada parcela se identificaron todas las plantas leñosas con *d* ≥ 2,5 cm y se midió el *d* de cada una de ellas. Posteriormente, para extraer la muestra de biomasa, se extrajo un árbol de diámetro promedio por cada clase diamétrica (clases con un rango de 5 cm) correspondiente a la especie de mayor índice de valor de importancia (IVI). El IVI es la suma de la abundancia, frecuencia y dominancia o área basal expresadas en valores relativos (Krebs 1985). En estos bosques la muestra fue de 160 árboles correspondientes a 35 especies, cuyo diámetro varió entre 2,8 cm y 28,2 cm (cuadro 1).

Para cuantificar la biomasa se utilizó el método directo de muestreo destructivo, obteniendo directamente en el campo y por separado el peso fresco de hojas (Bh), de ramas (Br), del fuste (Bf) y de la raíz (Bra). Para algunos árboles de *V. guatemalensis* y *H. alchorneoides* que por su tamaño representaban un ingreso económico para el propietario de la plantación, se determinó el volumen comercial por medio de la fórmula de Smalian (Prodan *et al.* 1997) y se

utilizó el peso específico de la madera (FAO 1992, Carpio 1995, CATIE 2003) para calcular su biomasa.

En el caso de la raíz, se evaluó principalmente la raíz estructural y todas aquellas raíces de diámetro menor que al extraer la raíz principal quedaron adheridas a ésta. Las raíces gruesas (diámetro > 5 mm, según la clasificación propuesta por Sierra *et al.* (2001), fueron estimadas mediante la excavación y extracción del sistema radicular de los árboles promedio seleccionados. La extracción de las raíces se realizó usando diferentes equipos según el sitio de trabajo y las facilidades existentes en las fincas; retroexcavadora, tractor agrícola con cadena y tecles fueron los más utilizados. Las raíces fueron lavadas en el campo y pesadas después de secarse al aire durante aproximadamente dos horas. De cada componente del árbol, en el campo se tomó una muestra de aproximadamente un kilogramo. Esta muestra se llevó al laboratorio y se secó en un horno a 60° C durante 72 horas para estimar su contenido de materia seca (MS).

Ajuste y selección de modelos. Los modelos se ajustaron mediante el método de mínimos cuadrados ordinarios. Los modelos que se ensayaron fueron aproximadamente 25 para cada componente de biomasa (Bh, Br, Bf, Bra y para biomasa total del árbol (Bt)). Para construir los modelos se utilizó el programa estadístico Statgraphics Centurion 15.1.02. Para seleccionar la ecuación de mejor ajuste se procedió según la metodología expuesta por Salas (2002) y Segura y Andrade (2008), cumpliendo los siguientes pasos:

- Comprobación de los supuestos del análisis de regresión (normalidad, independencia y homogeneidad de varianzas). Los modelos que no cumplieron con algunos de estos supuestos fueron eliminados.
- Cálculo de indicadores de ajuste: el coeficiente de determinación ajustado (R²aj), el error estándar de la estimación (SEE), la suma de cuadrados de los residuos de los predichos (PRESS). Aquellos modelos que presentaron, al menos, un coeficiente no significativo fueron eliminados (*P* < 0,05). También se obtuvo el índice de Furnival (Furnival 1961) para comparar el error de ecuaciones con distintas variables dependientes.

Cuadro 1. Distribución diamétrica de los árboles muestreados en bosque secundario y en plantaciones forestales de *V. guatemalensis* y *H. alchorneoides*.

Diametric distribution for sampled trees in secondary forests and native tree plantations of *V. guatemalensis* y *H. alchorneoides*.

Tipo de bosque	Clase diamétrica (cm)									Número de árboles
	2,5-4,9	5-9,9	10-14,9	15-19,9	20-24,9	25-29,9	30-34,9	35-39,9	40+	
Bosque secundario	39	40	35	33	11	2	–	–	–	160
<i>V. guatemalensis</i>	12	–	1	3	7	16	7	6	2	54
<i>H. alchorneoides</i>	9	6	3	16	19	5	–	–	–	58

- Cálculo de indicadores de capacidad predictiva de los modelos: el error cuadrático medio (ECM) [1] y la diferencia agregada (DA) [2].

Error cuadrático medio (ECM):

$$ECM = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (v_i - \bar{v}_i)^2}{n}} \quad [1]$$

Diferencia agregada (DA)

$$DA = \frac{\sum_{i=1}^n (v_i - \bar{v}_i)}{n} \quad [2]$$

Donde :

n = número de observaciones de la muestra

v_i = biomasa observada para la "i"-ésima observación

\bar{v}_i = volumen estimado para la "i"-ésima observación

Los modelos que cumplieron con los supuestos de regresión fueron calificados según los indicadores citados anteriormente. La calificación de 1 correspondió a cada indicador cuando está más cerca de cero, valores de 2, 3 etc., al alejarse de cero. El modelo con menor puntaje en los indicadores resultó seleccionado. Adicionalmente, se graficaron los valores estimados contra los observados para ver si los modelos sobreestiman o subestiman el cálculo de la biomasa. También por método gráfico se observó el comportamiento biológico de los modelos.

Los modelos seleccionados con transformaciones logarítmicas fueron corregidos utilizando un factor de corrección (FC) [3] según explica Sprugel (1983). Ecuación sugerida para calcular el factor de corrección:

$$FC = \exp(SSE^2/2) \quad [3]$$

Donde: SSE = error estándar estimado por la regresión.

Factores de expansión de la biomasa y relación biomasa radical-biomasa total. El factor de expansión de la biomasa (FEB) es el cociente entre la biomasa aérea total y la biomasa de los fustes. Se utiliza cuando no existe la información detallada de un inventario forestal con las distintas variables que caracterizan a cada árbol. Esta variable es interesante porque permite estimar la biomasa de las hojas, ramas y raíces. La biomasa húmeda total se obtiene multiplicando este cociente por el volumen del fuste, y esta biomasa se multiplica por la densidad específica promedio de las especies para obtener la biomasa seca (Dauber *et al.* 2008, Segura *et al.* 2000, Loguercio y Defoseé 2001, Segura y Kanninen 2002). En este trabajo se calculó el FEB para cada árbol de las 35 especies de

mayor IVI en bosque secundario y para las dos especies nativas en plantación (*V. guatemalensis* y *H. alchorneoides*), luego se obtuvo el promedio para cada tipo de cobertura. Además se calculó la relación entre la biomasa radical y la biomasa aérea total (Bra/Bat) y entre la biomasa radical y la biomasa del fuste (Bra/Bf).

RESULTADOS

Modelos de biomasa. El cuadro 2 y las figuras 1, 2 y 3 muestran los modelos seleccionados para cada tipo de cobertura vegetal (bosque secundario, *H. alchorneoides* y *V. guatemalensis*) y componente (Bh, Br, Bf y Bra), así como para la biomasa total (Bt), que incluye todos los componentes del árbol. El uso del factor de corrección incrementó entre 5 y 25% la biomasa estimada. Los valores más altos se presentan para los modelos de hojas y ramas que son los que mostraron los R²aj más bajos.

Todos los modelos seleccionados para las distintas especies y componentes del árbol mostraron un R²aj superior al 82,6%, un error estándar bajo y una $P < 0,05$. Además, los parámetros de cada modelo fueron siempre significativos con una $P < 0,05$, siendo ésta inferior en algunos casos. Se observó que los residuos de los modelos presentaron una distribución normal. Los modelos seleccionados expresan la biomasa como una función de la raíz cuadrada del d o del logaritmo natural (ln) del d . Solamente para la biomasa de ramas (Br) y biomasa total (Bt) en bosque secundario se transformó la variable dependiente en base a logaritmo (Log₁₀). El fuste, la raíz y la biomasa total son las variables que mostraron mejor ajuste, con R²aj > 91,3%, mientras las hojas y ramas entre 82,6 y 94,1%. Los modelos para las especies en bosque secundario presentaron R²aj menores en comparación con los de *H. alchorneoides* y *V. guatemalensis*, con diferencias marcadas en los modelos para hojas y ramas.

El d del árbol fue la variable que mejor se correlacionó con la biomasa seca de los diferentes componentes del árbol. La biomasa radical en bosque secundario fue el 25% de la biomasa aérea total y el 37% de la biomasa del fuste. En *V. guatemalensis* la biomasa radical fue el 26% de la biomasa aérea total y el 39% de la biomasa del fuste; y en *H. alchorneoides* el 30% de la biomasa aérea total y el 52% de la biomasa del fuste.

Factores de expansión de la biomasa (FEB) y relación biomasa aérea-biomasa radical. Para el bosque secundario el FEB promedio fue de 1,44, con un error de muestreo del 3,84%, mientras que la raíz representó el 25% de la biomasa aérea total y el 37% de la biomasa del fuste. Para *V. guatemalensis* y *H. alchorneoides* se obtuvo un FEB de 1,56, con errores de muestreo inferiores al 12,7%. La biomasa radical fue el 26% de la biomasa aérea total y el 39% de la biomasa del fuste en *V. guatemalensis* y el 30% y 52%, respectivamente, en *H. alchorneoides* (cuadro

Cuadro 2. Modelos seleccionados para la estimación* de biomasa de raíz (Bra), fuste (Bf), ramas (Br), hojas (Bh) y biomasa total del árbol (Bt).

Selected models for root (Bra), stem (Bf), branches (Br), leaves (Bh) and total biomass (Bt) estimation*.

Tipo de bosque	Modelo seleccionado	R ² aj(%)	SEE	IF	n	FC
Bosque secundario	Bra = exp(-3,98702 + 2,48739*ln(d))	91,25	0,5053	–	122	1,14
	Bf = exp(-2,03527 + 2,1305*ln(d))	92,98	0,3655	–	152	1,07
	Bh = exp(-4,63349 + 2,26866*ln(d))	83,04	0,6537	–	146	1,24
	Log(Br) = -4,28411 + 2,59073*ln(d)	88,25	0,6038	2,5	139	1,20
	Log(Bt) = -1,80246 + 2,28927*ln(d)	95,68	0,3056	7,7	147	1,05
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Bra = exp(-3,61646 + 1,43387* d ^0,5)	97,63	0,4538	–	41	1,11
	Bf = exp(-2,70052 + 1,48531 d ^0,5)	98,43	0,3735	–	46	1,07
	Br = exp(-3,34719 + 1,23299* d ^0,5)	92,66	0,6652	–	50	1,25
	Bh = exp(-2,04253 + 0,772285* d ^0,5)	89,05	0,5269	–	50	1,15
	Bt = exp(-1,44742 + 1,3308* d ^0,5)	97,98	0,3682	–	51	1,07
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	Bra = exp(-3,93253 + 1,77206* d ^0,5)	95,34	0,5321	–	–	1,15
	Bf = exp(-3,14557 + 1,78361* d ^0,5)	97,21	0,4084	–	55	1,09
	Br = (0,555562 + 0,012789* d ^2)^2	89,69	1,0203	–	49	–
	Bh = exp(-2,56196 + 1,03654* d ^0,5)	94,13	0,3664	–	49	1,07
	Bt = exp(-2,12607 + 1,69594* d ^0,5)	97,77	0,3478	–	53	1,06

* Raíz, fuste, ramas, hojas y biomasa total expresados en kilogramos/árbol; *d* (cm); exp (base del logaritmo natural); ln = logaritmo natural; Log = logaritmo base 10; R²aj = coeficiente de determinación ajustado; SEE = error estándar de los estimados; n = tamaño de la muestra; IF = índice de Furnival; FC = factor de corrección. Nota: todos los modelos tienen $P < 0,0000$ y la prueba de bondad de ajuste fue significativa al 95%.

3). El bosque secundario presentó el menor coeficiente de variación para el FEB (22,87%) y el más alto le correspondió a *V. guatemalensis* con 46,59%. Las relaciones Br/Bat y Br/Bf mostraron errores de muestreo más altos, que oscilaron desde 8,29% para la relación Br/Bat en bosque secundario a 21,16% en *V. guatemalensis*. Para estas dos variables también los coeficientes de variación fueron más altos.

DISCUSIÓN

En general, los modelos seleccionados presentan buenos ajustes (R²aj superior al 82,6%, con una $P < 0,05$) para todos los componentes de biomasa y poco grado de dificultad para el cálculo de la misma. Tienen como variable regresora el diámetro, el cual es muy simple de medir y se obtiene en la mayoría de estudios donde se colecta información para el manejo de plantaciones y/o bosque natural. Esto es una ventaja adicional ya que permite estimar la biomasa a partir de una sola variable. Los menores ajustes en los modelos se observan para bosque secundario y sobre todo para hojas y ramas (R²aj de 82,6 y 88,3%, respectivamente). Esto es de esperar debido a la mayor variabilidad de diámetros por los crecimientos de diferentes especies en comparación con las plantaciones donde las condiciones son más uniformes. Al respecto, Segura y

Andrade (2008) mencionan que la correlación entre el *d* y el volumen, la biomasa y el carbono de fustes y ramas gruesas son altas, pero bajas entre el *d* y la biomasa de hojas y ramas pequeñas. Montero y Kanninen (2002) y Pérez y Kanninen (2003) también reportaron correlaciones bajas para las hojas y las ramas con el *d*.

Resultados similares en grado de ajuste (R²) y variables utilizadas obtienen otros investigadores, por ejemplo, en plantaciones forestales Sanquetta *et al.* (2008), para *Pinus taeda* L., reportan R² que varían entre 89,8% y 96,6% en modelos para estimar la biomasa arbórea cuando correlacionan la biomasa con el *d* o *h*, R² intermedios (entre 70,2 y 85,3%) para el follaje y las ramas y R² muy bajos (33,5 a 55,6%) para la raíz. Návar *et al.* (2001) mencionan resultados similares para cinco especies del género *Pinus* en México, y obtienen R² bajos en modelos para estimar la biomasa foliar (promedio del 38%) y la biomasa de las ramas (66%), mientras que los modelos de biomasa total muestran un R² promedio del 87%. Sin embargo, Acosta *et al.* (2002) informan el uso del *d* como variable predictor de la biomasa foliar de *Pinus radiata* D. Don con un ajuste del 62%. Otros estudios con R² en general mayor a 90% son los de Pérez y Kanninen (2002), Montero y Kanninen (2002), Pérez y Kanninen (2003), y Montero y Montagnini (2006).

Otras experiencias de modelos en bosques primarios o secundarios, utilizando variables como *d*, *h*, volumen (*v*),

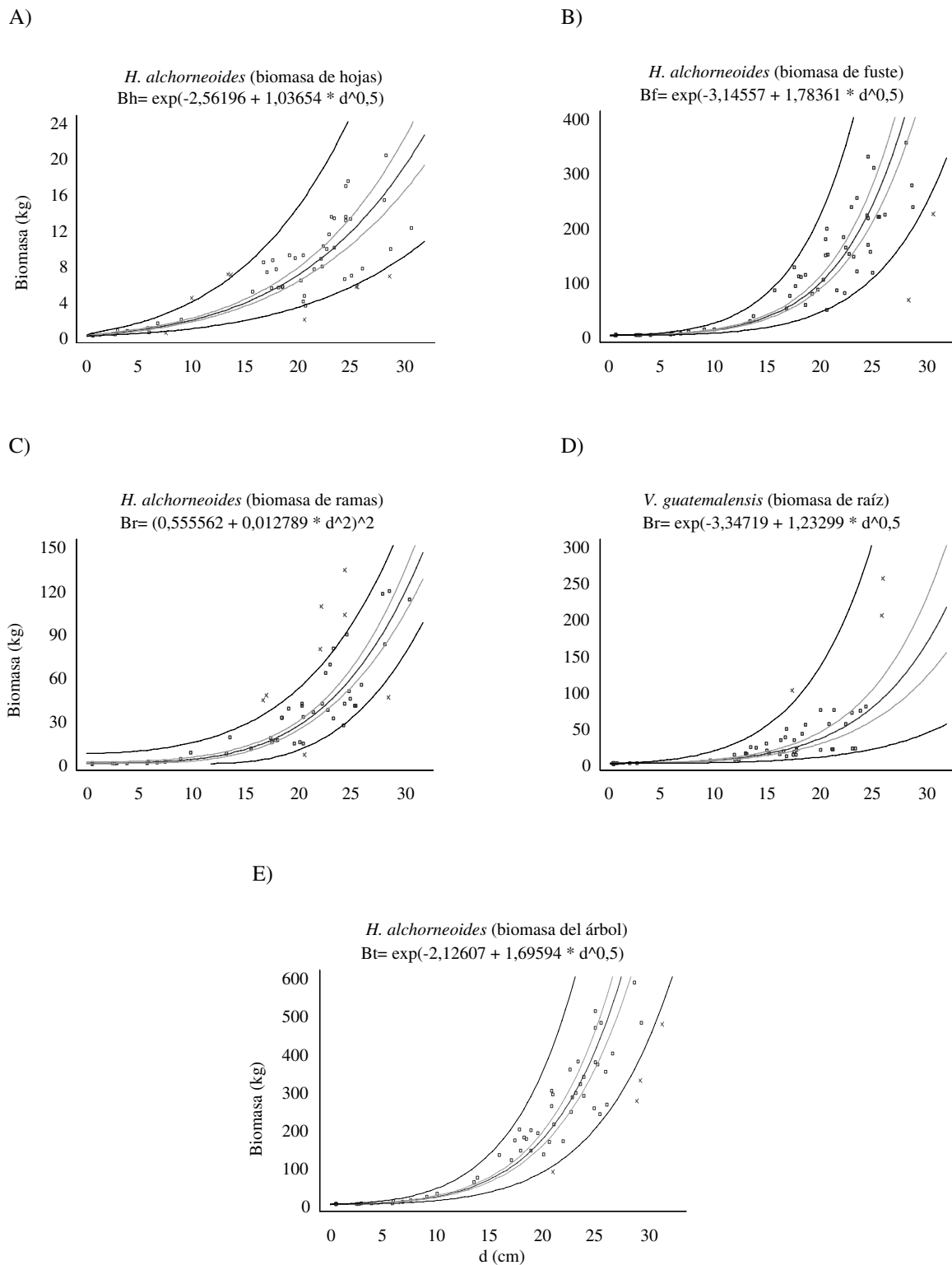


Figura 1. Ecuaciones de biomasa para árboles de *H. alchorneoides* en plantación forestal, por componente y para el árbol. A) biomasa de hojas, B) biomasa de fuste, C) biomasa de ramas, D) biomasa de raíz, E) biomasa del árbol.

Biomass equations for components of individual trees of *H. alchorneoides* under tree plantations. A) Biomass of leaves, B) biomass of stem, C) biomass of branches, D) biomass of roots, E) biomass of whole tree.

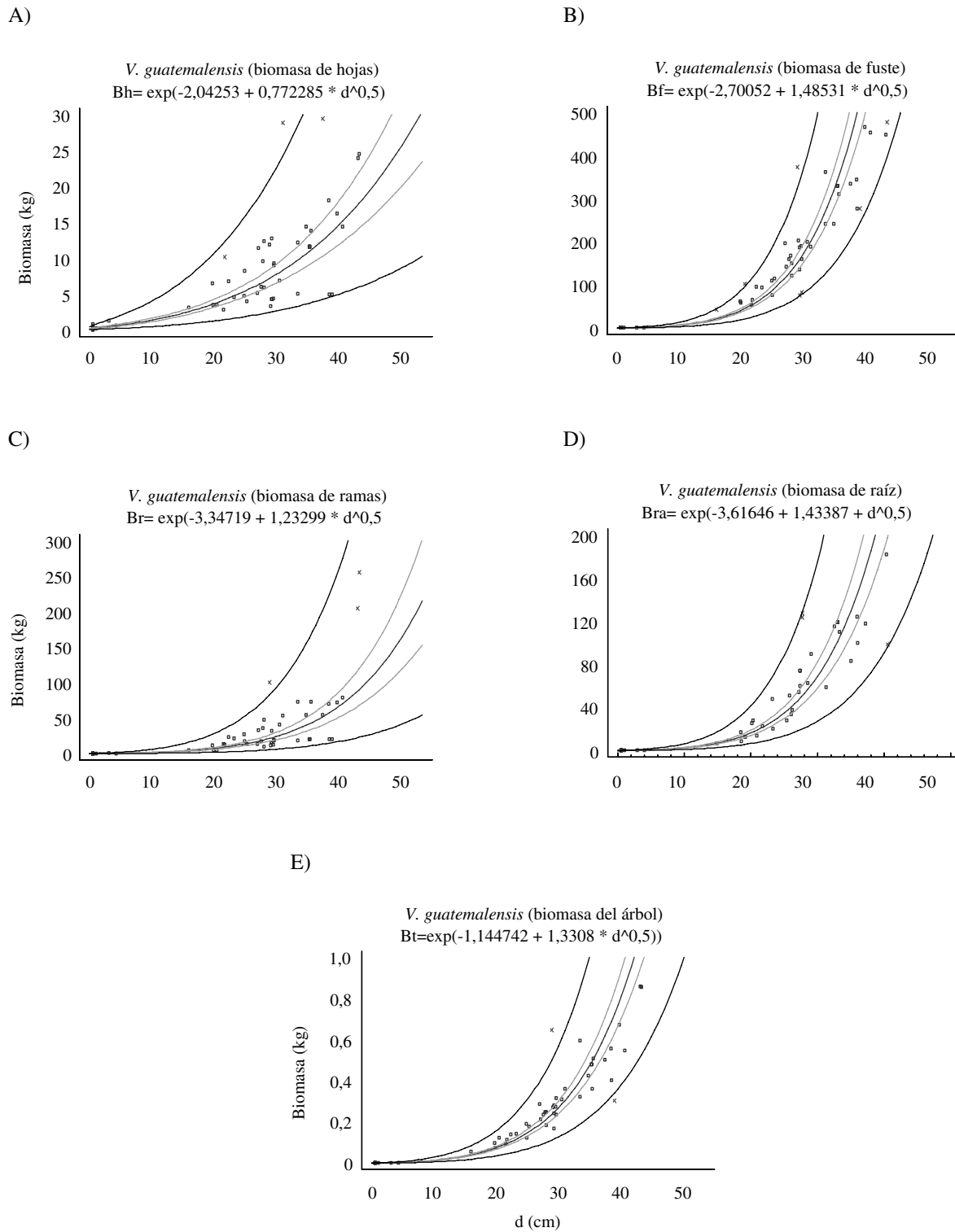


Figura 2. Ecuaciones de biomasa para árboles de *V. guatemalensis* en plantación forestal, por componente y para el árbol. A) biomasa de hojas, B) biomasa de fuste, C) biomasa de ramas, D) biomasa de raíz, E) biomasa del árbol.

Biomass equations for components of individual trees of *V. guatemalensis* under tree plantations. A) Biomass of leaves, B) biomass of stem, C) biomass of branches, D) biomass of roots, E) biomass of whole tree.

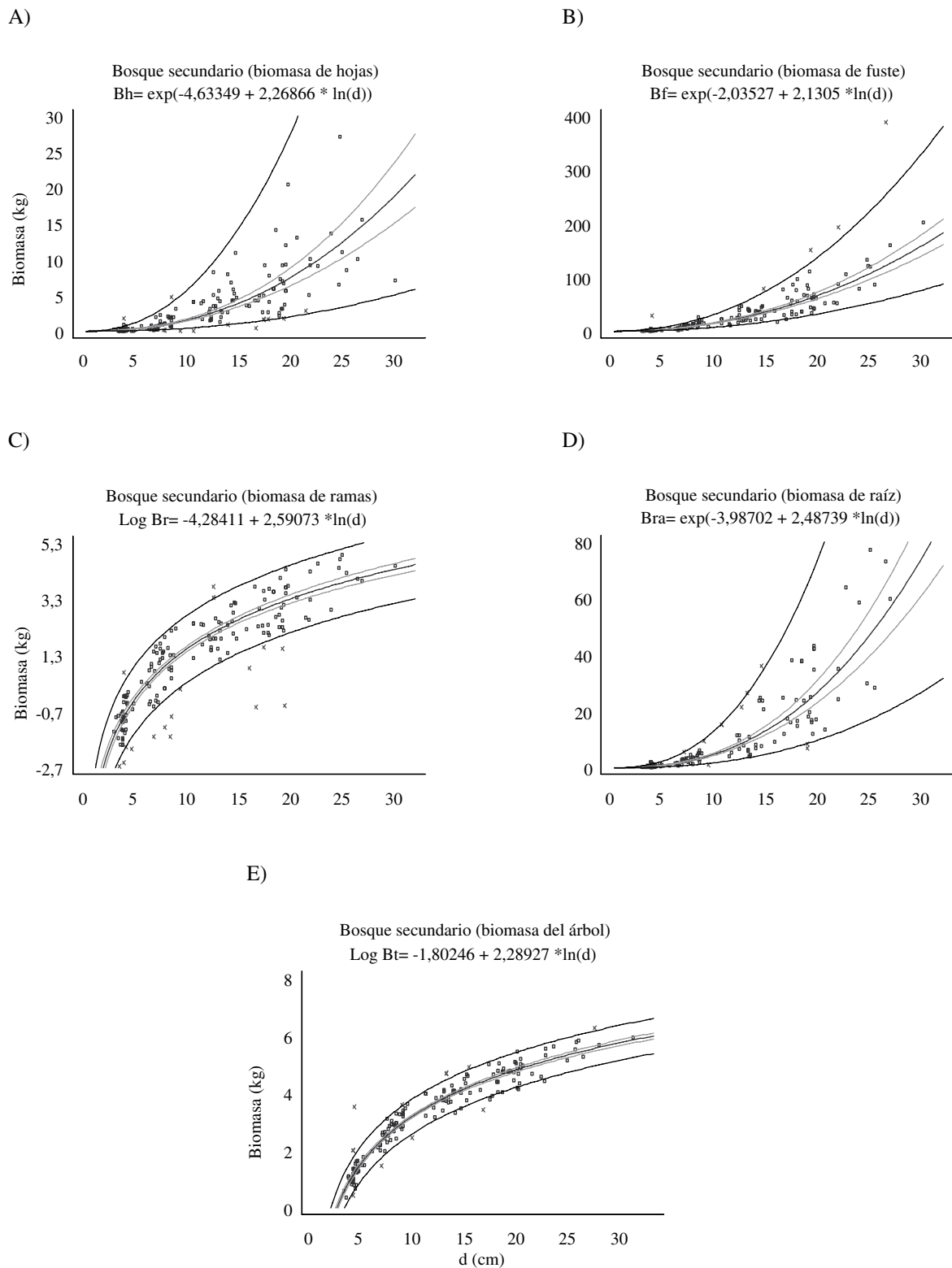


Figura 3. Ecuaciones de biomasa para especies en bosque secundario por componente y para el árbol. A) biomasa de hojas, B) biomasa de fuste, C) biomasa de ramas, D) biomasa de raíz, E) biomasa del árbol.

Biomass equations for components of individual trees for species under secondary forests. A) Biomass of leaves, B) biomass of stem, C) biomass of branches, D) biomass of roots, E) biomass of whole tree.

Cuadro 3. Factores de expansión de la biomasa (FEB) y relación biomasa radical (Bra), biomasa aérea total (Bat) y biomasa radical-biomasa del fuste (Bf) para las especies en bosque secundario y especies nativas en plantación.

Biomass expansion factors (BEF), radical biomass (Bra) to total aboveground biomass (Bat) and radical biomass (Bra) to stem biomass (Bf) for secondary forest and forest tree plantation species.

Tipo de bosque	Estadístico	FEB	Bra/Bat	Bra/Bf
Bosque secundario	N	139	139	139
	Mínimo	1,03	0,05	0,05
	Máximo	3,11	0,611	1,03
	Promedio	1,44	0,25	0,37
	E (%)	3,84	8,29	10,37
	CV (%)	22,87	49,38	61,73
<i>Vochysia guatemalensis</i>	N	54	45	45
	Mínimo	1,08	0,06	0,10
	Máximo	3,83	1,11	1,48
	Promedio	1,56	0,26	0,39
	E (%)	12,68	21,16	18,16
	CV (%)	46,59	70,96	60,90
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	N	58	42	42
	Mínimo	1,06	0,04	0,07
	Máximo	2,72	0,62	1,60
	Promedio	1,57	0,30	0,52
	E (%)	7,03	11,77	15,57
	CV (%)	26,77	38,14	50,46

N: tamaño de la muestra; E: error de muestreo calculado al 95% de confianza; CV: coeficiente de variación.

densidad específica de la madera (*DE*), el área basal (*G*) y con R^2 mayor a 85% son los informados por Brown e Iverson (1992) y Brown *et al.* (1989) en bosques tropicales en Centro y Suramérica, Francis (2000) en Puerto Rico, Segura *et al.* (2000) y Segura y Kanninen (2005) ambos en Costa Rica, Acosta *et al.* (2002) en Oaxaca, México, Schlegel (2001) en Chile, Gaillard *et al.* (2002) en Argentina, y en Colombia Orrego y del Valle (2001) y Sierra *et al.* (2001).

Según Sprugel (1983), las transformaciones logarítmicas utilizadas para construir modelos tienden a subestimar la variable de respuesta y por lo tanto recomienda utilizar un factor de corrección (FC). Sin embargo, en el caso de estimaciones de carbono, Orrego y del Valle (2001) no recomiendan utilizar este factor para obtener estimaciones conservadoras y dar mayor confianza a los inversionistas. En este trabajo la corrección aplicada según la fórmula 3 de la metodología incrementa el valor de la biomasa estimada en más de un 5%. Los valores más altos, hasta del 25%, se presentan en los modelos de biomasa para hojas y ramas, que son los que muestran los menores ajustes (R^2_{aj}). En

los modelos para raíz, fuste y para el árbol completo el FC varía entre 1,05 y 1,15. Estos FC no son congruentes con los gráficos de biomasa observada vs biomasa calculada, en donde se observa, en forma general, que los modelos elegidos sobrestiman la biomasa principalmente en bosque secundario y en *V. guatemalensis*. En este caso específico, el uso del FC incrementaría aún más la biomasa calculada. Por esta razón, y siguiendo la recomendación de Orrego y del Valle (2001) no aconsejamos utilizar este factor, su aplicación queda a juicio de quien utilice las ecuaciones. Factores de corrección muy similares calcularon Montero y Kanninen (2002) y Montero y Montagnini (2006) para especies nativas en plantación.

En este estudio no hubo segregación de especies o grupos de especies en bosque secundario para construir los modelos, porque el número de individuos por especie o por grupo de especies fue limitado. De la muestra de árboles a los cuales se les cuantificó la biomasa, 31 especies están representadas por menos de ocho individuos y en las cuatro restantes el número de individuos está en 11 y 35, pero no se logra cubrir el rango diamétrico observado en los bosques estudiados. Al mezclar todas las especies la muestra es bastante grande ($n = 160$) y se cubre la amplitud diamétrica con buena representación por rango diamétrico como se muestra en el cuadro 1. Al respecto Segura y Andrade (2008) recomiendan construir modelos de volumen, biomasa o carbono para especies leñosas perennes, con una muestra de al menos 30 individuos, distribuidos equitativamente en todo el rango diamétrico. Por otra parte, para ecosistemas mixtos, muchos investigadores construyen sus modelos tomando como referencia la dominancia de las especies (Segura *et al.* 2000, Acosta *et al.* 2001, Segura y Kanninen 2005, Segura *et al.* 2006), otros seleccionan las especies a conveniencia (Moraes 2001) o aleatoriamente (Aguilar 2001, Arreaga 2002), y en otros casos se utiliza la técnica del árbol promedio como recomienda MacDicken (1997). En este estudio la selección de las especies en la unidad de muestreo se realizó por clase diamétrica, lo cual garantiza una mayor cobertura del rango diamétrico observado, y además se eligió la especie de mayor Índice de Importancia Ecológica. Este concepto es ecológicamente más aceptado porque se fundamenta en la abundancia, en la dominancia y en la frecuencia, de tal forma que la selección de especies para construir los modelos para bosque secundario fue más rigurosa. A juicio de los autores, el tamaño de muestra utilizado, la cobertura diamétrica y la forma de elegir los árboles para cuantificarles la biomasa y el carbono dan más confiabilidad a los modelos seleccionados.

Factores de expansión de la biomasa (FEB). Los FEB calculados presentan errores de muestreo bajos ($< 12,7\%$, cuadro 3), lo que indica que el tamaño de la muestra utilizado es bastante aceptable. El FEB indica el peso esperado en biomasa de fuste por cada tonelada de biomasa total. Por ejemplo, con un FEB de 1,44, de una tonelada de biomasa

total 0,44 toneladas corresponden a biomasa de fuste. Los FEB calculados en este trabajo se encuentran dentro del rango de lo reportado en la literatura para varias especies en bosques naturales y en plantaciones, por ejemplo, Segura (1997) y Segura *et al.* (2000) en Costa Rica, reportaron valores de 1,7 y 1,6 respectivamente; Soliz (1998) en Bolivia encontró un FEB de 2,5; Schlegel (2001) en Chile reportó cifras de 1,98 con raíz y 1,56 sin raíz. Otros estudios con FEB con cifras que oscilan entre 1,5 y 2,88 son los de Aguilar (2001), Arrega (2002), FAO (2003), Montero y Kanninen (2002), Dauber *et al.* (2008).

Igualmente que los FEB, las relaciones de biomasa de raíces-biomasa aérea total, biomasa de raíces-biomasa del fuste, permiten hacer estimaciones rápidas de la biomasa de raíces. Este componente ha sido poco estudiado por su grado de dificultad y alto costo (Schlegel *et al.* 2001). Es importante destacar en este estudio el esfuerzo realizado para cuantificar la biomasa de la raíz estructural, encontrándose que la misma representa entre el 25 y el 30% de la biomasa aérea total del árbol y relaciones hasta del 52% cuando se compara con la biomasa del fuste. Estas cifras son similares a las encontradas en otros estudios. En Costa Rica FAO (2003) utilizó un factor de expansión de raíces de 1,5 y 1,7 para plantaciones de los géneros *Pinus* L. y *Eucalyptus* L'Herit, respectivamente. Cairns *et al.* (1997) encontraron una relación de biomasa radical/biomasa aérea de entre 0,2 y 0,3. Dixon (1995) menciona que la biomasa de raíces representa el 10% de la biomasa aérea en sitios húmedos y cerca del 30% en lugares semiáridos, mientras MacDicken (1997) da un rango de 10 a 40%; este mismo autor también cita que en bosques tropicales la relación biomasa de raíces-biomasa aérea varía de 0,03 a 0,49 y recomienda utilizar un valor de 0,10 a 0,15 para ofrecer resultados conservadores. Aunque la recomendación de MacDicken (1997) es compartida y se reconoce el grado de dificultad y alto costo que la cuantificación de la biomasa de raíces conlleva, es oportuno realizar estudios locales que permitan una cuantificación más precisa de la biomasa, ya que la diferencia entre utilizar valores generales y cifras de trabajos locales es bastante marcada.

CONCLUSIONES E INVESTIGACIONES FUTURAS

Todos los modelos seleccionados, con el *d* como variable predictora, para estimar la biomasa de los distintos componentes del árbol en especies nativas costarricenses, de bosque secundario o en plantaciones, fueron estadísticamente significativos y con ajustes superiores al 82,6%. En forma general, el fuste, la raíz y la biomasa total fueron las variables que mostraron mejores ajustes, superiores al 91,3%. Los modelos para el grupo de especies de bosque secundario mostraron ajustes inferiores a los obtenidos para las especies en plantación. Estas cifras son coincidentes con lo reportado en la literatura sobre investigaciones similares realizadas tanto en bosque natural como en plantaciones

y en diferentes climas. Tener como variable predictora el *d* es una ventaja debido a que su medición en el campo es muy fácil de realizar. Los FEB para las especies en bosques secundarios y en plantaciones de *H. alchorneoides* y *V. guatemalensis* fueron de 1,44; 1,56 y 1,57 respectivamente. La relación de la biomasa radical respecto a la biomasa aérea total y la biomasa del fuste fue 0,25 y 0,37, respectivamente, en bosques secundarios; 0,26 y 0,39 en *V. guatemalensis* y 0,3 y 0,52 en *H. alchorneoides*.

Estas investigaciones proporcionan una base sólida para evaluar la capacidad de fijación de carbono de los bosques secundarios y plantaciones en la zona Caribe de Costa Rica. Con las cifras obtenidas y conociendo las tasas de abandono de tierras cultivadas y pastizales y su transformación en bosques secundarios, así como la superficie apta para ser reforestada, se pueden calcular las cantidades de carbono susceptibles de ser almacenadas en la vegetación de esta parte del mundo. De ello pueden beneficiarse una amplia gama de organismos e instituciones, incluyendo organismos internacionales, agencias gubernamentales, ONGs, empresas e inversores.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro más sincero agradecimiento a los Ing. Johan Montero Duarte y Henry Toruño Gutiérrez, funcionarios del Instituto de Investigación y Servicios Forestales de la Universidad Nacional Autónoma de Costa Rica, por apoyo en la recolección de información de campo. Este trabajo ha sido financiado por la Universidad Nacional Autónoma de Costa Rica, el Ministerio de Ciencia y Tecnología de Costa Rica y gracias al apoyo de la empresa privada. El primer autor se benefició de una beca del Programa Miguel de Cervantes para realizar su tesis doctoral en la Universidad de Alcalá de Henares, España.

REFERENCIAS

- Acosta MM, HJ Vargas, MA Velázquez, J Etchevers. 2002. Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia* 36(6): 725-736.
- Acosta M, K Quednow, J Etchevers, C Monreal. 2001. Un método para la medición del carbono almacenado en la parte aérea de sistemas de vegetación natural e inducida en terrenos de ladera en México. *In* Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile. 18 al 20 de octubre del 2001. 11 p.
- Aguilar S. 2001. Estimación de biomasa aérea y carbono almacenado en el área de aprovechamiento anual 2001, Uaxactún, Flores, Petén. Tesis Licenciatura Universidad de San Carlos de Guatemala, Centro Universitario de Petén. 68 p.
- Araujo T M, N Higuchi, JA de Carvalho Junior. 1999. Comparison of formula for biomass content determination in a tropical

- rain forest site in the state of Par. Brazil. *Forest Ecology and Management* 117: 43-52.
- Arreaga, W. 2002. Almacenamiento de carbono en bosques con manejo forestal en la Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala. Tesis Mag. Sc. CATIE, Turrialba, CR. 86 p.
- Begon M, J Harper, CR Townsend. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. Oxford, UK. Blackwell Scientific Publications. 876 p.
- Budowski B. 1999. Secuestro de carbono y gestión forestal en América Tropical. Bosques y Desarrollo. *Abril* 20-21: 17-20.
- Brown S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests. A primer. Roma, Italia. FAO. 55 p. (Informe Montes N°134).
- Brown S. 1996. Mitigation potential of carbon dioxide emission by management of forest in Asia. *Ambio* 25(4): 273-278.
- Brown S, LR Iverson. 1992. Biomass estimates for tropical forests. *World Resource Review* 4(3): 366-383.
- Brown S, A Gillespie, A Lugo. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35(4): 881-902.
- Cairns M, S Brown, E Helmer, G Baumgardner. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forest. *Oecologia* 111: 1-11.
- CATIE (Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza, CR). 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. Turrialba, Costa Rica. Ed. J Cordero y DH Boshier. CATIE. 1079 p.
- Carpio I. 1995. Maderas de Costa Rica: 150 especies comerciales. San José, Costa Rica. 2 ed. Universidad de Costa Rica. 338 p.
- Ciesla WM. 1996. Cambio climático, bosques y ordenación forestal. Una visión de conjunto. Roma, Italia. FAO. 147 p. (Estudio FAO Montes N° 126).
- Dauber E, J Terán, R Guzmán. 2008. Estimaciones de biomasa y carbono en bosques naturales de Bolivia. *Revista Forestal Iberoamericana* 1(1):1-10. Consultado 25 nov. 2008. Disponible en <http://www.revforiberoamericana.ula.ve/archivos/DOC2.pdf>
- Dixon K. 1995. Sistemas agroforestales y gases de invernadero. *Agroforestería en las Américas* 2(7): 22-26.
- Dixon K, P Schroeder, JK Winjum. 1991. Assessment of promising forest management practices and technologies for enhancing the conservation and sequestration of atmospheric carbon and their costs at the site level. Corvallis, Or., USA. USEPA. 100 p.
- Eamus, K McGuinness, W Burrows. 2000. Review of allometric relationships for estimating woody biomass for Queensland, the northern territory and western Australia. National Carbon accounting system. 56 p. (Technical report N° 5).
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, It). 2003. Serie Centroamericana de bosques y cambio climático. Costa Rica frente al cambio climático. 60 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, It). 1992. Biomasa primer. Roma, Italia. FAO. Sin paginación.
- Francis JK. 2000. Estimating biomass and carbon content of saplings in Puerto Rican secondary forests. *Caribbean Journal of Science* 36(3-4): 346-350.
- Furnival GM. 1961. An index for comparing equations used in constructing volume tables. *Forest Science* 7(4): 337-341.
- Gaillard C, M Pece, M Juárez. 2002. Biomasa aérea de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) en dos localidades del Parque Chaqueño Seco. *Revista Ciencias Ambientales - Quebracho* 9: 116-127.
- Herrera W. 1985. Clima de Costa Rica: Vegetación y Clima de Costa Rica. Volumen 2. Editor Luis Diego Gómez. San José, Costa Rica. UNED. 118 p.
- Holdridge L. 1967. Life Zone Ecology. San José, Costa Rica. Centro Científico Tropical. 82 p.
- IPCC (The Intergovernmental Panel on Climate Change). 2003. Good practice guidance for land use, land-use change and forestry. Consultado 25 de feb. 2008. Disponible en <http://www.ipcc-nggip-iges.or.jp>
- IPCC (The Intergovernmental Panel on Climate Change). 2006. Glosario del IPCC para el Cambio Climático. Consultado 3 mar. 2006. Disponible en <http://www.greenfacts.org/es/cambio-climatico/toolboxes/glossary.htm>
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica, CR). 2004. Atlas digital de Costa Rica. Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Escuela de Ingeniería Forestal. Cartago, CR.
- Jordan CF, C Uhl. 1978. Biomasa of a "tierra firme" forest of the Amazon Basin. *Oecologia Plantarum* 13(4): 387-400.
- Klinge H, R Herrera. 1983. Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in Southern Venezuela: The tall Amazon Caatinga Forest. *Vegetatio* 53: 65-64.
- Krebs JC. 1985. Ecología: Estudio de distribución y abundancia. México. Segunda edición. Harla México. 753 p.
- Lagos O, S Vanegas. 2003. Impacto del aprovechamiento forestal en la biomasa y carbono de bosques naturales de Nueva Quezada, Río San Juan. Tesis Mag. Sc. Universidad Centroamericana, Managua, Nicaragua. 121 p.
- Loguercio G, G Defossé. 2001. Ecuaciones de biomasa aérea, factores de expansión y de reducción de la lenga *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl) Krasser, en el So del Chubut, Argentina. In Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile. 18 al 20 de octubre de 2001. 11 p.
- MacDicken K. 1997. A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects. Forest carbon Monitoring Program. Winrock International Institute for Agricultural Development (WRI). Consultado 22 ago. 2007. Disponible en <http://www.winrock.org/REEP/PUBSS.html>
- Malhi Y, J Grace. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution* 15(8): 332-336.
- Márquez L. 1997. Validación de campo de los métodos del Instituto Winrock para el establecimiento de parcelas permanentes de muestreo para cuantificar carbono en sistemas agroforestales. Guatemala. Universidad del Valle de Guatemala. 45 p.
- Mena M. 2007. Clima de Costa Rica. Vertiente del Caribe. Instituto Meteorológico Nacional. Consultado 3 ene. 2007. Disponible en http://www.imn.ac.cr/educacion/climacr/vertient_caribe.html
- Montero M, M Kanninen. 2002. Biomasa y Carbono en plantaciones de *Terminalia amazonia* (Gmel.) Excell en la zona Sur de Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 39-40: 50-55 p.
- Montero M, F Montagnini. 2006. Modelos alométricos para la estimación de biomasa de diez especies nativas en plantaciones en la región Atlántica de Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* 45: 118-125.

- Moraes Ch. 2001. Almacenamiento de carbono en bosques secundarios en el municipio de San Carlos, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE, 116 p.
- Návar J, N González, J Graciano. 2001. Ecuaciones para estimar componentes de biomasa en plantaciones forestales de Durango, México. In Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile. 18 al 20 de octubre del 2001. 12 p.
- Orrego S, JI del Valle. 2001. Existencias y tasas de crecimiento neto de la biomasa y del carbono en bosques primarios y secundarios de Colombia. In Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile. 18 al 20 de octubre del 2001. 31 p.
- Parresol BR. 1999. Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparisons. *Forest Science* 45(4): 573-593.
- Pérez D, M Kanninen 2003. Aboveground biomass of *Tectona grandis* plantations in Costa Rica. *Journal of Tropical Forest Science* 15(1): 199-213: 1-9.
- Pérez, D, M Kanninen. 2002. Wood specific gravity and aboveground biomass of *Bombacopsis quinata* plantations in Costa Rica. *Forest Ecology Management* 165(1-3).
- Prodan M, R Peters, F Cox, P Real. 1997. Mensura forestal. Serie de investigación y evaluación en desarrollo sostenible. San José, Costa Rica. IICA, GTZ. 561 p.
- Salas C. 2002. Ajuste y validación de ecuaciones de volumen para un relicto del bosque de Roble-Laurel-Lingue. *Bosque* 23(2): 81-92.
- Saldarriaga JG, DC West, ML Tharp, C Uhl. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Río Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76: 938-958.
- Sanquetta CR, L Farinha, J Eduardo. 2008. Ecuaciones de biomasa aérea y subterránea en plantaciones de *Pinus taeda* en el sur del Estado de Paraná, Brasil. Universidad Federal del Paraná, Departamento de Ciencias Forestales. *Revista Patagonia Forestal*. 9 p. Consultado 22 dic. 2008. Disponible en http://www.ciefag.org.ar/patagoniaforestal/2002-1/biomasa_pinus.htm
- Schlegel B. 2001. Estimaciones de biomasa y carbono en bosques del tipo forestal siempreverde. In Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile. 18 al 20 de octubre del 2001. 13 p.
- Schlegel B, J Gayoso, J Guerra. 2000. Medición de la capacidad de captura de carbono en bosques de Chile y promoción en el mercado mundial: Manual de procedimientos: Muestreos de biomasa forestal. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile. 24 p.
- Schlegel B, J Gayoso, J Guerra. 2000. Medición de la capacidad de captura de carbono en bosques de Chile y promoción en el mercado mundial: Manual de procedimientos para inventarios de carbono en ecosistemas forestales. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile. 15 p.
- Segura M. 1997. Almacenamiento y fijación de carbono en *Quercus costarricensis*, en un bosque de altura en la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. Escuela de Ciencias Ambientales. 126 p. + anexos.
- Segura M, H Andrade. 2008. ¿Cómo hacerlo? ¿Cómo construir modelos alométricos de volumen, biomasa o carbono de especies leñosas perennes? *Agroforestería de las Américas* 46: 89-96.
- Segura M, M Kanninen. 2002. Inventario para estimar carbono en ecosistemas forestales. In Orozco L, C Brumer eds. Inventarios forestales para bosques latifoliados en América Central. Turrialba, Costa Rica. CATIE. p. 173-212. (Serie Técnica. Manual Técnico N° 50).
- Segura M, M Kanninen. 2005. Allometric models for tree volume and total aboveground biomass in a tropical humid forest in Costa Rica. *Biotrópica* 37(1): 2-8.
- Segura M, M Kanninen, M Alfaro, JJ Campos. 2000. Almacenamiento y fijación de carbono en bosques de bajura de la zona atlántica de Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 30: 23-28.
- Segura M, M Kanninen, D Suárez. 2006. Allometric models for estimating aboveground biomass of shade trees and coffee bushes grown together. *Agroforest Systems* 68:143-150.
- Sierra C.2001. Biomasa de raíces en bosques primarios y secundarios del área de influencia de la Central Hidroeléctrica Porce II. Trabajo de grado ingeniero forestal. Medellín, Colombia. Universidad Nacional de Colombia.
- Sierra C, JI del Valle, S Orrego. 2001. Ecuaciones de biomasa de raíces y sus tasas de acumulación en bosques sucesionales y maduros tropicales en Colombia. In Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, Chile. 18 al 20 de octubre del 2001. 16 p.
- Snowdon P, J Raison, H Keith, K Montagu, H Bi, P Ritson, P Grieson, M Adams, W Burrows, D Eamus. 2001. Protocol for sampling tree and stand biomass, National Carbon Accounting System technical report, n° 31, primer borrador. Australian Greenhouse Office, Au.114 p.
- Soliz B. 1998. Valoración económica del almacenamiento y fijación de carbono en un bosque subhúmedo estacional de Santa Cruz, Bolivia. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 113 p + anexos. Sprugel DG. 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology* 64(1): 209-210.

Recibido: 11.08.08
Aceptado: 12.01.09