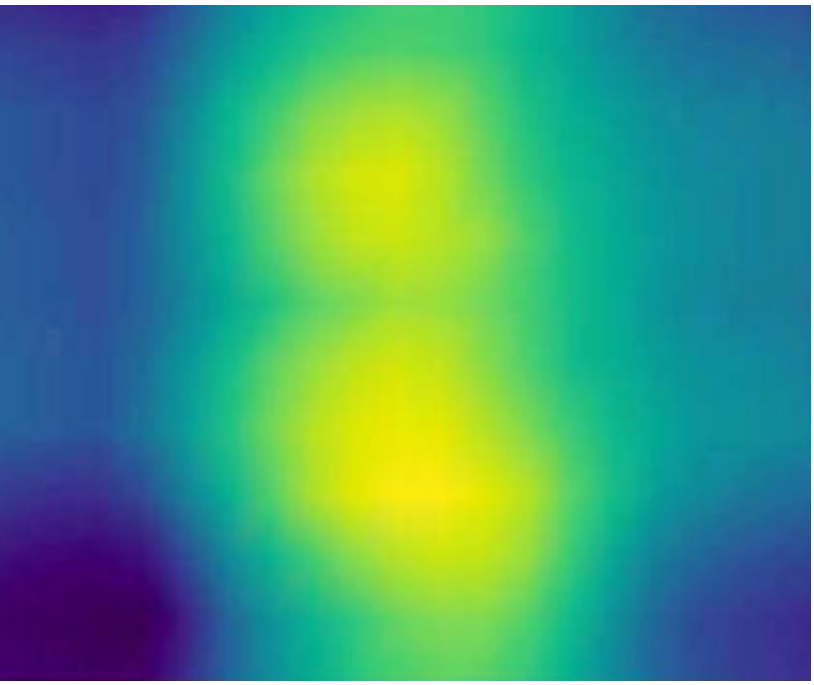
TÓPICOS METEOROLÓGICOS Y OCEANOGRÁFICOS

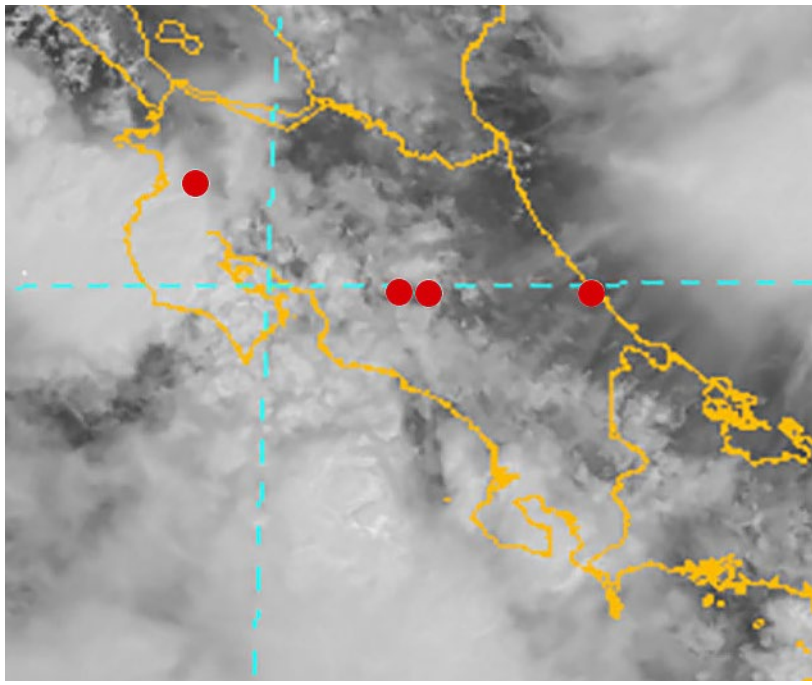
Número 2
ISSN 2953-738X

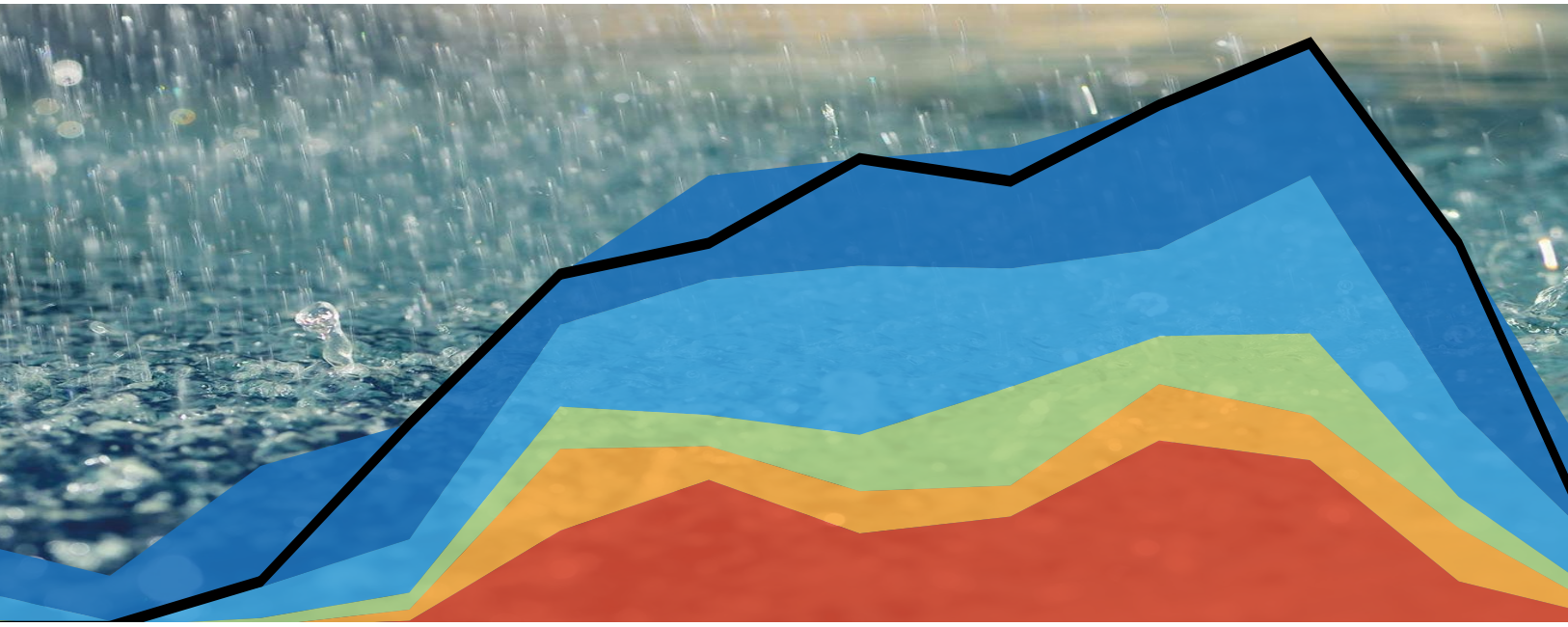
Ministerio de Ambiente y Energía - Instituto Meteorológico Nacional

Instituto Meteorológico Nacional
Fundado en 1888

ISSN 2953-738X | Volumen 19 | Diciembre 2020





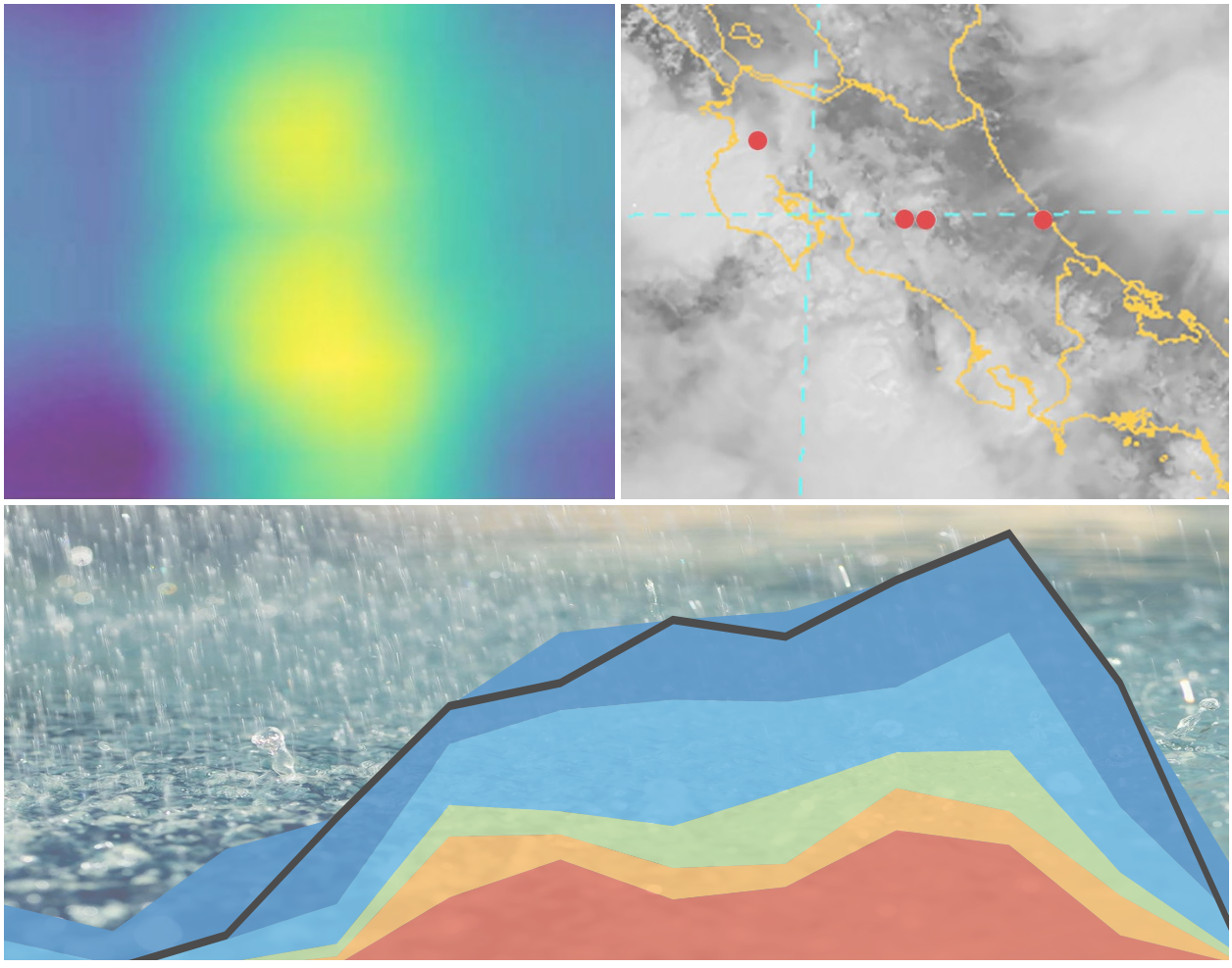


San José, Costa Rica

Número 2
ISSN 2953-738X

TÓPICOS METEOROLÓGICOS Y OCEANOGRÁFICOS

ISSN 2953-738X Volumen 19 Diciembre 2020



MINAE
Ministerio de Ambiente y Energía

imn
Instituto Meteorológico Nacional
Fundado en 1888

Ministerio de Ambiente y Energía
Instituto Meteorológico Nacional

Coordinación general:
Lic. Werner Stolz España

Edición:
Dra. Gladys Jiménez Valverde

Comité editorial:
Ing. José Alberto Retana Barrantes
Lic. Luis Fernando Alvarado Gamboa
MSc. Eladio Solano León

Diseño y diagramación:
Rodrigo Granados Jiménez

Imágenes de portada:
Tomadas de los artículos incluidos en esta edición.

La revista "Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos" es publicada por el Instituto Meteorológico Nacional, Ministerio de Ambiente y Energía, Costa Rica. Tiene como finalidad dar a conocer los resultados de investigaciones y estudios en Ciencias de la Atmósfera y Oceanografía Física.

* Los artículos publicados en Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos expresan la opinión del autor y no necesariamente del Instituto Meteorológico Nacional

CONTENIDO

Pág. Artículo

5 El extremo lluvioso de 1886 en Costa Rica: el año con más precipitación en la historia de San José
RODRIGO GRANADOS JIMÉNEZ

39 Desviaciones entre predicciones y mediciones de las mareas en Costa Rica, América Central
OMAR G. LIZANO
RODNEY E. MORA ESCALANTE

49 Variables meteorológicas aeronáuticas en los cuatro aeropuertos internacionales de Costa Rica durante la influencia del ciclón tropical Nate
JOSÉ PABLO VALVERDE MORA

68 Análisis estadístico, temporal y espectral de datos meteorológicos de la región de San Ramón, Alajuela
EDUARDO ARIAS NAVARRO
MIGUEL ÁNGEL JIMÉNEZ VARGAS

84 Modelos de biomasa y carbono en ecosistemas forestales naturales en Costa Rica
WILLIAM FONSECA GONZÁLEZ
FEDERICO ALICE GUIER
RONNY VILLALOBOS CHACÓN

Modelos de biomasa y carbono en ecosistemas forestales naturales en Costa Rica

WILLIAM FONSECA GONZÁLEZ[1]
FEDERICO ALICE GUIER[2]
RONNY VILLALOBOS CHACÓN[3]

Resumen

El objetivo del estudio fue cuantificar la biomasa y el carbono almacenado en bosques naturales de tres zonas geográficas de Costa Rica, a fin de desarrollar modelos para predecir la biomasa y el carbono por componente del árbol y para el ecosistema. Con un muestreo aleatorio en parcelas anidadas y utilizando el método destructivo se evaluó la biomasa arbórea y subterránea de árboles de diámetro promedio, la necromasa y la vegetación herbácea. A través de regresión lineal simple se desarrollaron modelos usando como variable predictora el diámetro y el área basal por hectárea. Los modelos elegidos para los componentes estructurales del árbol, para el árbol completo y para el ecosistema, presentaron ajustes muy satisfactorios (R^2>78,7%) con bajo error de estimación. La biomasa total osciló entre 162,3 Mg ha^{-1} (73,7 Mg C) en la zona norte y 476,4 Mg ha^{-1} (208,2 Mg C) en los bosques de las zonas altas, el 93,6% corresponde a biomasa o carbono en los árboles. La fracción de carbono varió entre 34,2% en la necromasa fina y 45,6% en el fuste y la raíz. El factor de expansión de biomasa para incluir la copa fue de 1,5 y de 1,41 para la raíz.

PALABRAS CLAVE: BIOMASA, BOSQUE NATURAL, CARBONO, MODELOS ALOMÉTRICOS, SERVICIOS AMBIENTALES, REGRESIÓN LINEAL.

Abstract

The aim of this study was to quantify biomass and carbon stored in natural forests of three distinct geographic regions of Costa Rica, in order to develop allometric models per tree component and for each ecosystem. Above and belowground biomass was evaluated using a random sampling design, nested plots and a destructive method for trees with average diameter, necromass and herbaceous vegetation. Models were developed through simple lineal regressions using diameter and basal area (ha) as predictive variables. The selected models for tree components, the whole tree and for the ecosystem showed a satisfactory goodness of fit (R^2>78.7%) and a low estimation error. Total biomass varied between 162.3 Mg ha^{-1} (73.7 Mg C) in the North Region and 476.4 Mg ha^{-1} (208.2 Mg C) in mountain forests (≥ 1000 m asl), with 93.6% corresponding to tree biomass. Carbon fractions varied between 34.2% in fine necromass and 45.6% in tree stems and roots. The biomass expansion factor was 1.5 while the root/shoot ratio was 1.41.

KEY WORDS: BIOMASS, NATURAL FOREST, CARBON, ALLOMETRIC MODELS, ENVIRONMENTAL SERVICES, LINEAR REGRESSION.

1 Doctor en Cambio Global y Desarrollo Sostenible. Docente e investigador de la Escuela de Ciencias Ambientales e Instituto de Investigación y Servicios Ambientales, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica, wfonseca@una.cr. https://orcid.org/0000-0002-4546-9035

2 Doctor en Ecología y Manejo Forestal. Docente e investigador de la Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. Correo electrónico: federico.alice.guier@una.cr. https://orcid.org/0000-0002-6155-0562

3 Máster en Ciencias Forestales. Docente e investigador de la Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. Correo electrónico: ronny.villalobos.chacon@una.cr. https://orcid.org/0000-0003-2606-5286

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques juegan un papel importante dentro del ciclo global de carbono a través de la remoción, almacenamiento y liberación de dióxido de carbono (CO_2). Estos contienen aproximadamente el 80% de toda la biomasa viva del planeta (Chave et al., 2009) y de esta, los bosques tropicales representan el 40% y son responsables del 35% de la producción primaria neta global (Schimel et al., 2002). Sin embargo, es también en estos bosques donde existe la mayor incertidumbre sobre el intercambio de gases entre el reservorio terrestre, la atmósfera y los océanos (Avitabile et al., 2016; Drake et al., 2018). Por esta razón, es necesario el mejor entendimiento de los procesos que determinan este intercambio de gases para conocer el efecto que tienen los bosques sobre el clima y viceversa.

Además, las iniciativas que pretenden la mitigación del cambio climático a través del manejo de ecosistemas forestales requieren de información confiable sobre las emisiones y remociones de carbono asociadas al cambio de uso del suelo (Avitabile et al., 2016; Van Breugel et al., 2011; Chave et al., 2014). También la estimación de la biomasa brinda información relevante sobre las funciones que cumple el ecosistema, y es capaz de explicar gran parte de los procesos ecológicos y la capacidad del bosque de prestar servicios ambientales (Chave et al., 2009; Lohbeck et al., 2015).

En un bosque, el carbono se encuentra distribuido en la biomasa arriba y abajo del suelo, materia orgánica muerta y el suelo. Debido a que la biomasa en árboles es el principal componente, la mayoría de los esfuerzos se han dirigido hacia su cuantificación. Componentes como las raíces (biomasa abajo del suelo) difícilmente se cuantifican (Chave et al., 2009) y en aquellos casos en que se realiza, es usualmente utilizando factores de expansión que convierten biomasa arriba del suelo (tronco) en biomasa abajo del suelo. Debido a la variación que ocurre por las condiciones del sitio, las características del bosque y su manejo, este componente requiere de mayor atención (Mohren et al., 2012).

La variabilidad en las condiciones del sitio, es la responsable de gran parte de la incertidumbre en los estimados de carbono. La biomasa en los distintos compartimentos puede variar debido a disturbios antropogénicos y naturales, diferencias en la edad del bosque, topografía, suelos y clima (Baccini et al., 2012; Van Breugel et al., 2011; Saatchi et al., 2011). Además, la composición de las especies varía según estas condiciones, y cada especie presenta distintas estrategias de crecimiento y sobrevivencia, que determinan la distribución de la biomasa entre sus componentes (raíz, fuste, ramas y hojas). Por ejemplo, la densidad de la madera y consecuentemente el contenido de carbono varía según las especies, las condiciones del sitio y la posición dentro del árbol (Chave et al., 2009; Mohren et al., 2012), y es por esto que es necesaria más información tanto a nivel de bosque como de los componentes individuales (Schimel et al., 2002).

Debido a que el principal componente se refiere a la biomasa de árboles, el método más común para estimar carbono es la combinación de inventarios forestales y el uso de modelos alométricos (Van Breugel et al., 2011). Estos son modelos de regresión, que utilizan diámetro y/o altura principalmente para predecir la biomasa aérea, y a la vez contribuyen en mejorar el entendimiento sobre el desarrollo evolutivo y arquitectónico de las plantas (Chave et al., 2014). Para que estos modelos sean representativos del bosque, es determinante la disponibilidad de estudios de cosecha destructiva y esto requiere de una inversión alta de tiempo y dinero (Chave et al., 2014), especialmente si se obtiene información de todos los componentes del bosque. También la diferenciación por tipo de ecosistema es importante por dos razones.

Primero, porque los modelos deben reflejar las condiciones del sitio y por esto se dice que son específicos de sitio (Dutcă et al., 2020). Segundo, porque al presentar modelos diferenciados por tipo de bosque se limita cualquier error asociado a la selección de modelos por el usuario; siendo esta selección otra fuente importante de incertidumbre en los estimados de carbono (Van Breugel et al., 2011; Chave et al., 2014; Dutcă et al., 2020).

Las razones antes citadas motivaron el inicio de una investigación, cuyo objetivo primordial fue cuantificar el carbono almacenado y desarrollar modelos (basados en la cosecha destructiva de una muestra representativa de árboles) para estimar la biomasa y el carbono, que mejor representen las condiciones actuales de los ecosistemas forestales naturales de la Zona Norte, Pacífico Central y Zonas Altas en Costa Rica. Adicionalmente, se calcularon factores de expansión de biomasa y la fracción de carbono en los distintos componentes de la biomasa y la necromasa.

2. METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio

Los ecosistemas evaluados fueron el bosque natural primario o secundario y sus características biofísicas (cuadro 1), ubicados en diferentes partes del país y agrupados en tres zonas:

a) Pacífico Central, que corresponde al Área de Conservación Pacífico Central (ACOPAC).
b) Zona Norte, abarca los cantones San Carlos, Los Chiles y Upala.
c) Zonas Altas, los bosques comprendidos entre 1.000 y 3.000 msnm en cualquier parte del país.

2.2. Diseño de muestreo, selección de sitios y distribución de las unidades de muestreo

El diseño de muestreo fue aleatorio sin reemplazo, se cubrió cada zona con una malla imaginaria de cuadrículas de 36 km^2 (6 km x 6 km), lo que

Cuadro 1. Condiciones biofísicas de las zonas estudiadas

Zona Norte	Altitud (m.s.n.m.)	50 a 158 (Datos de GPS en sitios muestreados, 2016-2018)
	Lluvia media anual (mm)	3.028-3.768 (IMN, 2008)
	Zona de vida	Bosque húmedo tropical, bosque muy húmedo tropical, bosque muy húmedo pre montano (Bolaños et al., 2005)
	Temperatura promedio anual (°C)	Oscila entre los 17°-30° (IMN, 2008)
Pacífico Central	Altitud (m.s.n.m.)	5-740 (Datos de GPS en sitios muestreados, 2016-2018)
	Lluvia media anual (mm)	310-3.900 (IMN, 2008)
	Zona de vida	Bosque húmedo tropical, bosque muy húmedo tropical, bosque muy húmedo pre montano, bosque pluvial pre montano, bosque pluvial montano bajo (Bolaños et al., 2005)
	Temperatura promedio anual (°C)	Oscila entre los 22°-32° (IMN, 2008)
Zonas Altas	Altitud (m.s.n.m.)	1.050-2.999 (Datos de GPS en sitios muestreados, 2016-2018)
	Lluvia media anual (mm)	2.700-4.850 (IMN, 2008)
	Zona de vida	Bosque pluvial pre montano, bosque pluvial montano, bosque muy húmedo montano, bosque muy húmedo pre montano (Bolaños et al., 2005)
	Temperatura promedio anual (°C)	Oscila entre los 4°-27° (IMN, 2008)

Fuente: Elaboración propia.

representa una población (N) de 275 en la Zona Norte, 225 para el Pacífico Central y 376 en zonas altas (figura 1). El tamaño de la muestra (n) se fijó con base a una intensidad de muestreo del 4%; resultando en 11 sitios para la Zona Norte, 10 en el Pacífico Central y 14 en zona de altura. En cada sitio se eligió uno o más bosques de distintas edades, para obtener variabilidad en densidad de biomasa y se establecieron las unidades de muestreo para cada componente de biomasa (i.e. arriba y abajo del suelo, vegetación herbácea y necromasa).

2.3. Evaluación de la biomasa

El material leñoso vivo (árboles y arbustos) con Dap≥10 cm (diámetro normal a 1,3 m sobre el nivel del suelo) se evaluó en parcelas rectangulares de 20 x 25 m (500 m^2) (55 en la Zona Norte y Zonas Altas y 50 en el Pacífico Central) y en un cuadrante o subparcela de 125 m^2 los árboles con Dap entre 2,5 cm y 9,9 cm (figura 2). Para cada individuo se identificó la especie. Posteriormente, se definieron cuatro clases diamétricas: <10 cm, 10-19,9; 20-39,9 y ≥40 cm (Fonseca et al., 2019)

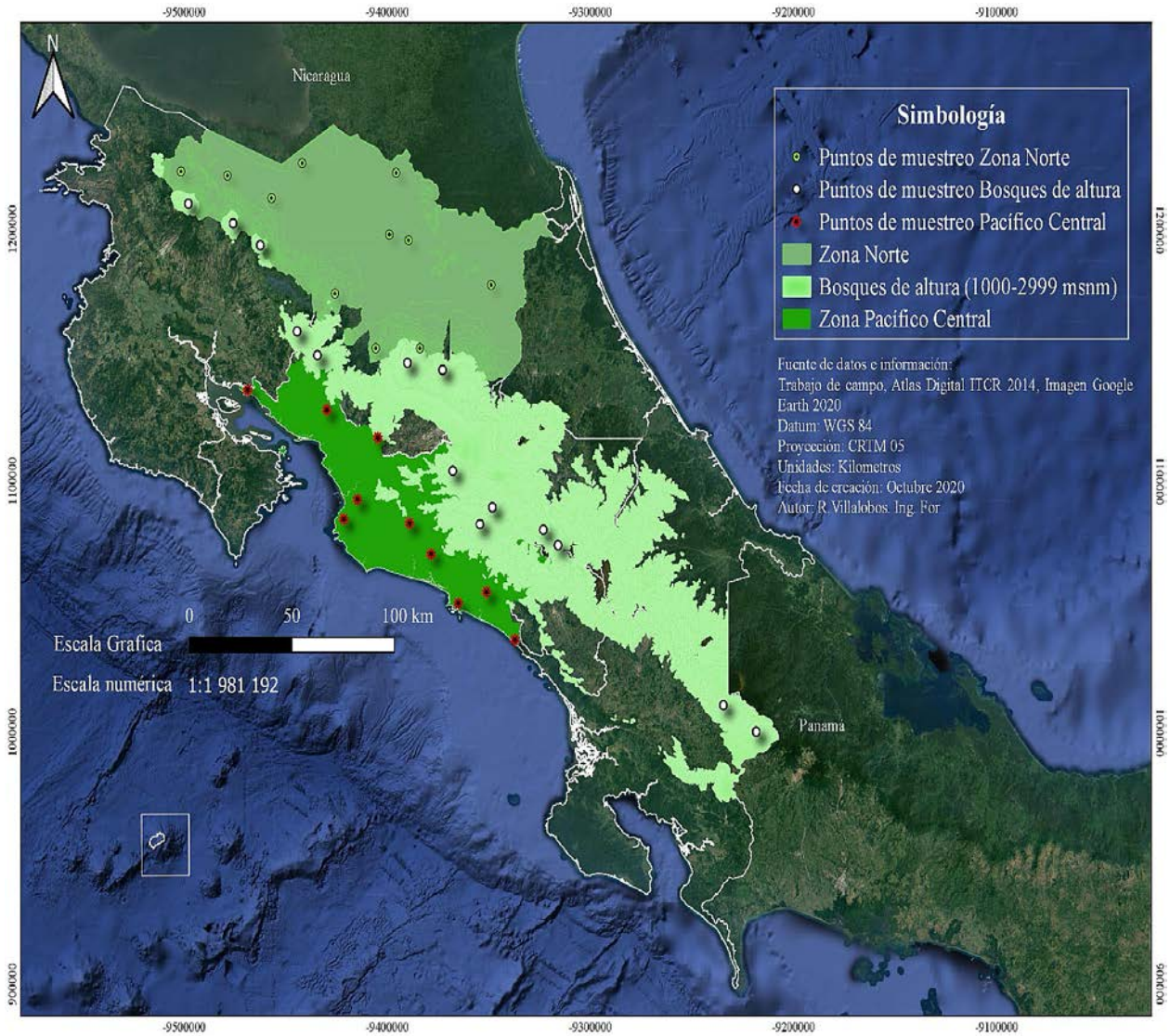


Figura 1. Sitios elegidos para establecer unidades de muestreo y evaluar la biomasa.

y para cada rango diamétrico se determinó la especie de mayor Índice de Valor de Importancia (IVI) (Krebs, 1985).

La biomasa de los árboles de las especies con mayor IVI y de Dap ≤40 cm se determinó haciendo uso del método destructivo, que consiste en derribar el árbol (109, 55 y 105 para la Zona Norte, Pacífico Central y Zonas Altas, respectivamente) y pesar en el campo (peso húmedo en kg) cada componente por separado (fuste, ramas, hojas y raíz). La raíz se extrajo con una retroexcavadora y pulift (tipo tecle manual que funciona de forma horizontal), posteriormente se lavó para eliminar componentes como piedra y tierra.

En los árboles de las clases diamétricas mayores a 40 cm, se determinó el diámetro en pie, en secciones de dos metros con la ayuda de un dendrómetro (CRITERION RD 1000) y el volumen se calculó con la fórmula de Smalian. La biomasa del fuste para cada individuo, se calculó como el producto del volumen por la densidad específica de la madera (Brown et al., 1989; Brown, 1997; Chave, et al., 2004; Petrokofsky et al., 2012; Chave et al., 2014; Cifuentes et al., 2015). La biomasa total (incluida ramas, hojas y raíz) se obtuvo haciendo uso de factores expansión de biomasa, calculados por especie para las clases inferiores a 40 cm.

La vegetación herbácea y leñosa pequeña (gramíneas, bejucos, helechos, plantas pequeñas y arbustos o regeneración de árboles con Dap <2,5 cm), se cuantificó en una parcela de 1 x 1 m ubicada, por facilidad, en cada esquina de la parcela de 500 m² (figura 2). La necromasa fina compuesta por material leñoso con diámetro <2 cm y hojarasca, se evaluó en cuatro parcelas de 0,5 x 0,5 m, y la necromasa gruesa (material leñoso con diámetro ≥2 cm) en una parcela de 5 x 5 m, ambas ubicadas aleatoriamente en la parcela de 500 m² (figura 2).

Cada componente de la biomasa o la necromasa se pesó en el campo y se tomó una muestra de aproximadamente 1 kg (581, 350 y 585 para la Zona Norte, Pacífico Central y Zonas Altas, respectivamente) para determinar la materia seca (a 60 °C durante 72 horas) y la fracción de carbono en el laboratorio (Fonseca, Alice y Rey-Benayas, 2009).

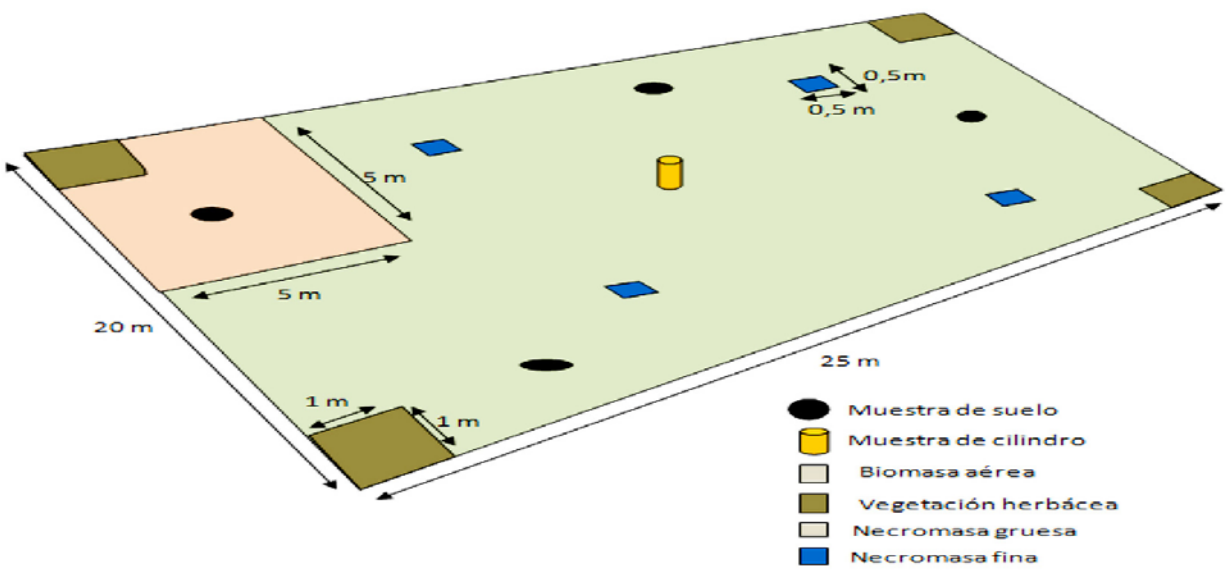


Figura 2. Unidad de muestreo para estimar biomasa y carbono.

2.4. Factor de expansión de biomasa (FEB) y Determinación de la fracción de carbono (FC) en biomasa

El FEB es el cociente entre la biomasa aérea total y la biomasa del fuste, o entre la biomasa del fuste y la biomasa de cada uno de los otros componentes (hojas, ramas, raíz) (Segura et al., 2000, Loguercio y Defossé, 2001; Dauber et al., 2002; Segura y Kanninen, 2002; Fonseca, 2009; Návar, 2009).

La muestra seca de cada componente de biomasa, se trituró a 10 micras para determinar la materia orgánica (MO). El análisis de la MO se realizó haciendo uso de la metodología de Walkey y Black (Álvarez y Marín, 2011).

2.5. Ajuste de modelos

Se realizó un análisis de regresión simple, mediante el método de mínimos cuadrados ordinarios con el programa estadístico Statgrapihcs versión 3.1.3. Se ensayaron aproximadamente 10 modelos para la biomasa y el carbono de cada componente del árbol (Bhojas, Chojas, Bramas, Cramas, Bfuste, Cfuste, Braíz, Craíz), para la biomasa y el carbono leñosos del árbol –fuste+ramas+raíz- (Bleñosa, Cleñoso) y para el individuo total (Btotal, Ctotal), usando como variable independiente el Dap (cm).

Se examinaron un número similar de modelos, para predecir la biomasa y el carbono por hectárea (modelos agregados) usando el área basal en $m^{2*}ha^{-1}$ (G) como variable independiente y la variable respuesta: 1) el componente arbóreo (Barbórea, Carbóreo), es decir, el total de árboles incluyendo hojas+ramas+fuste+raíz; 2) para el componente leñoso (Bleñosa, Cleñoso) como la suma de ramas, raíz y fuste, 3) a nivel de ecosistema (Btotal, Ctotal) que incluye la suma del total de árboles, la vegetación herbácea y la necromasa.

En los modelos a nivel de árbol y por hectárea, se probaron transformaciones logarítmicas de las variables para mejorar el ajuste y corregir la heterocedasticidad (Picard et al., 2012, Bueno et al., 2019). El rango diamétrico usado para generar los modelos a nivel de árbol, así como para los modelos agregados se presentan en el cuadro 2, también se muestra el número de especies (de mayor IVI) evaluadas por zona.

La selección de la ecuación de mejor ajuste se realizó tomando en cuenta: a) la variabilidad del modelo explicada por el coeficiente de determinación (R^2) (Puc et al., 2020), b) la precisión de las estimaciones en función a la raíz del cuadrado medio del error (RCME) (Aquino et al., 2015; Forrester et al., 2017; Puc et al., 2020 y

Cuadro 2. Condición dasométrica de los ecosistemas estudiados

Clase diamétrica (cm)	Zona Norte	Pacífico Central	Zonas Altas
≤9,9	12	10	13
10-19,9	28	25	48
20-29,9	31	16	31
30-39,9	28	3	13
40-49,9	4	1	7
50-59,9	5	8	16
60-69,9	1	1	11
70-79,9	1	4	2
80-89,9	0	4	2
90-99,9	1	1	1
≥100		2	3
Otras características			
Dap mínimo (cm)	3,8	3,5	3,7
Dap máximo (cm)	99	103	127,1
G mínima (m^2 ha^{-1})	0,98	6,6	9,8
G máxima (m^2 ha^{-1})	58,8	93,0	92,3
N° especies	39	40	68

Fuente: Elaboración propia.

c) el comportamiento de la ecuación determinado por el error absoluto medio (EMA) (Forrester et al., 2017).

La precisión y validación de los modelos tomó en consideración: a) el método gráfico de dispersión entre los observados vs predichos (Puc et al., 2019), y b) el error absoluto promedio porcentual o sesgo: EAPP=1/n*(Σ(P-O)/O)*100)) (Bueno et al., 2019; Chave et al., 2014; Cortés et al., 2019; Forrester et al., 2017; Puc et al., 2020), donde: P es la biomasa o carbono predicho o simulado; O la biomasa o carbono observado y n el total de datos.

Adicionalmente, se calculó el estadístico Durbin Watson (DW) que mide la independencia de los datos (Ramos et al., 2014), el Índice de Furnival (IF) para comparar modelos lineales con aquellos donde la variable dependiente es transformada (Segura y Andrade, 2008), el criterio de información de Akaike (AIC) como medida relativa de la calidad del modelo (Chave et al., 2005) y error cuadrático medio (ECM) y la diferencia agregada (DA) de ambas medidas de precisión.

Todos los estadígrafos calculados fueron ranqueados según su magnitud relativa, tomando como referencia la metodología expuesta por Salas (2002), Segura y Andrade (2008) y Bueno et al. (2019).

3. RESULTADOS

3.1. Biomasa y carbono en la vegetación y necromasa

En la Zona Norte, los bosques evaluados presentaron un área basal promedio por hectárea (G) de 21,3 m², con un mínimo de 0,98 y un máximo de 58,8. La biomasa arbórea alcanzó un promedio de 162,3 Mg ha^{-1} y el carbono 73,7 Mg ha^{-1}. En la región Pacífico Central el G fue de 38,2 m², variando entre 6,6 y 93,0 m². La biomasa de 306,8 Mg y el carbono de 198,9 Mg. En las Zonas Altas

Cuadro 3. Distribución de la biomasa y el carbono (Mg) en las zonas muestreadas

Zona	Estadístico*	Área basal (m2 ha-1)	Vegetación herbácea y necromasa		Componente arbóreo	
			Biomasa	Carbono	Biomasa	Carbono
Zona Norte	X	21,3	31,4	11,1	162,3	73,7
	SD	11,6	16,6	5,9	103,8	46,1
	E%	9,4	22,3	72,2	3,1	8,2
	n	55	55	55	55	55
Pacífico Central	X	38,2	10,3	4,1	306,8	198,9
	SD	16,7	7,3	2,9	151,6	99,7
	E%	5,3	19,6	73,5	2,6	4,5
	n	51	51	51	51	51
Zonas Altas	X	38,7	29,7	12,3	476,4	208,2
	E%	5,2	10,1	32,7	0,8	2,4
	SD	16,8	42,6	18,4	211,2	90
	n	56	56	56	56	56

Fuente: Elaboración propia.

Nota*: X = Promedio, n = tamaño de la muestra, SD = desviación estándar, E% = error de muestreo.

Cuadro 4. Porcentaje de carbono en los componentes de la biomasa en ecosistemas forestales de Costa Rica

Zona	Estadístico*	Componente del árbol				Necromasa		Vegetación herbácea
		hojas	ramas	fuste	raíz	gruesa	fina	
Zona Norte	X	36,7	45	44,7	41,8	45,2	34,2	35,3
	SD	6,0	4,4	4,5	3,9	5,9	3,6	4,1
	E (%)	4,03	3,4	3,1	3,3	9,1	7	6,1
	n	66	34	42	34	11	12	16
	No. especies	33	21	27	14			
Pacífico Central	X	35,9	44,6	43,9	44,4	43,9	37,0	37,9
	SD	5,3	5,4	7	3,9	6,2	3,7	3,7
	E (%)	3,8	3,1	4,1	3,2	5,3	3,5	3,3
	n	61	61	61	32	35	33	36
	N° especies	39	37	41	19			
Zonas Altas	X	37,2	44,1	45,6	45,6	44	36,8	37,7
	SD	5,34	3	4,13	4,3	5,3	4,2	3,7
	E (%)	2,9	1,4	1,8	2,8	3,5	3,9	3,1
	n	108	89	106	46	50	36	41
	N° especies	38	43	42	25			

Fuente: Elaboración propia.

Nota*: X = Promedio, n = tamaño de la muestra, SD = desviación estándar, E% = error de muestreo.

el G fue de 38,7m² (9,8-92,3 m²), la biomasa de 476,4 Mg y el carbono de 208,2 Mg. La necromasa y la vegetación herbácea aportan muy poco a la biomasa y al carbono vegetal almacenado en el ecosistema, variando de 3,3% (biomasa) y 2% (C) en el Pacífico Central, a 7,3% (biomasa) y 7,5% (C) en la Zona Norte (cuadro 3).

La fracción de carbono (FC) entre los componentes del árbol, osciló entre 35,9 % (SD=5,3) en hojas, en el Pacífico Central, a 45,6 % en el fuste (SD=4,1) y la raíz (SD=4,3) en las Zonas Altas. En la necromasa gruesa la FC varió de 43,9 % (SD=6,2) a 45,2 % (SD=5,9), en la necromasa fina de 34,2% (SD=3,6) a 37,0% (SD=3,7) y de 35,3% (SD=4,1) a 37,7 % SD=3,7) en la vegetación herbácea. La necromasa fina y la vegetación herbácea presentan los valores más bajos en carbono, y para todos los componentes la FC se estimó con un error máximo de 9,1% (cuadro 4).

3.2. Factores de expansión de la biomasa (FEB) y distribución de la biomasa y el carbono por componente estructural del árbol

El factor de expansión promedio para incluir la biomasa aérea (hojas y ramas) fue más bajo en el Pacífico Central (1,44) y muy similar en las otras zonas (1,54 y 1,56), igual sucede para el FEB para hojas y ramas por separado, lo contrario ocurre con el FEB para la raíz que registró un valor más alto para Pacífico Central (cuadro 5). En todos los casos el FEB fue calculado con un error inferior al 24% y el mayor error se presentó con las hojas, componente que mostró la mayor variabilidad.

El fuste aportó entre el 53,7 y 55,0% de la biomasa total del árbol (54,4% del carbono), seguido por ramas con entre 17,6 y 22,5% (18 a 22% en C), las raíces aportan entre 18 y 24,1% (19,6 a 24,4% en

Cuadro 5. Factores de expansión de la biomasa (FEB) y distribución de la biomasa y el carbono por componente estructural del árbol

Zona	Estadístico*	Hojas	Ramas	Hojas + Ramas	Raíz
Zona Norte	X	1,09	1,44	1,54	1,34
	SD	0,01	0,03	0,33	0,01
	E%	13,6	13,3	4,2	7
	n	105	105	105	105
Pacífico Central	X	1,07	1,36	1,44	1,47
	SD	0,06	0,21	0,26	0,16
	E%	23,3	15, 9	4,9	9, 3
	n	53	55	55	55
Zonas Altas	X	1,09	1,47	1,56	1,43
	SD	0,12	0,37	0,38	0,42
	E%	24,2	15	4,7	18,8
	n	106	106	106	106

Fuente: Elaboración propia.

Nota*: X = Promedio, n = tamaño de la muestra, SD = desviación estándar, E% = error de muestreo.

Cuadro 6. Aporte porcentual del componente del árbol a la biomasa y al carbono total

		Hojas		Ramas		Raíz		Fuste	
Zona	Estadístico*	biomasa	carbono	biomasa	carbono	biomasa	carbono	biomasa	carbono
Zona Norte	X	5,0	4,0	22,1	22,0	18,0	19,6	55,0	54,3
	SD	3,1	2,6	10,8	10,8	5,5	5,9	10,3	10,2
	E%	11,9	12,1	9,3	9,3	5,8	5,7	3,6	3,6
	n	109	109	109	109	109	109	109	109
Pacífico Central	X	4,1	3,4	17,6	18,0	24,1	24,4	54,2	54,3
	SD	3,4	2,8	7,7	7,8	5,7	5,7	9,6	9,5
	E%	22,1	22,4	11,8	11,7	6,4	6,4	4,8	4,7
	n	55	55	55	55	55	55	55	55
Zonas Altas	X	4,4	3,7	22,5	22,1	19,5	19,8	53,7	54,5
	SD	4,9	4,2	11,1	11,0	12,0	12,2	13,0	13,0
	E%	21,2	21,7	9,5	9,6	11,9	11,8	4,6	4,6
	n	106	106	106	106	106	106	106	106

Fuente: Elaboración propia.

Nota*: X = Promedio, n = tamaño de la muestra, SD = desviación estándar, E% = error de muestreo.

C), mientras el follaje tiene un aporte inferior al 5% (4% en C). La mayor concentración de biomasa y carbono en el fuste se presentó en la Zona Norte, con una diferencia mínima de 1,3% en biomasa con respecto a las Zonas Altas. El aporte de la biomasa de raíz en el Pacífico Central superó en un 6,1 y 4,6% a la Zona Norte y Zonas Altas, respectivamente.

Las ramas en la Zona Norte y Zona Altas tienen un comportamiento muy similar, representando aproximadamente el 22% de la biomasa o el carbono del árbol, un 4% superior al Pacífico Central (cuadro 6).

3.3. Modelos para estimar biomasa y carbono

3.3.1 Zona Norte

Los modelos de biomasa y carbono para componentes estructurales del árbol o árbol completo presentan una precisión aceptable, con un coeficiente de determinación (R^2) ≥ 78,7% (P<0.0001) y errores de estimación inferiores al 22,7%. Para el árbol completo (B-Ctotal) y el componente leñoso (B-Cleñoso), el R^2 fue superior al 91,6%. El menor ajuste se presentó en carbono de ramas (Cramas), raíz (Craíz), biomasa y carbono en hojas (B-Chojas), con R^2 que van desde 78,7 a 88,3% (cuadro 7, figura 3).

El error estándar de los estimados (RCME) y error medio absoluto (EMA) para todos los modelos, fue inferior a 0,66 y 0,54, respectivamente, excepto para Bramas con 2,5 y 1,98. El error de predicción o sesgo (E%) fue inferior a 10%, excepto para Bramas, Cramas y Chojas con 22,7; 12,5 y 18,5%, respectivamente (cuadro 7).

Cuadro 7. Modelos para estimar biomasa (kg) y carbono (kg) para distintos componentes del árbol y para el árbol completo, en la Zona Norte de Costa Rica

Modelo	R2	RCME	EMA	DW	n	ECM	DA	IF	E%	AIC
Btotal = exp(-2,30162 + 2,48713*ln(Dap))	93,5	0,414	0,3314	1,9680 (P=0,396)	100	585,5	106,5	87,0	9,4	6,0
Ctotal = exp(-3,10233 + 2,48972*ln(Dap))	93,4	0,416	0,332	1,9752 (P=0,410)	100	257,2	45,7	45,0	9,0	5,6
Bleñosa = exp(-2,27691 + 2,44957*ln(Dap))	91,6	0,462	0,370	1,8459 (P=0,217)	103	646,2	136,4	101,5	6,8	6,5
Cleñoso = exp(-3,06415 + 2,45077*ln(Dap))	91,6	0,464	0,371	1,8468 (P=0,219)	103	294,6	62,3	46,5	6,9	5,7
Bfuste = exp(-2,461 + 2,32675*ln(Dap))	89,4	0,498	0,405	1,8199 (P=0,178)	103	375,0	76,9	61,9	9,9	5,9
Cfuste = exp(-3,26762 + 2,32724*ln(Dap))	89,4	0,498	0,405	1,8205 (P=0,179)	103	168,0	35,6	28,0	8,5	5,2
Bramas = (2,88051 + 0,00639482*Dap^2)^2	92,1	2,503	1,98	1,6283 (P=0,028)	97	101,6	24,3	145,5	22,7	4,6
Cramas = exp(-1,96181 + 1,01157*√(Dap))	78,7	0,662	0,540	1, 700 (P=0,055)	97	158,6	1765,8	10,8	12,5	5,1
Braíz = exp(-4,142 + 2,51704*ln(Dap))	88,3	0,561	0,451	1,8330 (P=0,201)	102	112,0	27,4	19,6	7,6	4,7
Craíz = exp(-4,59333 + 2,40953*ln(Dap))	84,8	0,612	0,504	1,7936 (P=0,149)	102	19,0	73,5	6,7	6,9	3,0
Bhojas = exp(-2,39123 + 0,932044*√Dap)	81,6	0,631	0,491	1,4725 (P=0,004)	101	39,8	0,6	5,0	9,1	3,7
Chojas = (0,920657 + 0,00161672*Dap^2)^2	92,0	0,607	0,459	1,643 (P=0,033)	92	8,9	1,0	2,6	18,5	2,2

Fuente: Elaboración propia.

Nota: ln = logaritmo natural, exp = exponente. Todos los modelos poseen una P<0,0001.

El estadístico de Durbin-Watson (DW) que se utiliza para detectar la presencia de autocorrelación en los residuos (errores de predicción), varió entre 1,47 (Bhojas) y 1,97 (Btotal), lo que sugiere que no hay subestimación del nivel de significación estadística. Los demás estadísticos, Índice de Furnival (IF), Criterio de Información de AkaiKe (AIC), Error cuadrático medio (ECM) y Diferencia agregada (DA), muestran cifras bajas (cuadro 7).

Los modelos agregados para estimar biomasa y carbono por hectárea, presentaron un ajuste que osciló entre 91,4% (Btotal) a 98,5% (Chojas), con errores o sesgos entre -7,5% (Chojas) y 4,2% (Btotal). El Error estándar de los estimados (RCME) y Error medio absoluto (EMA) para todos los modelos fue inferior a 0,22 y 0,14, respectivamente, excepto para Btotal con 22,76 y 11,72 y Ctotal con 22,53 y 9,06. El DW varió de 1,4368 (Carbóreo) a 2,1681 (Chojas) (cuadro 8, figura 4).

Cuadro 8. Modelos para estimar biomasa (Mg) y carbono (Mg) por hectárea en la Zona Norte de Costa Rica

Modelo	R2	RCME	EMA	DW	n	ECM	DA	IF	E%	AIC
Btotal = 17,088 + 8,30418*G	91,4	29,760	22,528	1,7453 (P=0,137)	55	29,2	0,0	29,8	4,2	3,4
Ctotal = 5,02746 + 3,74799*G	93,3	11,718	9,060	1,6181 (P=0,057)	55	11,5	109,0	11,7	2,8	2,5
Log(Barbórea) = (1,40886 + 0,272738*ln(G))^2	97,9	0,033	0,0262	1,6650 (P=0,081)	55	26,28	0,14	9,3	0,9	3,3
Carbóreo = exp(0,999171 + 1,06795*ln(G))	97,4	0,143	0,118	1,4368 (P=0,011)	55	10,7	1,8	8,1	1,0	2,4
Bleñosa = exp(1,7895 + 1,0399*ln(G))	97,9	0,126	0,102	1,5671 (P=0,038)	55	18,0	2,2	14,4	0,8	2,9
Cleñoso = exp(1,01097 + 1,04269*ln(G))	97,9	0,125	0,102	1,5869 (P=0,045)	55	8,3	1,0	6,6	0,8	2,2
Bfuste = exp(1,40527 + 0,9606*ln(G))	98,1	0,111	0,089	1,5069 (P=0,022)	55	8,6	1,0	6,9	0,6	3,4
Cfuste = exp(0,598943 + 0,960967*ln(G))	98,1	0,111	0,089	1,5099 (P=0,023)	55	3,8	0,5	3,1	0,6	1,4
Bramas = exp(-0,0707154 + 1,21353*ln(G)	96,3	0,197	0,161	1,7766 (P=0,165)	55	8,3	1,3	5,8	1,9	2,1
Cramas = exp(-0,882733 + 1,21799*ln(G))	96,3	0,196	0,162	1,7746 (P=0,163)	55	3,7	0,6	2,6	1,9	1,4
Braíz = exp(0,0813281 + 1,06645*ln(G))	97,6	0,139	0,110	2,0895 (P=0,578)	55	5,2	0,1	3,1	0,9	1,7
Craíz = exp(-0,577401 + 1,07057*ln(G))	97,6	0,140	0,109	2,0666 (P=0,544)	55	2,7	0,0	1,6	1,0	1,1
Bhojas = 1/(0,0145143 + 2,97339/G)	98,0	0,0841	0,054	2,1420 (P=0,655	55	24,2	9,0	0,08	-7,6	3,2
Chojas = 1/(-0,00942699 + 8,99883/G)	98,5	0,220	0,138	2,1681 (P=0,690)	55	8,7	3,2	0,22	-6,7	2,2

Fuente: Elaboración propia.

Nota: ln = logaritmo natural, exp = exponente. Todos los modelos poseen una P<0,0001.

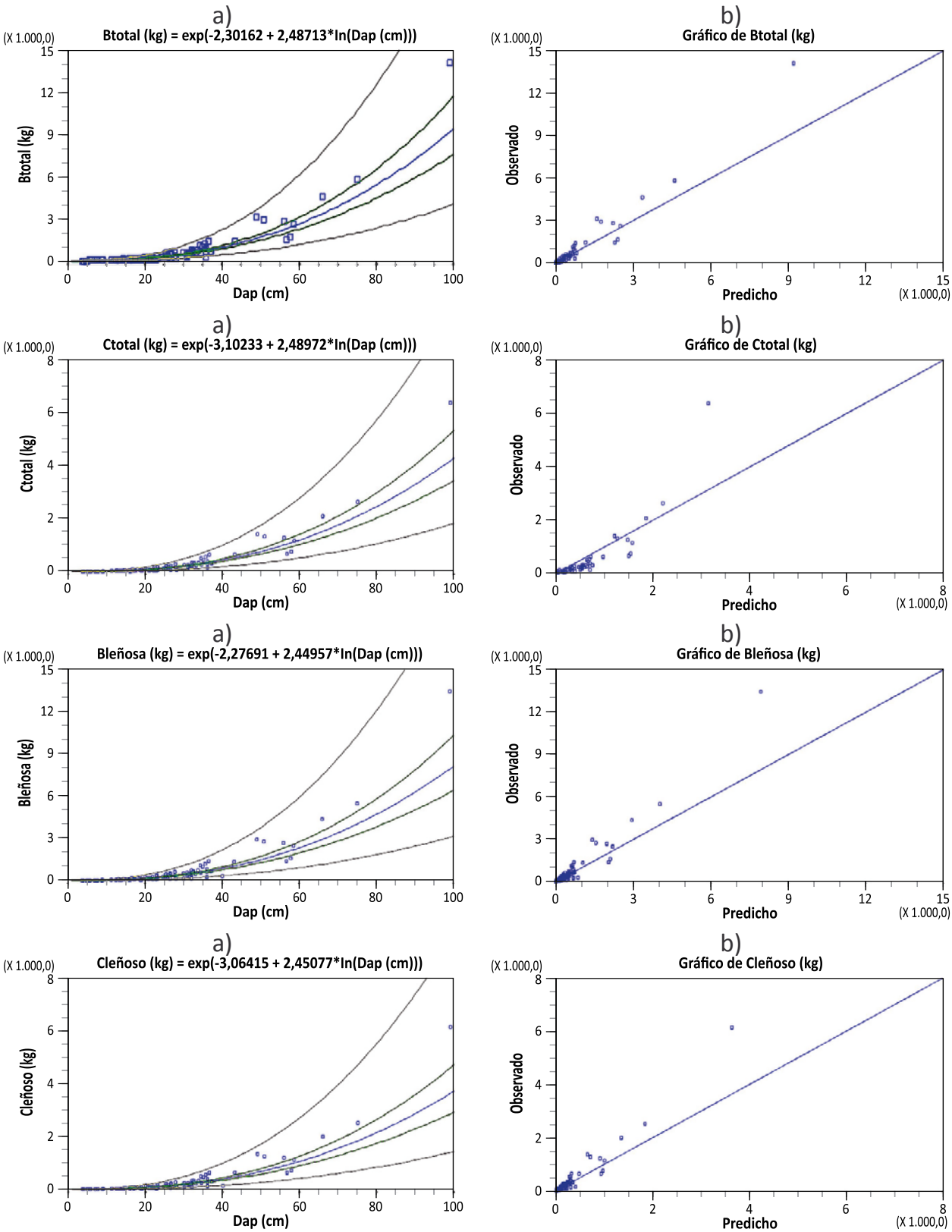


Figura 3. Modelos para estimar biomasa y carbono por componente de árbol y árbol completo en la Zona Norte de Costa Rica: a) gráfico para el modelo ajustado, b) gráfico de valores predichos *vs* observados.

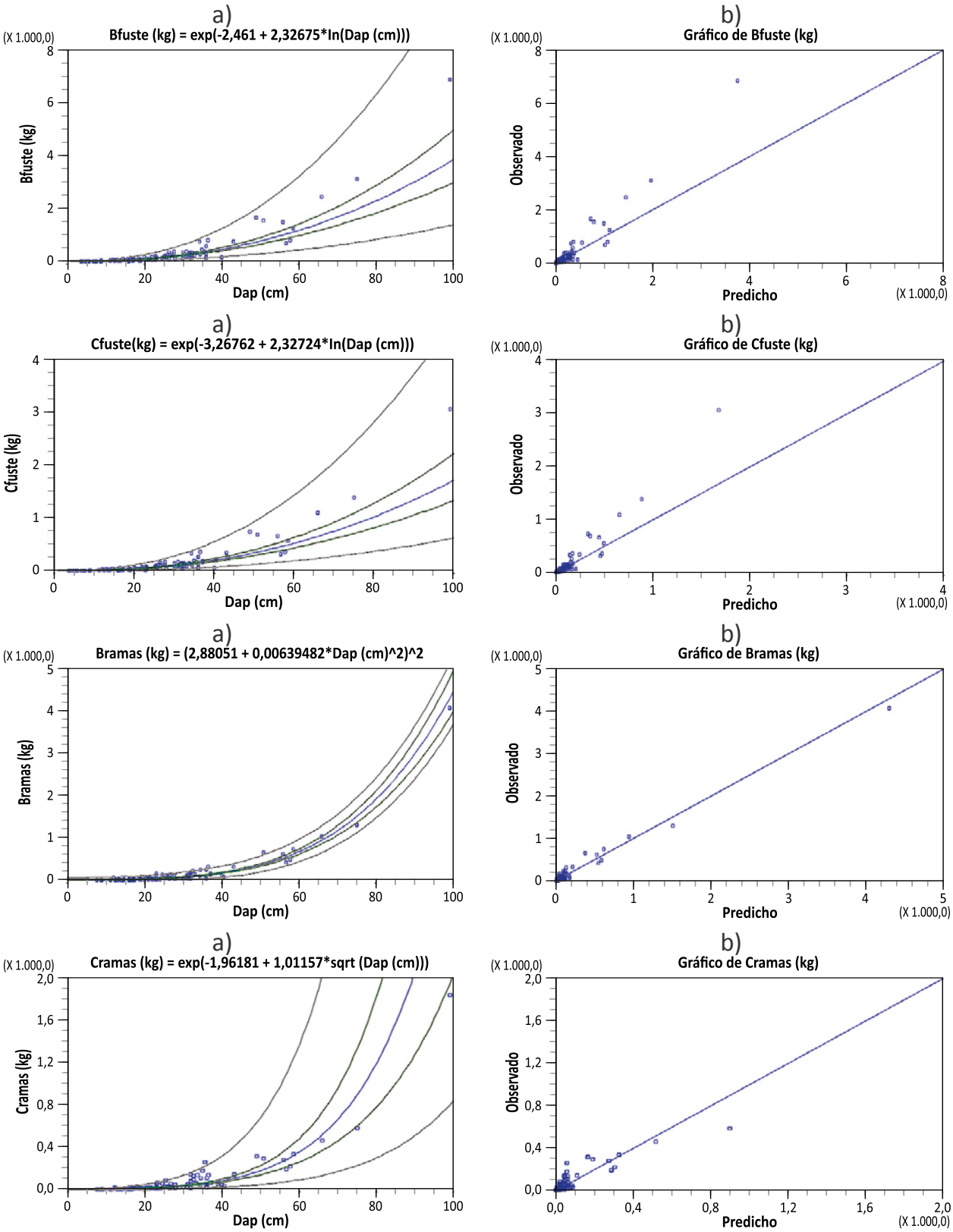


Figura 3. Continuación.

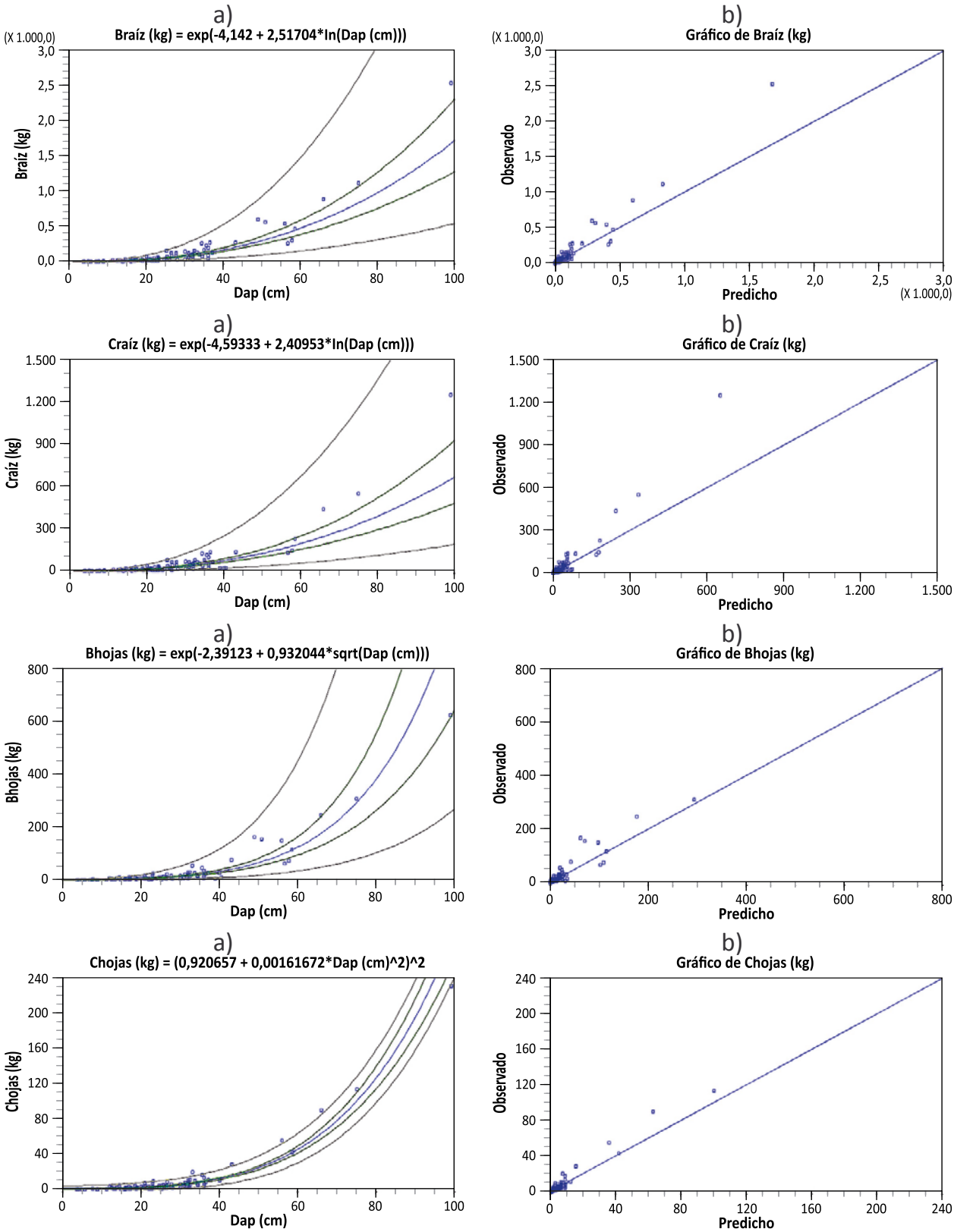


Figura 3. Continuación.

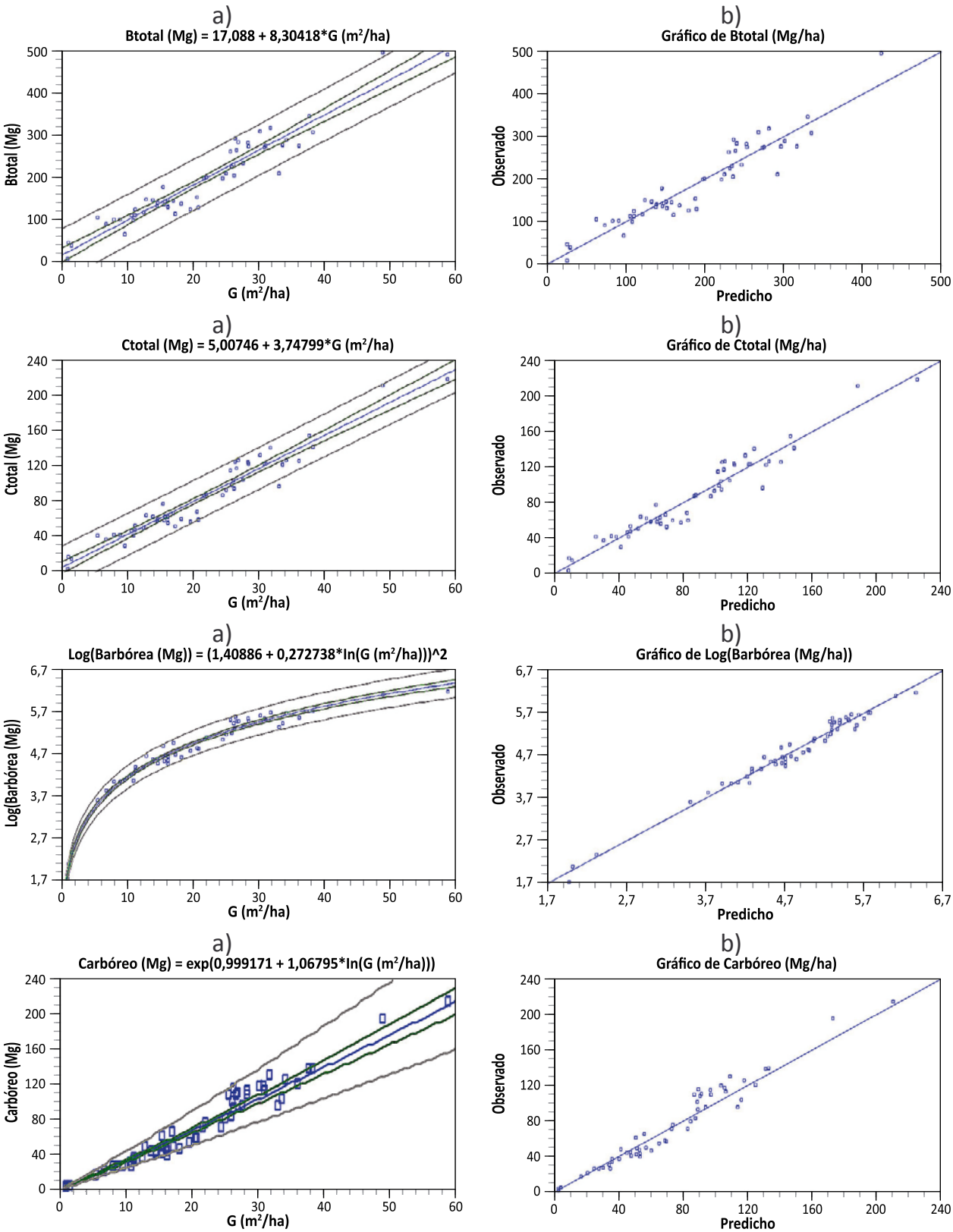


Figura 4. Modelos para estimar biomasa y carbono por hectárea en la Zona Norte de Costa Rica: a) gráfico para el modelo ajustado, b) gráfico de valores predichos *vs* observados.

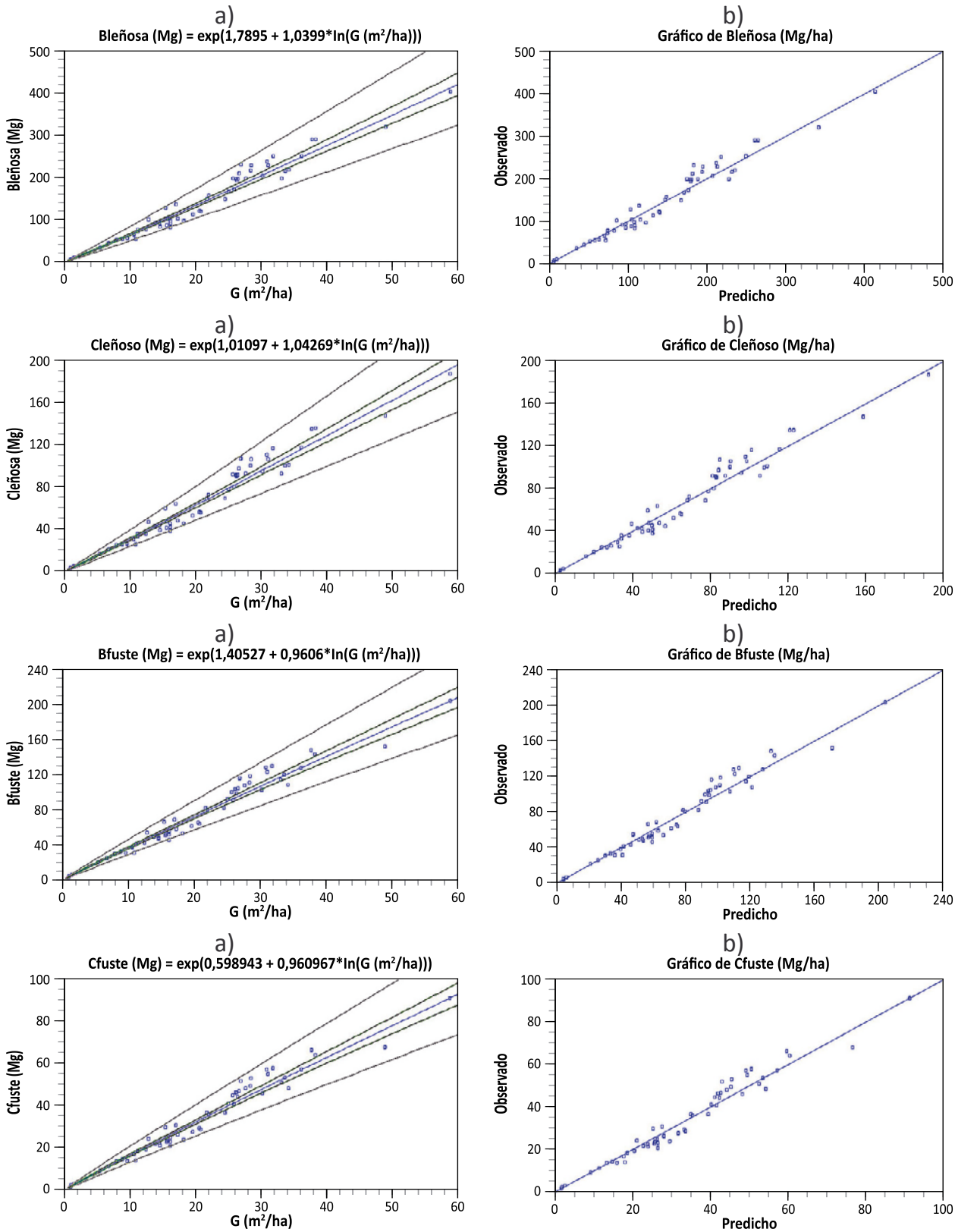


Figura 4. Continuación.

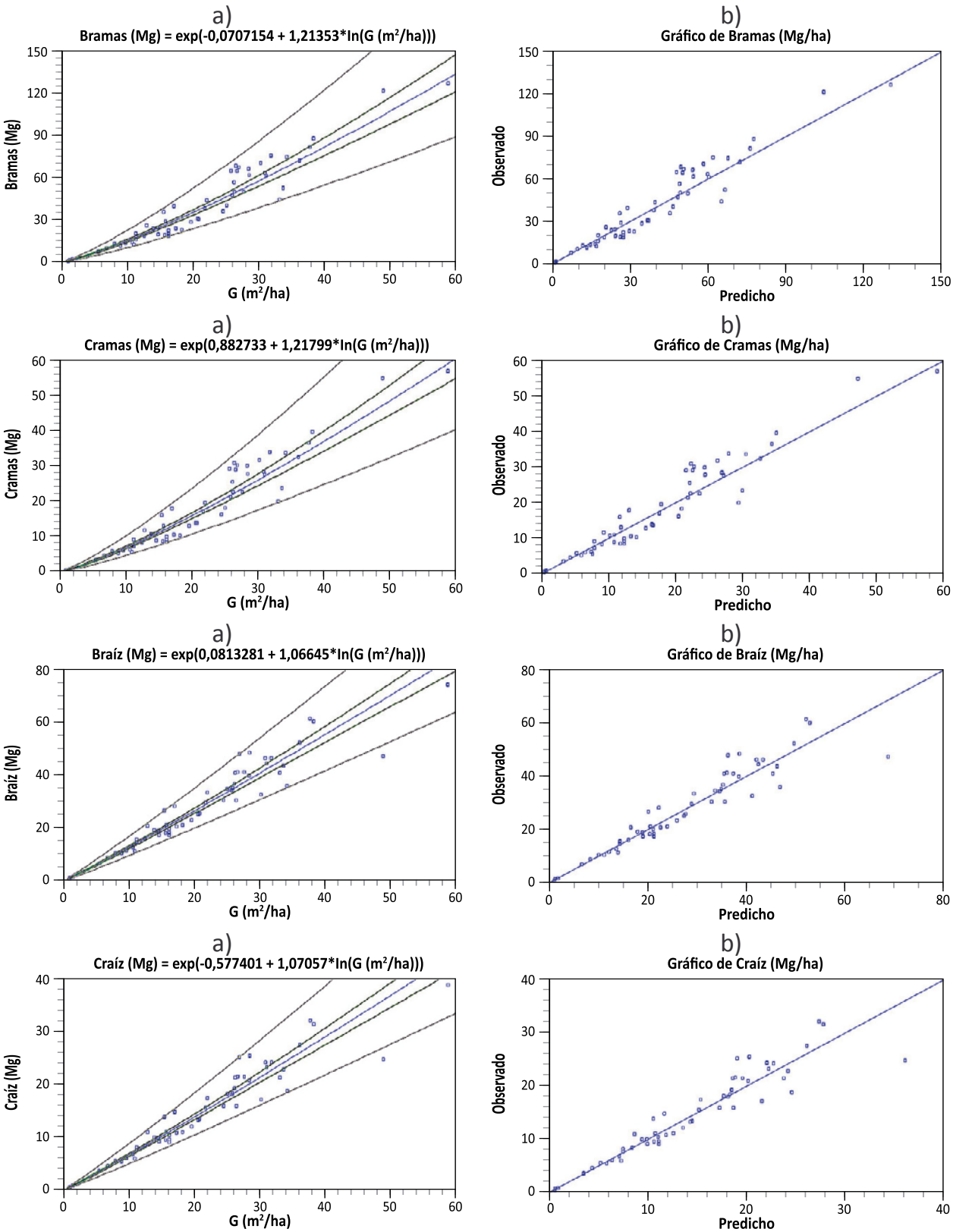


Figura 4. Continuación.

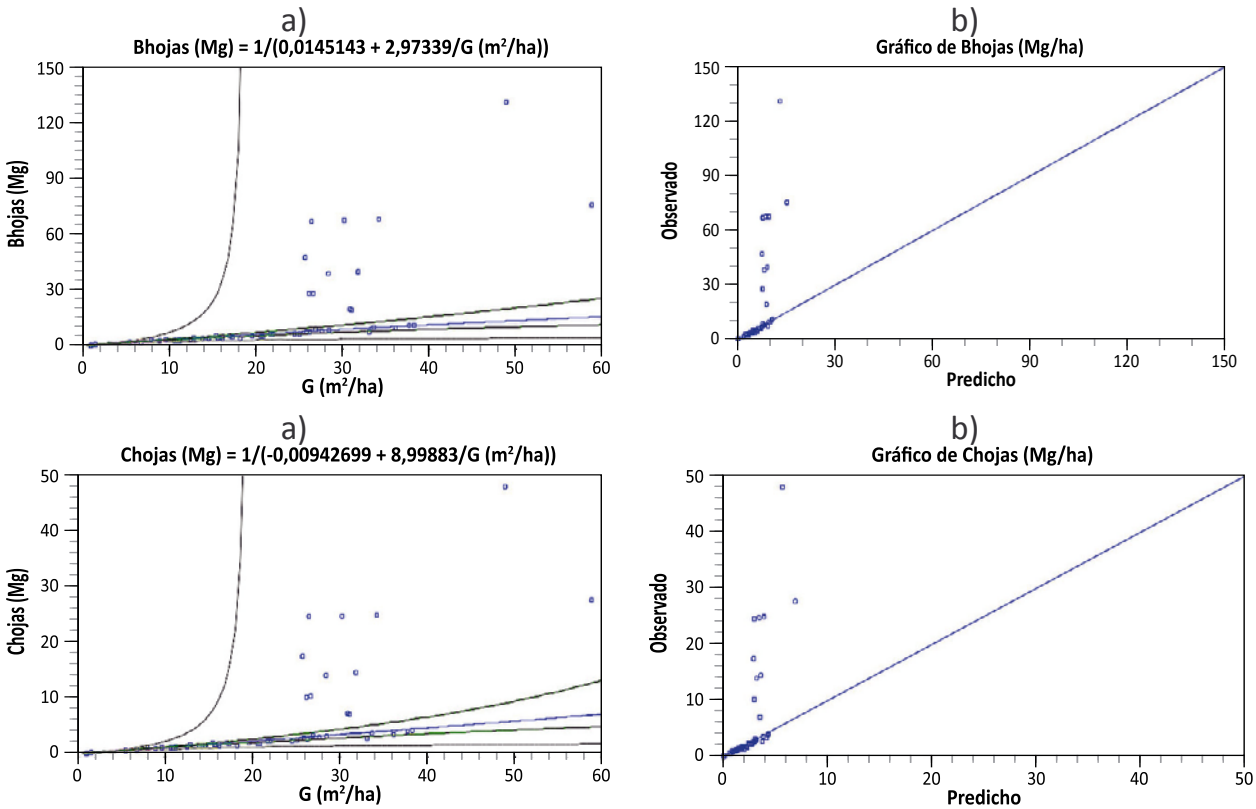


Figura 4. Continuación.

3.3.2 Zona Pacífico Central

Los modelos de biomasa y carbono para componentes estructurales del árbol o árbol completo, presentan una precisión aceptable, con un coeficiente de determinación (R^2) ≥ 92,6% (P<0.0001) y errores de estimación o sesgos (E%) inferiores al 10,6%, el menor ajuste y el error más alto se presentó para el follaje. El RCME y EMA para todos los modelos fue inferior a 0,414 y 0,33, respectivamente, excepto para Bhojas y Chojas con 1,09 y 1,69, respectivamente (cuadro 9). El estadístico DW varió entre 1,4766 (Bramas) y 1,8391 (Cfuste), lo que sugiere que no hay subestimación del nivel de significación estadística. Los demás estadísticos (IF, AIC, ECM, DA) muestran cifras bajas (cuadro 9, figura 5).

Los modelos agregados presentaron un ajuste que osciló entre 90,4% (Bhojas) a 95,9% (Bfuste), con errores o sesgos entre -1,8% (Chojas) y 1,1% (Bramas). El RCME y EMA para todos los modelos fue inferior a 0,14 y 0,11, respectivamente. La prueba de DW osciló entre 2,4812 (Chojas) a 2,7222 (Cleñoso) (cuadro 10, figura 6).

Cuadro 9. Modelos para estimar biomasa (kg) y carbono (kg) para distintos componentes del árbol y para el árbol completo, en la Zona Pacífico Central de Costa Rica

Modelo	R2	RCME	EMA	DW	n	ECM	DA	IF	E%	AIC
Btotal = exp(-1,6203 + 2,30583*ln(Dap))	97,4	0,328	0,265	1,8251 (P=0,198)	75	769,3	28,7	85,8	5,5	6,7
Ctotal = exp(-2,45614 + 2,30938*ln(Dap))	97,4	0,328	0,266	1,8262 (P=0,200)	75	338,2	11,8	38,8	5,4	5,8
Bleñosa = exp(-1,70336 + 2,32004*ln(Dap))	97,4	0,330	0,268	1,8367 (P=0,213)	75	748,7	20,8	83,1	5,6	6,6
Cleñoso = exp(-2,52323 + 2,32079*ln(Dap))	97,4	0,330	0,268	1,8378 (P=0,214)	75	330,8	9,1	63,7	5,4	5,8
Bfuste = exp(-2,24847 + 2,30269*ln(Dap))	96,6	0,376	0,293	1,8362 (P=0,212)	75	400,1	6,2	52,0	7,3	6,0
Cfuste = exp(-3,07211 + 2,30275*Log(Dap))	96,6	0,374	0,292	1,8391 (P=0,216)	75	175,6	2,7	22,7	7,3	5,2
Bramas = exp(-3,74395 + 2,44992*ln(Dap))	96,5	0,415	0,337	1,4766 (P=0,010)	70	175,8	-1,5	18,8	8,9	5,2
Cramas = exp(-4,51985 + 2,44115*ln(Dap))	96,5	0,414	0,336	1,5112 (P=0,014)	70	78,1	0,1	8,4	9,3	4,4
Braíz = exp(-3,09024 + 2,31665*ln(Dap))	97,4	0,332	0,270	1,7921 (P=0,169)	69	192,2	6,3	20,3	5,4	5,3
Craíz = exp(-3,81941 + 2,29512*ln(Dap))	97,2	0,338	0,274	1,7974 (P=0,171)	69	84,1	4.0	9,2	5,0	4,4
Bhojas = (-0,212718 + 0,147059*Dap)^2	93,0	1,109	0,757	1,6390 (P=0,052)	69	23,5	0,9	10,4	10,6	3,2
Chojas = (-0,293666 + 0,0898427*Dap)^2	92,6	0,690	0,489	1,7170 (P=0,096)	69	8,2	0,7	0,7	1,7	2,2

Fuente: Elaboración propia.

Nota: ln = logaritmo natural, exp = exponente. Todos los modelos poseen una P<0,0001.

Cuadro 10. Modelos para estimar biomasa (Mg) y carbono (Mg) por hectárea en la Zona Pacífico Central de Costa Rica

Modelo	R2	RCME	EMA	DW	n	ECM	DA	IF	E%	AIC
Btotal = 1/(0,000450933 + 0,108525/G)	93,2	0,001	0,000	2,4853 (P=0,951)	50	67,0	19,4	0,0	-1,4	4,2
Ctotal = 1/(0,000411285 + 0,181226/G)	93,8	0,001	0,001	2,5923 (P=0,980)	50	41,4	11,5	0,0	-1,2	3,7
Barbórea = 1/(-0,000281847 + 0,139437/G)	95,7	0,001	0,000	2,7053 (P=0,994)	50	52,0	4,4	0,0	0,2	4,0
Carbóreo = 1/(-0,000319492 + 0,212027/G)	95,2	0,001	0,001	2,7224 (P=0,995)	50	35,0	5,2	0,0	-0,2	3,6
Bleñosa = 1/(-0,000352692 + 0,146729/G)	95,7	0,001	0,000	2,6795 (P=0,992)	50	51,6	2,8	0,0	0,4	4,0

Cuadro 10. Continuación

Cleñoso = 1/(-0,000359527 + 0,217524/G)	95,2	0,010	0,001	2,7168 (P=0,995)	50	34,4	4,8	0,0	-0,1	3,6
Bfuste = 1/(-0,000506225 + 0,23163/G)	95,9	0,001	0,001	2,6459 (P=0,988)	51	31,3	1,5	0,0	0,4	3,5
Cfuste = 1/(-0,00121635 + 0,529762/G)	95,9	0,002	0,002	2,6359 (P=0,987)	51	13,8	0,5	0,0	0,5	2,6
Bramas = 1/(-0,00245005 + 0,631028/G)	95,5	0,003	0,002	2,7091 (P=0,994)	50	15,3	-0,4	0,0	1,1	2,8
Cramas = 1/(-0,00611136 + 1,59794/G)	91,5	0,010	0,007	2,6674 (P=0,991)	50	6,9	1,0	0,0	-0,0	2,0
Braíz = 1/(-0,0000885812 + 1,078/G)	94,4	0,005	0,004	2,6481 (P=0,989)	50	6,8	1,5	0,0	-0,7	2,0
Craíz = 1/(-0,0000943111 + 0,480678/G)	94,5	0,002	0,002	2,6515 (P=0,989)	50	15,3	3,4	0,0	0,7	2,8
Bhojas = exp(-1,13883 + 0,961493*ln(G))	90,4	0,137	0,106	2,5502 (P=0,970)	50	1,6	0,1	24,2	0,8	0,5
Chojas = 1/(0,0490785 + 8,41394/G)	93,1	0,046	0,034	2,4812 (P=0,949)	50	0,8	0,2	0,05	-1,8	-0,2

Fuente: Elaboración propia.

Nota: ln = logaritmo natural, exp = exponente. Todos los modelos poseen una P<0,0001.

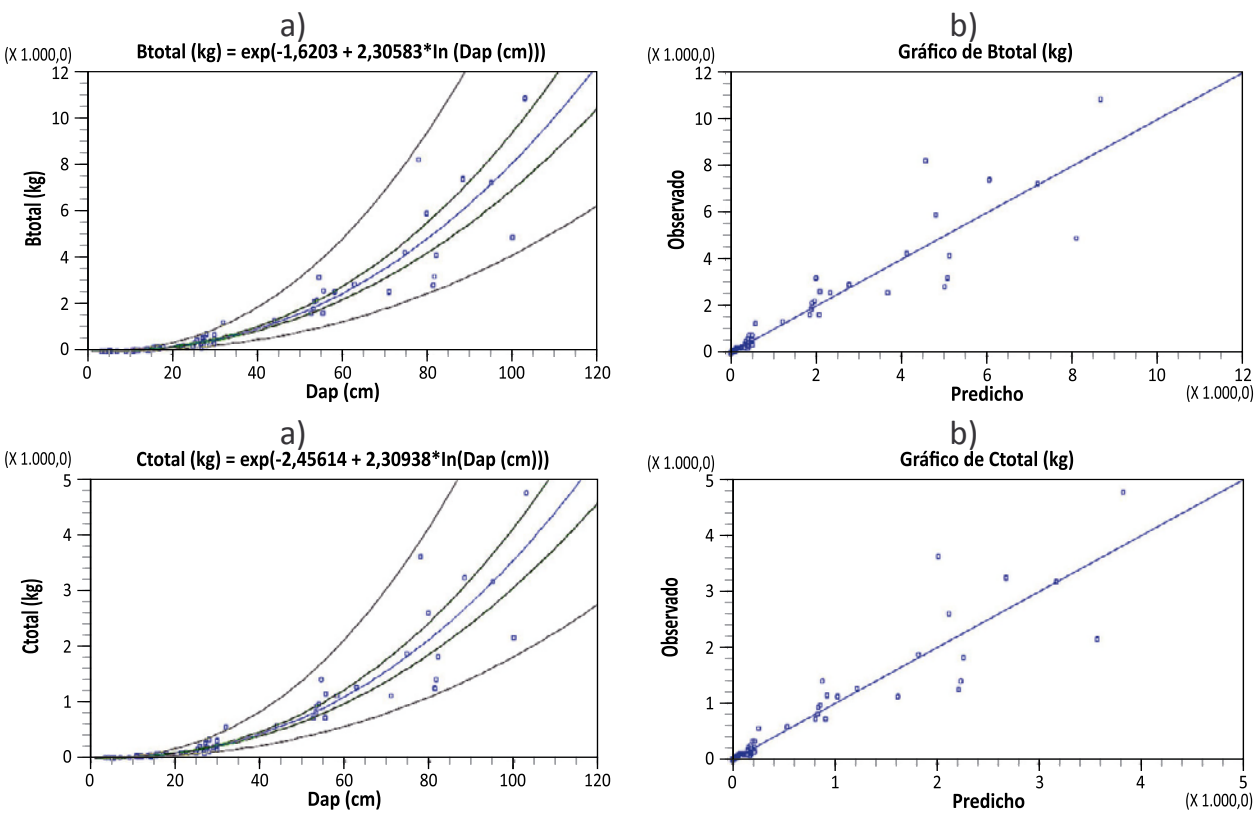


Figura 5. Modelos para estimar biomasa y carbono por componente de árbol y árbol completo en el Zona Pacífico Central de Costa Rica: a) gráfico para el modelo ajustado, b) gráfico de valores predichos *vs* observados.

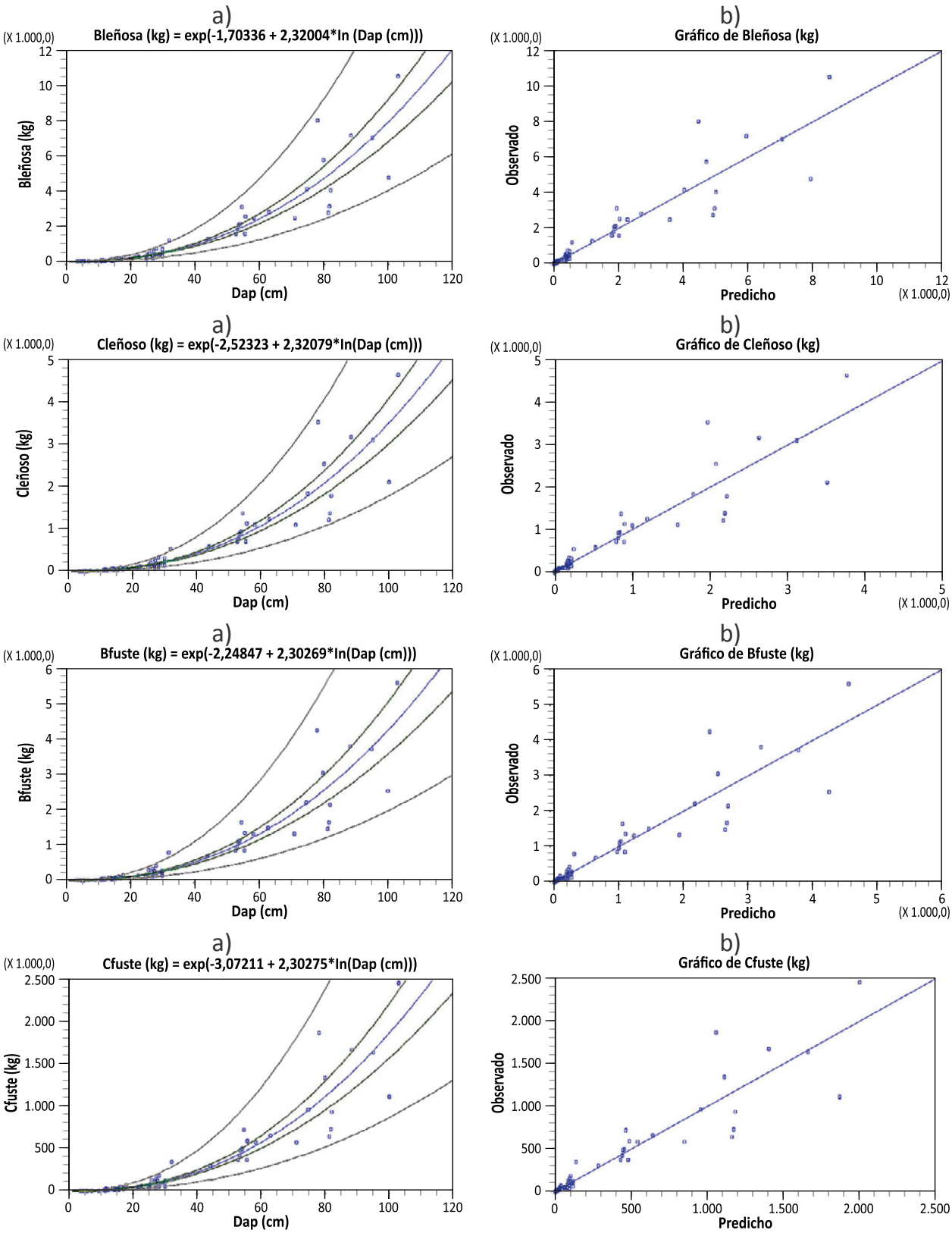


Figura 5. Continuación.

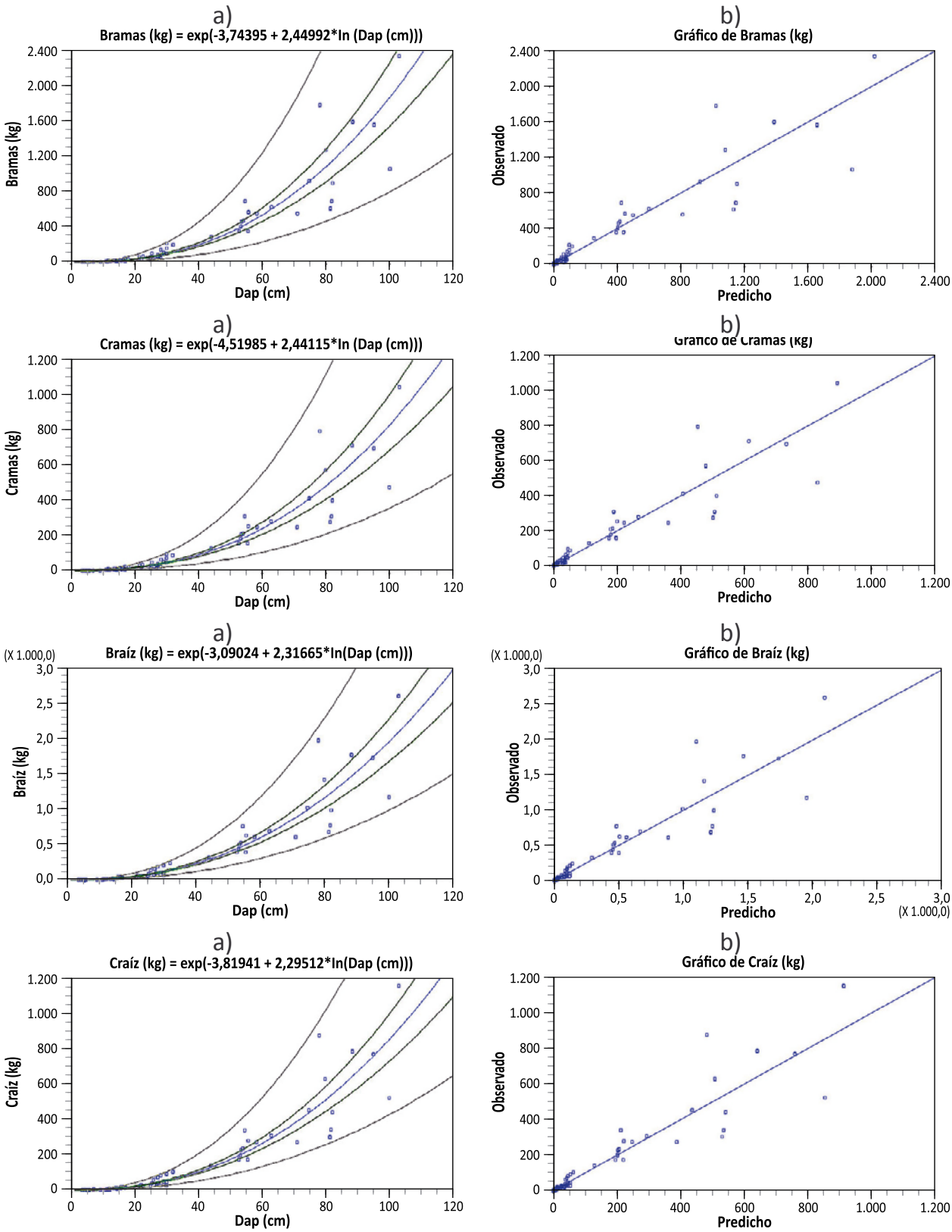


Figura 5. Continuación.

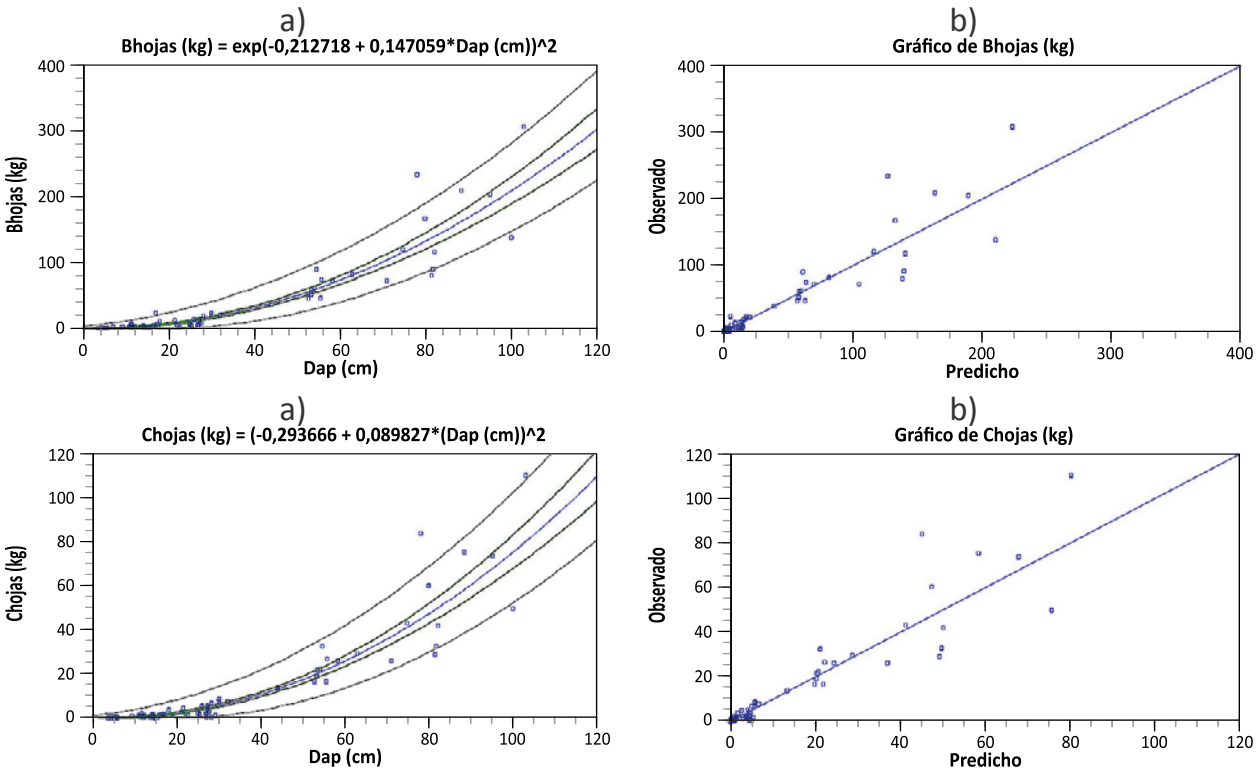


Figura 5. Continuación.

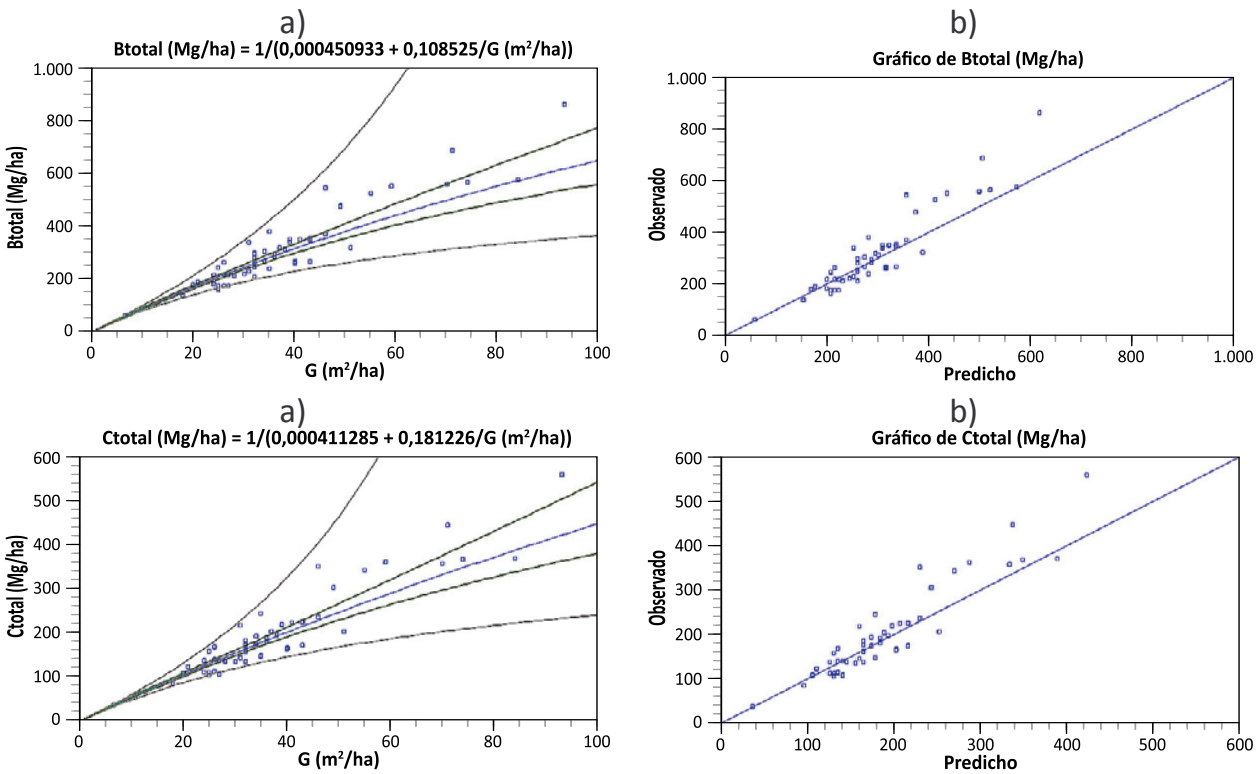


Figura 6. Modelos para estimar biomasa y carbono por hectárea en el Pacífico Central de Costa Rica: a) gráfico para el modelo ajustado, b) gráfico de valores predichos *vs* observados.

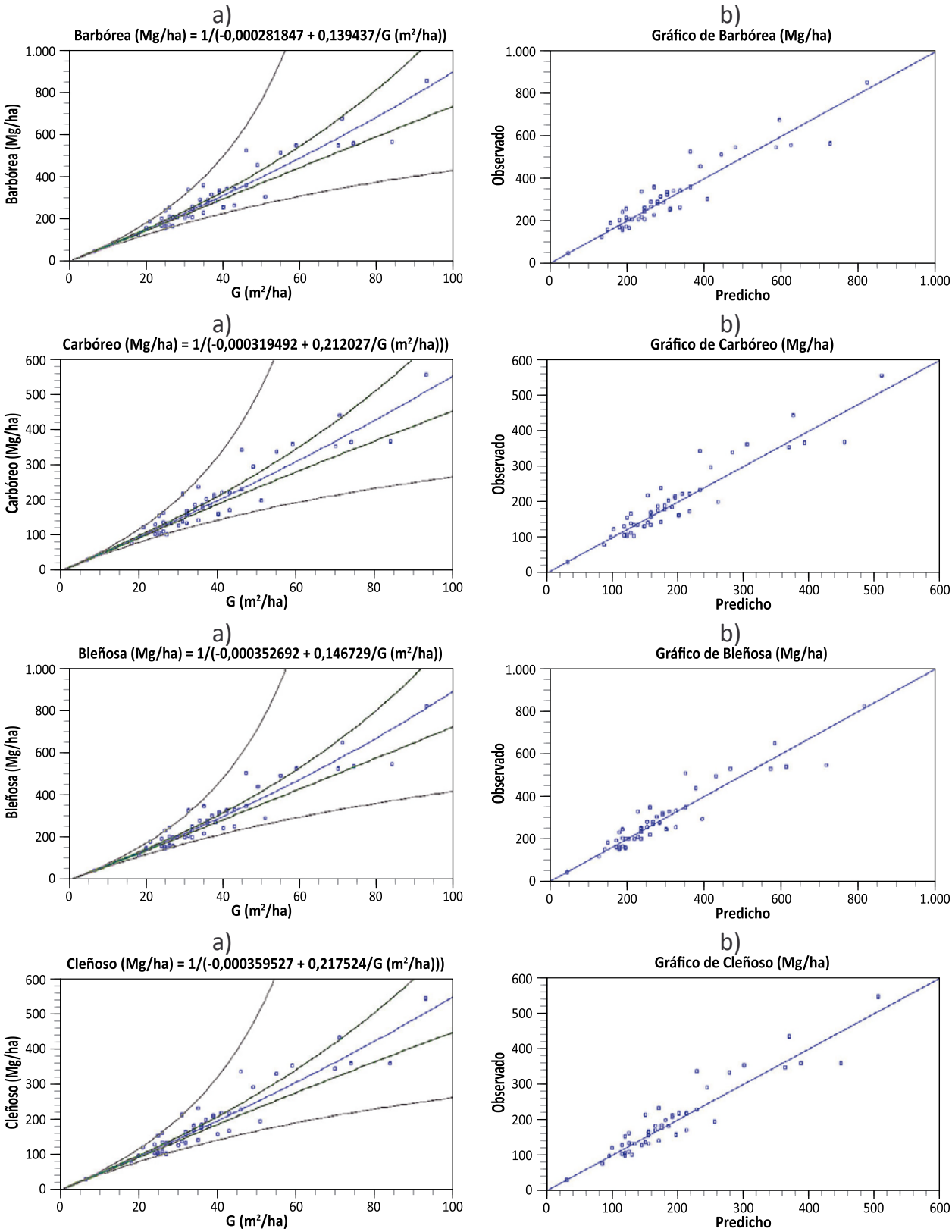


Figura 6. Continuación.

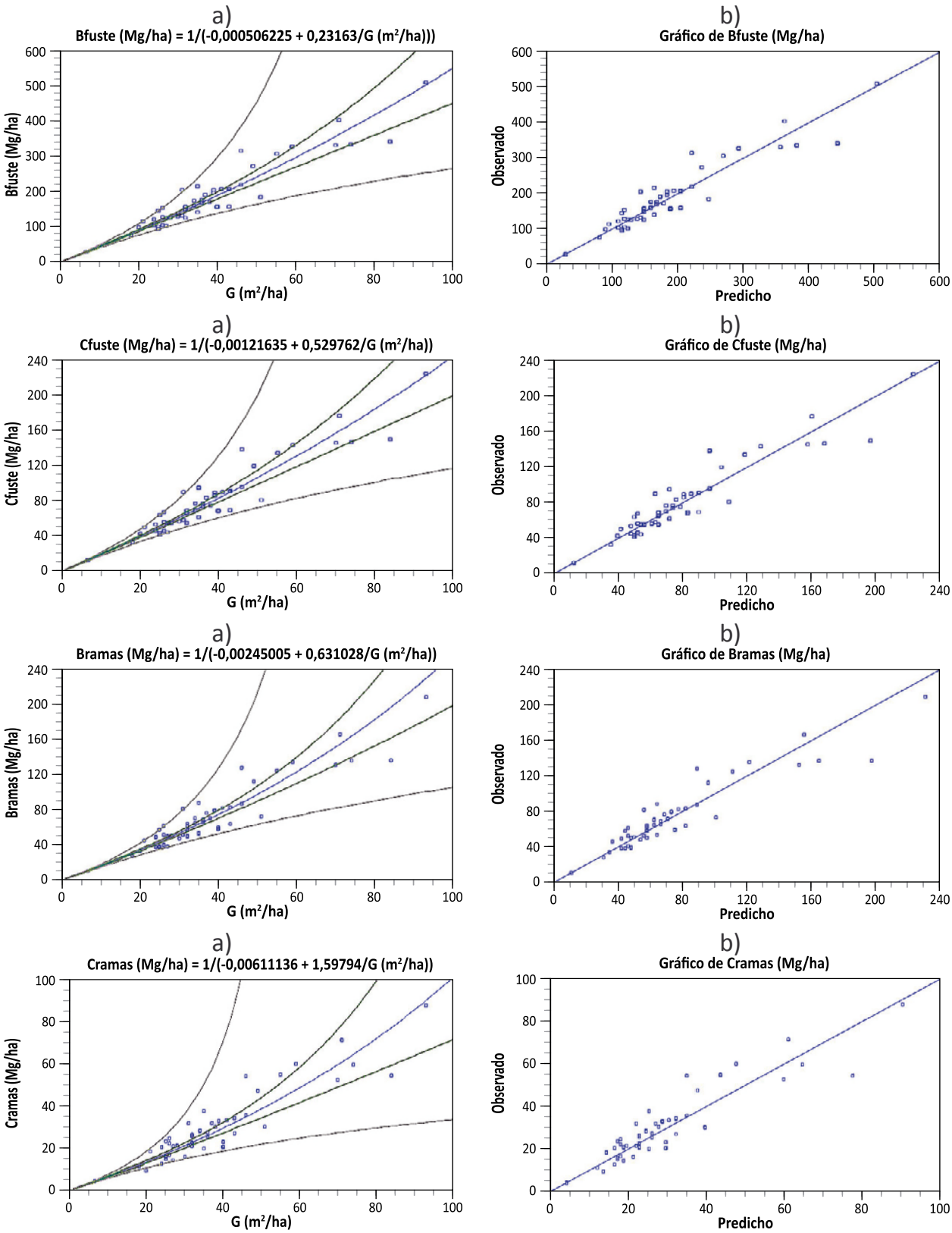


Figura 6. Continuación.

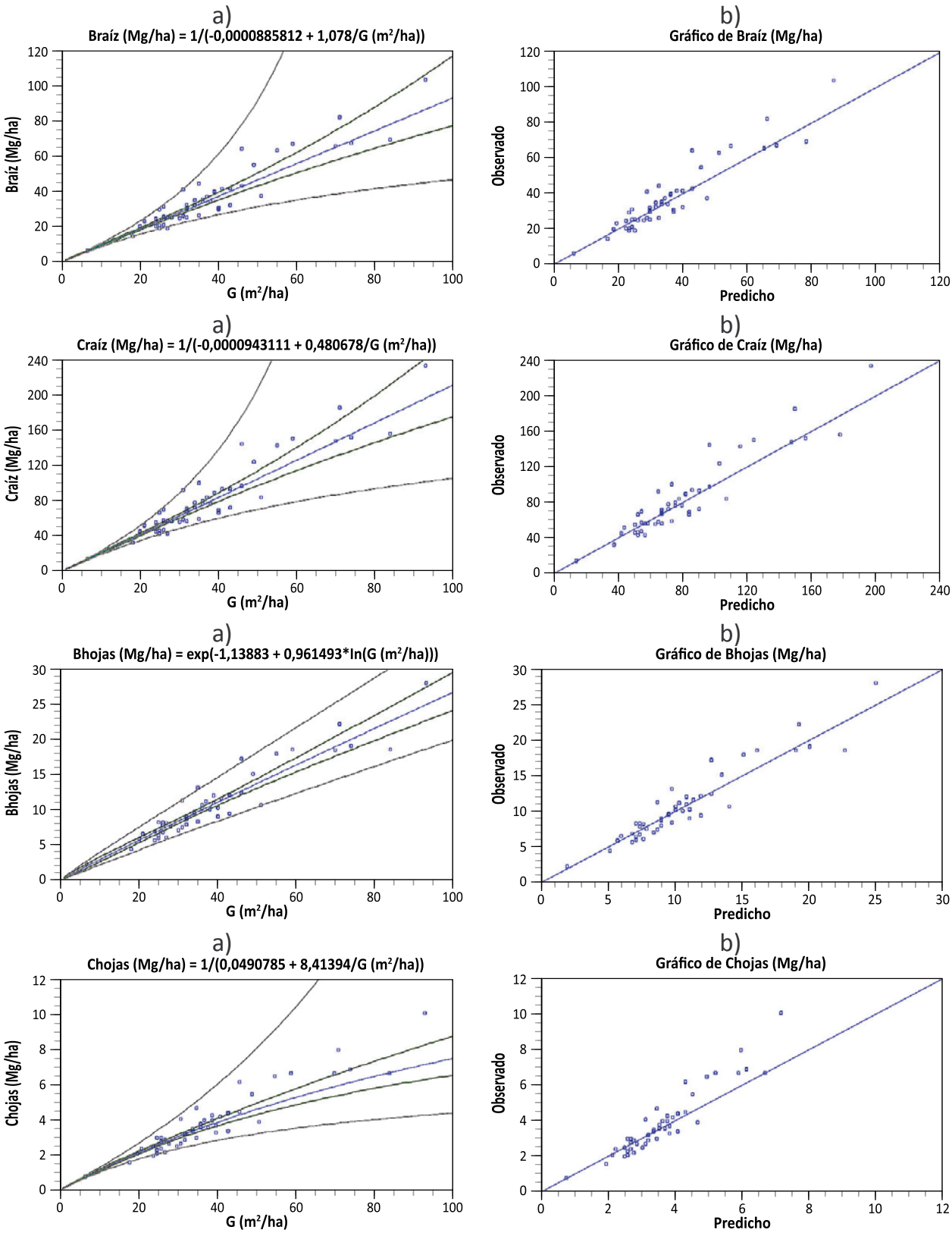


Figura 6. Continuación.

3.3.3 Zonas Altas

Los modelos de biomasa y carbono para componentes estructurales del árbol o árbol completo, presentan una precisión aceptable, con un $R^2 \geq 81,0\%$ (P<0.0001) y errores de estimación inferiores al 21,43%. El menor ajuste se presentó para Chojas y el error más alto para Braíz. El RCME y EMA para todos los modelos fue inferior a 0,59 y 0,45 (B-Cramas), respectivamente, excepto para Bhojas y Chojas con 1,073 y 0,57. La prueba de DW varió entre 1,7727 (Cramas) y 2,176 (Chojas), lo que sugiere que no hay subestimación del nivel de significación estadística. El error de predicción varió entre 6,5 y 9,7% para B-Ctotal, B-Cleñosa, B-Cfuste y B-Cramas, y entre 10,8 y 21,4% para B-Craíz y B-Chojas. Los demás estadísticos (IF, AIC, ECM, DA) muestran cifras bajas (cuadro 11, figura 7).

En los modelos agregados el ajuste osciló entre 80,6% (Chojas) y 96,3 % (B-Cfuste), con errores o sesgos inferiores a 6,5% (Chojas). El RCME y EMA para todos los modelos fue inferior a 0,174 y 0,129, respectivamente, excepto para B-Chojas con un RCME de 1,179 y 0,283 y un EMA de 0,97 y 064. La prueba de DW osciló entre 1,6137 (Chojas) a 2,048 (Craíz) (cuadro 12, figura 8).

Cuadro 11. Modelos para estimar biomasa (kg) y carbono (kg) para distintos componentes del árbol y para el árbol completo, en bosques de Zonas Altas en Costa Rica

Modelo	R2	RCME	EMA	DW	n	ECM	DA	IF	E%	AIC
Btotal = exp(-1,80211 + 2,30969*ln(Dap))	94,3	0,433	0,329	2,0191 (P=0,546)	146	478,4	9,0	96,7	7,2	6, 2
Ctotal = exp(-2,59151 + 2,31262*ln(Dap))	95,0	0,408	0,314	1,8898 (P=0,255)	144	221,0	0,2	47,9	7,8	5,4
Bleñosa = exp(-1,83452 + 2,31255*ln(Dap))	95,0	0,410	0,316	1,8594 (P=0,200)	144	474,5	-3,5	104,1	7,7	6,2
Cleñoso = exp(-2,63734 + 2,31606*ln(Dap)	95,4	0,419	0,320	1,8852 (P=0,246)	144	302,9	19,7	52,4	6,5	5,7
Bfuste = exp(-2,87065 + 2,47753*ln(Dap))	94,3	0,467	0,364	1,8343 (P=0,161)	144	374,2	15,0	61,1	8,6	5,9
Cfuste = exp(-3,64621 + 2,47481*ln(Dap))	94,3	0,467	0,364	1,8325 (P=0,158)	144	168,2	7,2	28,8	8,5	5,1
Bramas = exp(-3,74417 + 2,47169*ln(Dap))	90,8	0,586	0,453	1,7360 (P=0,057)	142	165,8	33,4	12,5	9,7	5,1
Cramas = exp(-4,50249 + 2,46046*ln(Dap))	91,8	0,549	0,433	1,7727 (P=0,089)	142	73,8	13,6	17,1	12,8	4,3
Braíz = exp(-4,41842 + 2,64678*ln(Dap)	94,7	0,494	0,402	1,8212 (P=0,160)	124	221,2	-11,7	31,6	12,0	5,4
Craíz = exp(-5,17906 + 2,63993*ln(Dap)	94,7	0,491	0,400	1,8011 (P=0,134)	124	100,8	-4,8	14,4	10,8	4,6
Bhojas = exp(-4,426 + 2,09835*ln(Dap))	86,9	0,639	0,451	2,0122 (P=0,527)	129	33,8	5,4	6,6	14,2	3,5
Chojas = (-0,133618 + 0,0894084*Dap^2	81,0	1,073	0,565	2,1760 (P=0,841)	129	12,8	1,4	0,5	21,4	2,6

Fuente: Elaboración propia.

Nota: ln = logaritmo natural, exp: exponente. Todos los modelos poseen una P<0,0001.

Cuadro 12. Modelos para estimar biomasa (Mg) y carbono (Mg) por hectárea en bosques de Zonas Altas de Costa Rica

Modelo	R2	RCME	EMA	DW	n	ECM	DA	IF	E%	AIC
Btotal = exp(1,7134 + 1,19625*ln(G))	90,7	0,174	0,129	1,7800 (P=0,173)	55	77,5	5,4	68,3	1, 5	4,4
Ctotal = exp(0,920639 + 1,18498*ln(G))	91,2	0,167	0,124	1,7701 (P=0,163)	55	32,7	2,2	28,6	1,3	3,5
Barbórea = 1/(0,000161016 + 0,0769054/G)	89,8	0,000	0,000	1,7174 (P=0,120	55	73,0	16,6	0,0	-0,5	4,3
Carbóreo = 1/(0,000526013 + 0,168966/G)	89,9	0,001	0,001	1,6621 (P=0,083)	55	31,64	7,3	0,0	-0,6	3,5
Bleñosa = exp(1,60009 + 1,14421*ln(G))	95,5	0,113	0,085	1,9964 (P=0,449)	55	35,5	1,8	32,9	0,6	5,6
Cleñoso = exp(0,807588 + 1,14408*ln(G))	95,5	0,113	0,085	1,9990 (P=0,453)	55	16,0	0,8	14,9	0,6	2,8
Bfuste = exp(1,14308 + 1,10934*ln(G))	96,3	0,098	0,076	2,0362 (P=0,509)	55	17,5	0,8	16,0	0,5	2,9
Cfuste = exp(0,358013 + 1,10929*ln(G))	96,3	0,098	0,076	2,0339 (P=0,505)	55	8,0	0,4	7,3	0,5	2,1
Bramas = exp(0,0683836 + 1,16508*ln(G))	93,3	0,142	0,109	1,8736 (P=0,278)	55	10,2	0,8	9,7	1,0	2,3
Cramas = exp(-0,752802 + 1,16574*ln(G))	93,3	0,142	0,109	1,8718 (P=0,275)	55	4,5	0,3	4,2	1,0	1,5
Braíz = exp(-0,23538 + 1,21789*ln(G))	94,9	0,128	0,092	2,0442 (P=0,521)	55	8,3	0,3	7,8	0,8	2,1
Craíz = exp(-1,01919 + 1,21754*ln(G))	94,9	0,128	0,092	2,0480 (P=0,526)	55	3,8	0,1	3,5	0,8	1,4
Bhojas = (-5,12568 + 2,38247*√(G))^2	86,7	1,179	0,970	1,7205 (P=0,136)	47	24,2	1,5	1,2	3,9	3,2
Chojas = (-2,7743 + 1,3906*√(G))^2	80,6	0,823	0,642	1,6137 (P=0,070)	47	10,2	0,6	0,8	6,5	2,3

Fuente: Elaboración propia.

Nota: ln = logaritmo natural, exp = exponente. Todos los modelos poseen una P<0,0001.

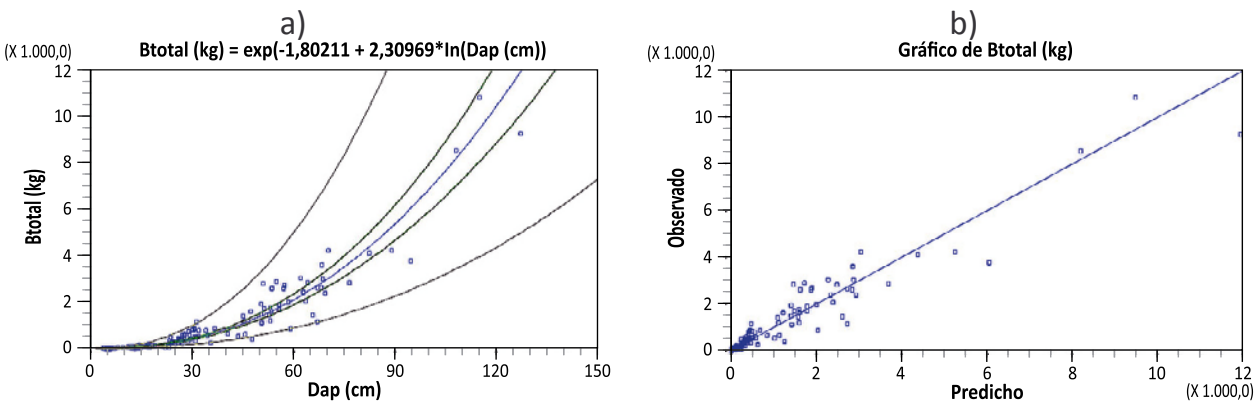


Figura 7. Modelos para estimar biomasa y carbono por componente de árbol y árbol completo en bosques de Zonas Altas de Costa Rica: a) gráfico para el modelo ajustado, b) gráfico de valores predichos *vs* observados.

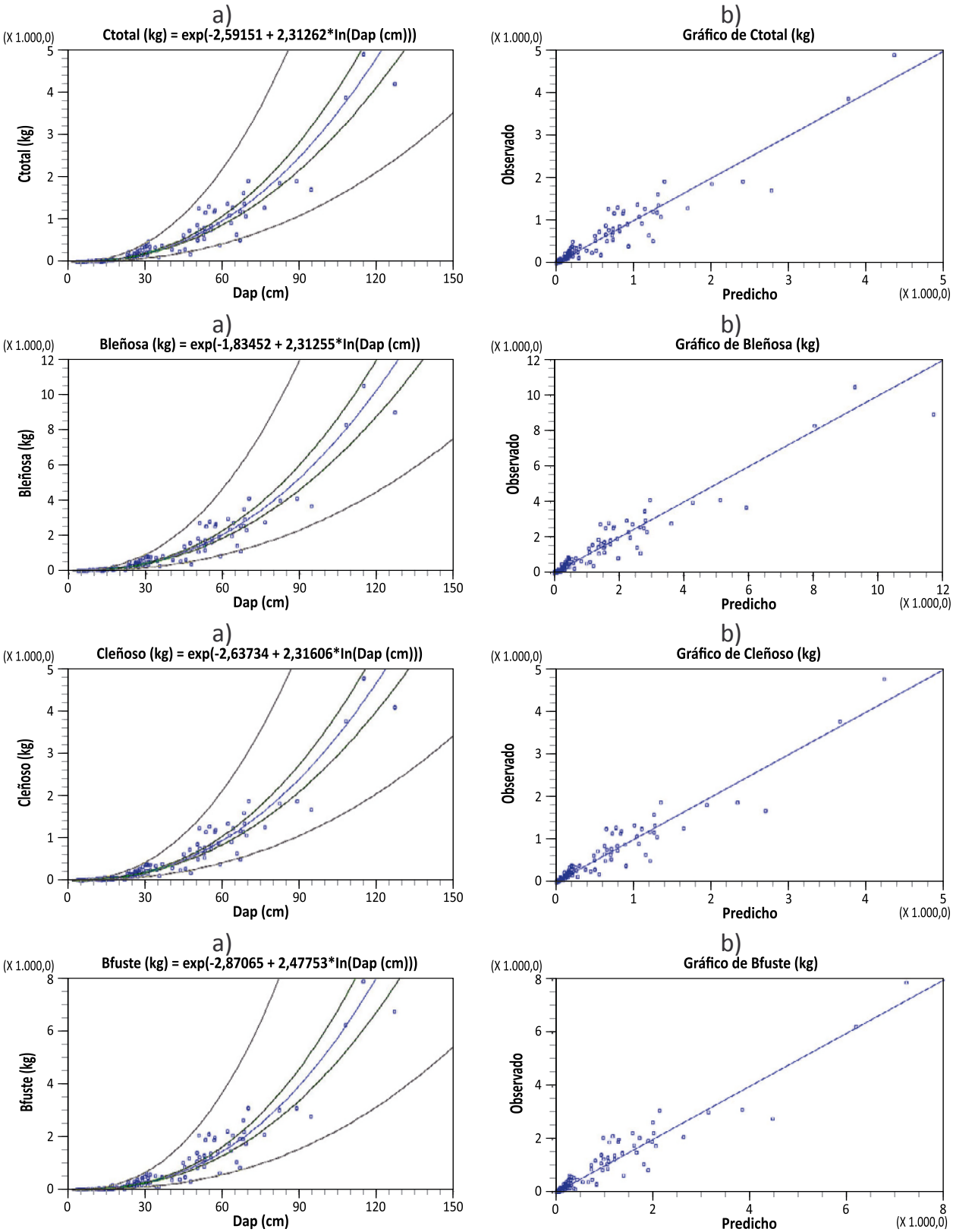


Figura 7. Continuación.

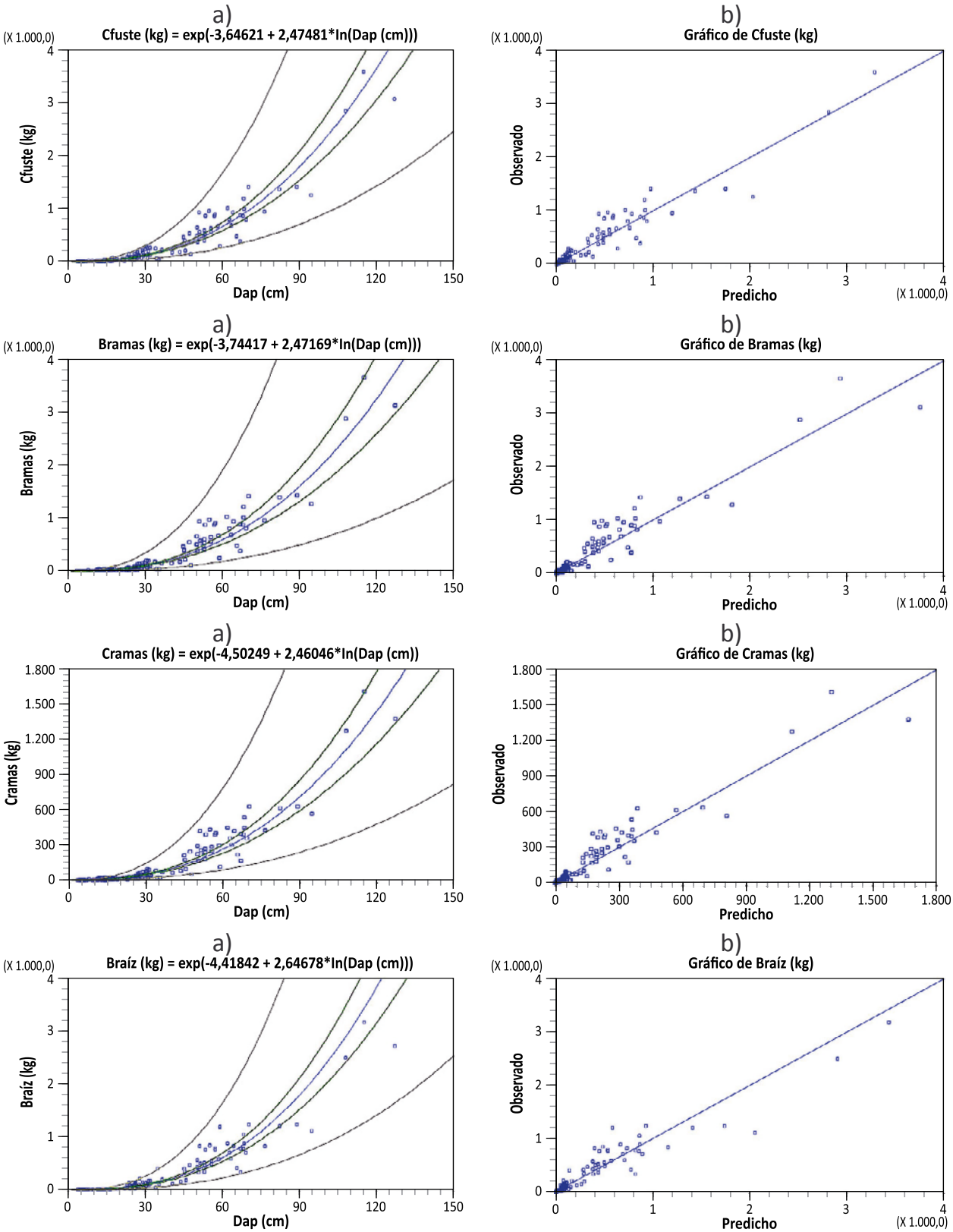


Figura 7. Continuación.

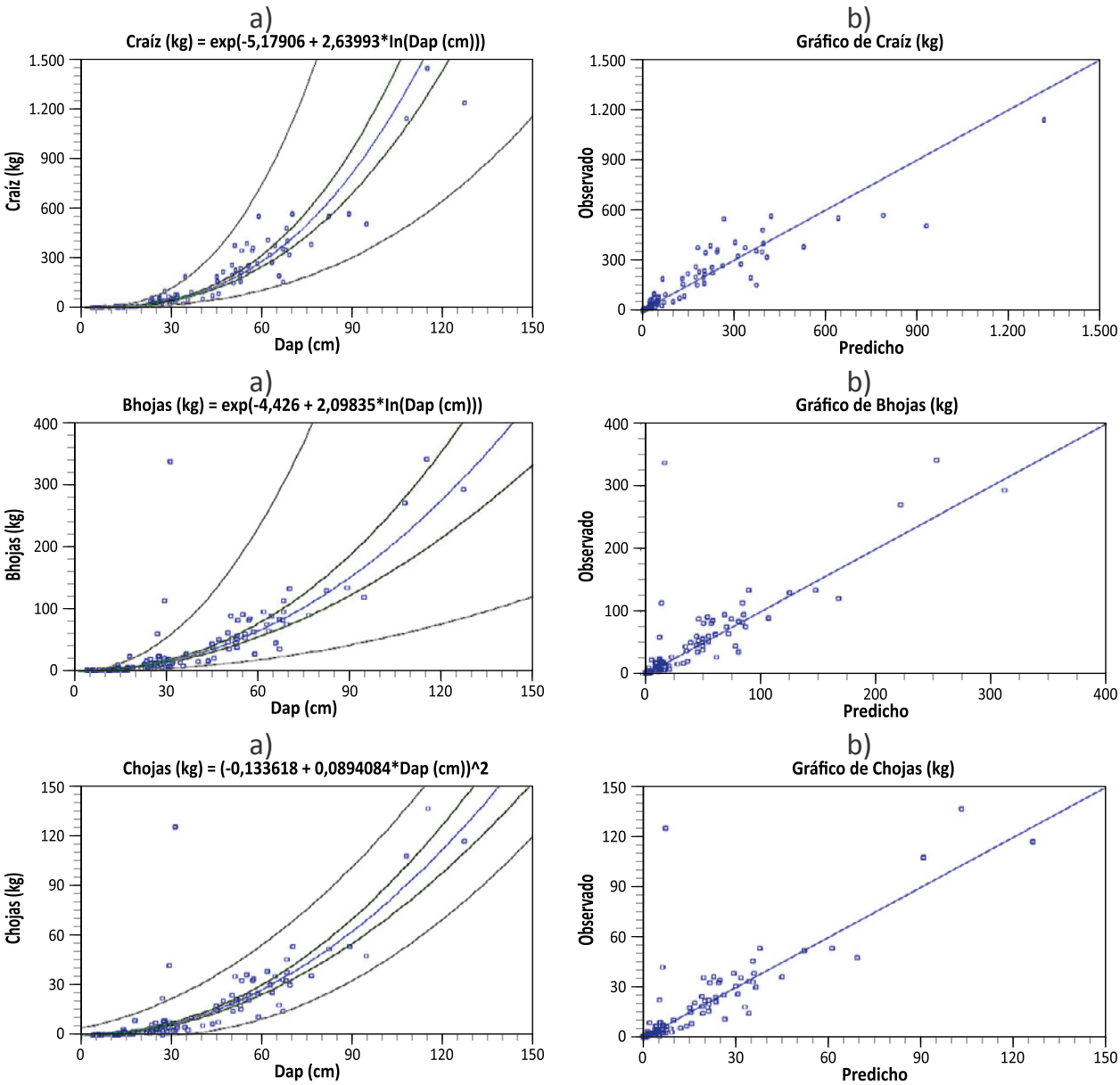


Figura 7. Continuación.

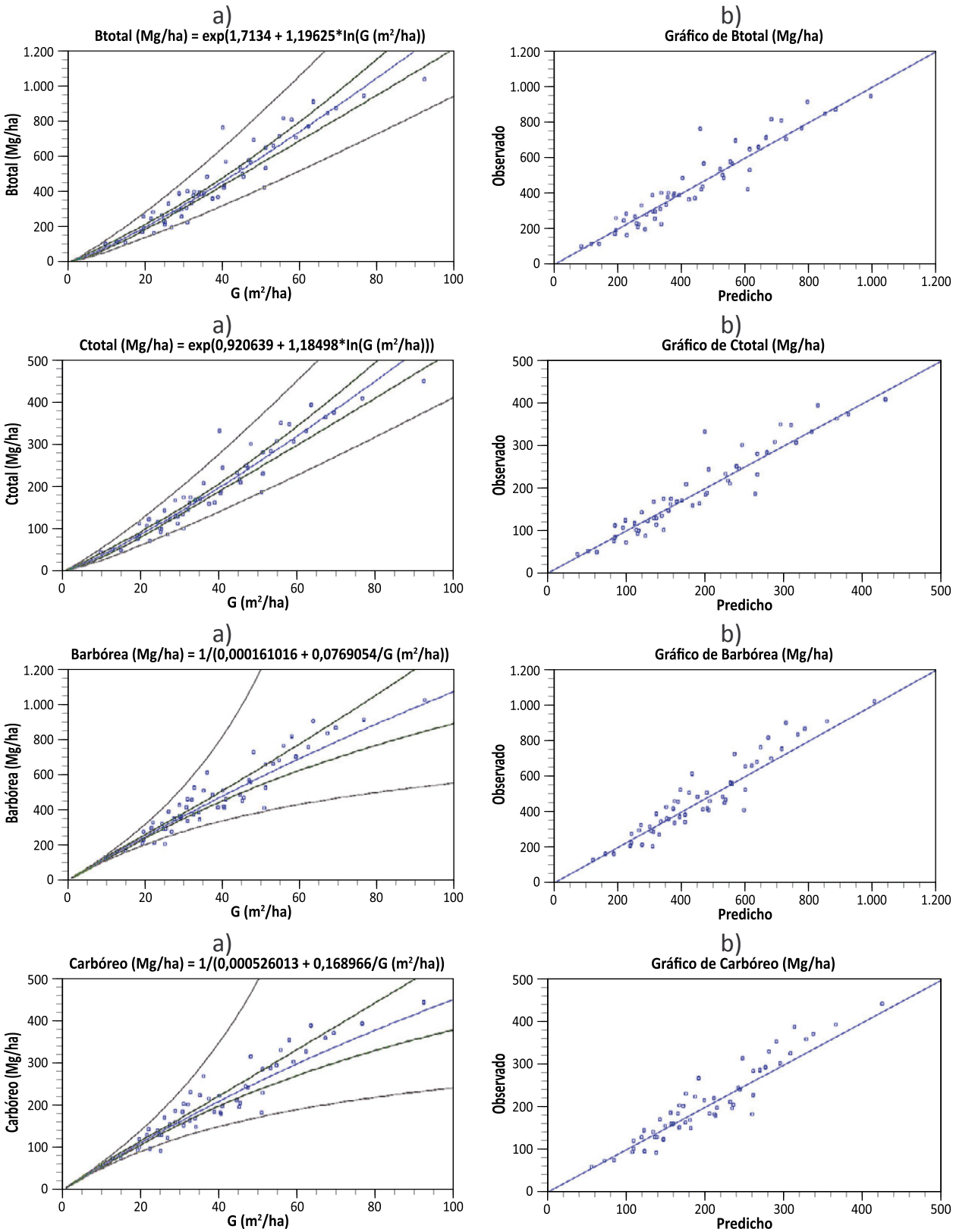


Figura 8. Modelos para estimar biomasa y carbono por hectárea en bosques de zonas altas de Costa Rica: a) gráfico para el modelo ajustado, b) gráfico de valores predichos *vs* observados.

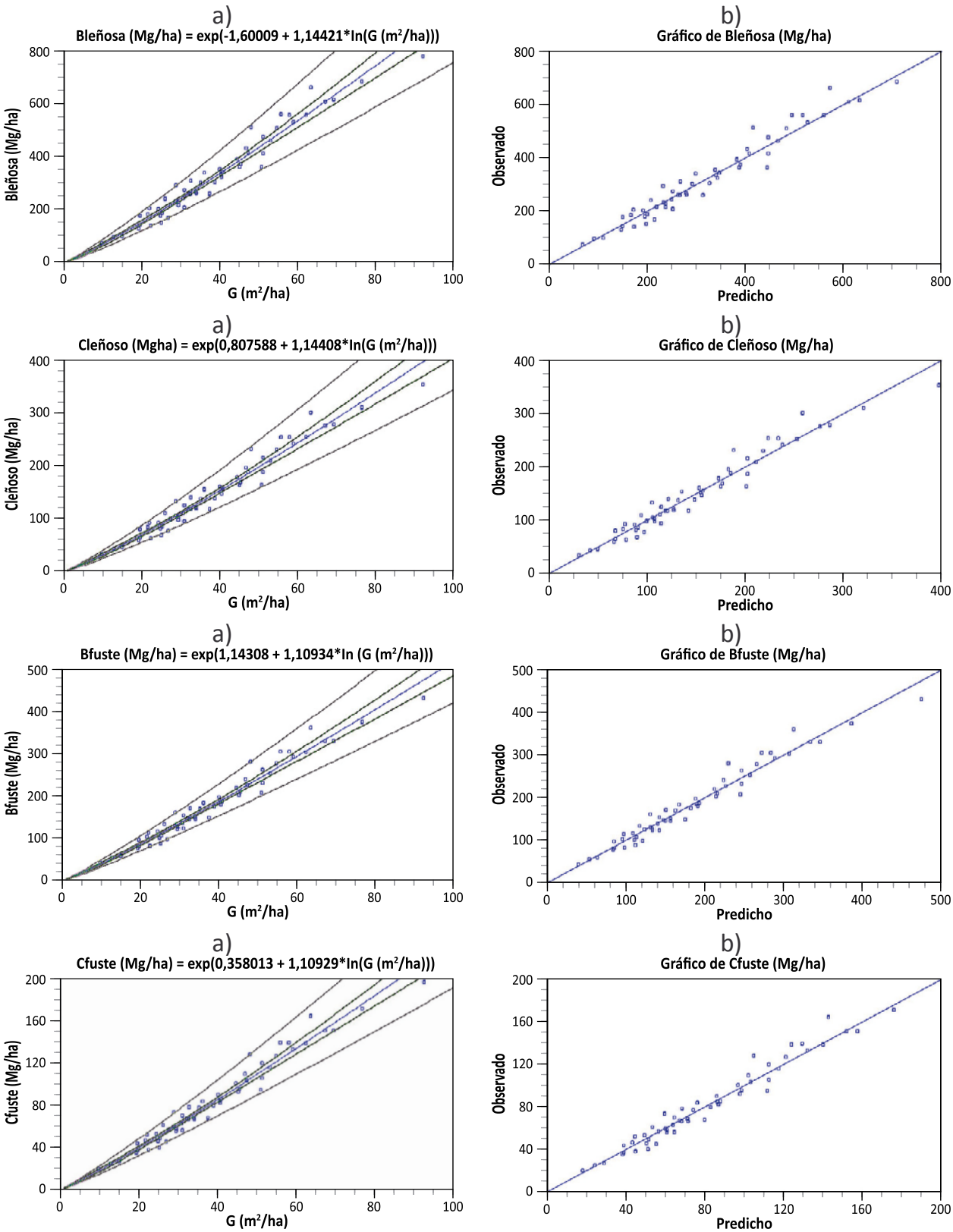


Figura 8. Continuación.

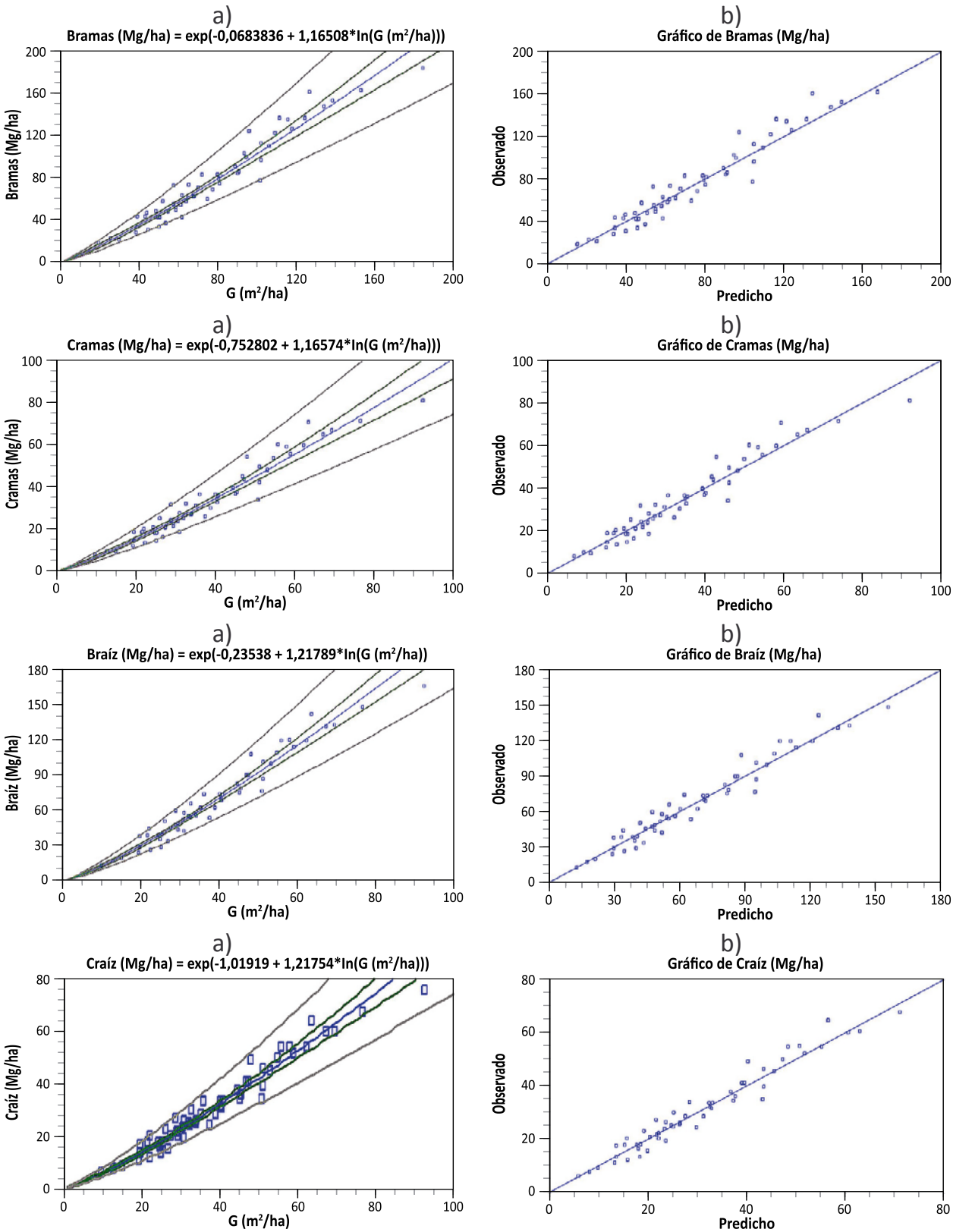


Figura 8. Continuación.

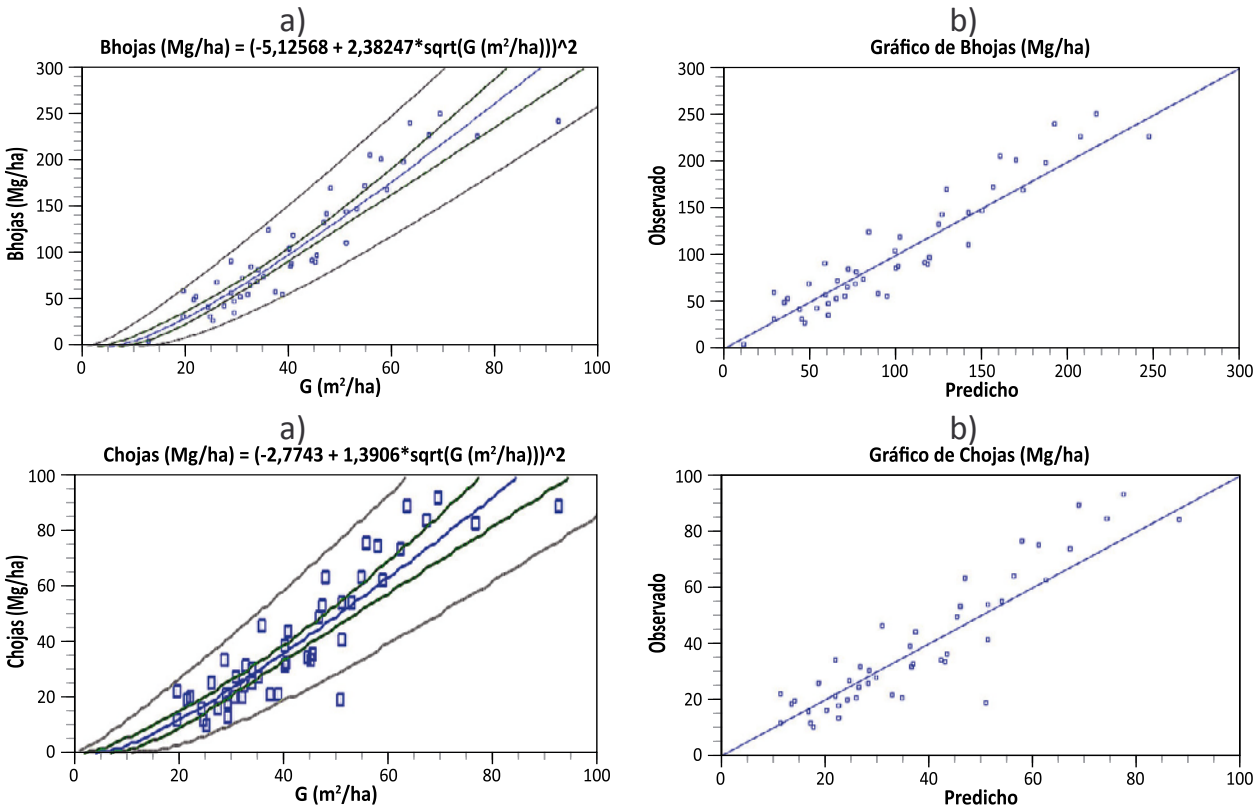


Figura 8. Continuación.

4. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

4.1. Biomasa y carbono en la vegetación y necromasa

Los ecosistemas boscosos de la Zona Pacífico Central y Zonas Altas poseen un área basal similar (poco más de 38 m^2 ha^{-1}), superior a los de la Zona Norte (21,3 m^2); lo que explica la diferencia en la biomasa o el carbono acumulado (Lozano et al., 2018; Fonseca et al., 2019). Es de esperar que la inferioridad en G para los bosques de la Zona Norte, se deba al mayor grado de intervención producto de aprovechamientos forestales. En esta zona los bosques han sido objeto de planes de manejo forestal, casi todos con segunda cosecha, extrayendo los árboles de mayor tamaño, ocasionando alteraciones en la estructura de la masa y reduciendo significativamente el área basal.

A pesar de que las regiones del Pacífico Central y Zonas Altas tienen un G muy similar, también presentan diferencias muy marcadas en la biomasa acumulada. En este caso, una posible explicación es que en Zonas Altas los bosques tienen una composición muy alta de árboles del género *Quercus*, que son de gran tamaño en diámetro y altura. Otros factores que pueden explicar la variabilidad en G, y por ende en la acumulación de biomasa y carbono, pueden ser la edad del ecosistema y la calidad de sitio, y el tipo de disturbios (incendios, manejo, degradación del bosque) (Álvarez et al., 2012; Miles et al., 2006). Es importante recordar, que la biomasa se caracteriza por su alta heterogeneidad (Segura y Kanninen, 2002).

El mayor grado de intervención de los bosques en la Zona Norte, genera la apertura de claros que permiten la entrada de luz, lo cual induce al

ingreso de herbáceas al sotobosque, y además, la acumulación de necromasa producto de la cosecha. Estos dos aspectos suman para que la biomasa vegetal y la necromasa sean casi el triple con respecto al Pacífico Central. En las Zonas Altas la vegetación herbácea observada fue escasa, pero abunda la necromasa.

La necromasa y la vegetación herbácea aportan muy poco al carbono almacenado en los ecosistemas evaluados, variando de 2% en el Pacífico Central a 7,5% en la Zona Norte, cifra a considerar para valorar si en futuros estudios es conveniente evaluar estos componentes, dado la inversión en tiempo que conlleva. Este comportamiento ocurre para otros sitios, por ejemplo, Torres et al., (2012) mencionan que las especies leñosas representan casi el 100%. En bosque secundario de 15 años Chacón et al., (2007) mencionan que el C fijado en los árboles representó el 90,6%, en el mantillo (hojarasca) fue de 0,08% (0,04 ± 0,01 Mg ha^{-1}) y en las herbáceas (0,6 ± 0,1) Mg ha^{-1}. Por su parte Yepes et al., (2016) mencionan que los robledales almacenan 272,9 ± 42,0 MgC ha^{-1}, 72,5 % en la biomasa aérea, 13,6 % en la raíz y 13,9 % en la necromasa.

Valores similares a los obtenidos en este estudio se revelan para otras latitudes (Norte, Centro y Sur América), en ecosistemas húmedos, con variaciones en cifras de biomasa o carbono que pueden deberse a condiciones ambientales, a actividades antrópicas y a diferencias metodológicas (componentes de biomasa medidos, diámetro mínimo considerado, especies evaluadas y método usado para determinar la biomasa y el carbono).

La biomasa arbórea y el depósito de carbono calculado en el presente estudio (162,3 Mg biomasa*ha^{-1}, 73,7 Mg C*ha^{-1} en la Zona Norte; 306,8 Mg biomasa*ha^{-1}, 198,9 Mg C*ha^{-1} en la Zona Pacífico Central; 476,4 Mg biomasa*ha^{-1}, 208,2 Mg C*ha^{-1} en las Zonas Altas), es congruente con lo reportado para Costa Rica por Segura et al., (2000) en bosques naturales de la región Caribe, quienes determinaron una biomasa de122 Mg ha^{-1} (55 Mg C*ha^{-1}), así como Ulate (2011) que brinda cifras de biomasa (Mg ha^{-1}) para bosques primarios de 164,32 y 207 en Bosque Húmedo Tropical Basal, 247,5 en Bosque Húmedo Premontano, 219,6 en Bosque Muy Húmedo Premontano, 233,3 en Bosque Pluvial Premontano, 211 en Bosque húmedo Montano Bajo, 445,4 en Bosque Muy Húmedo Montano Bajo, y 243,1 en Bosque Pluvial Montano Bajo.

En otras latitudes, Cuenca et al., (2014) reportan en tierras bajas de la Amazonía Ecuatoriana una biomasa aérea de 124,85 Mg ha^{-1} (62,4 Mg C), mientras Arreaga (2002) determinó 162,27 Mg ha^{-1} para ecosistemas tropicales en la Reserva de Biósfera Maya de Guatemala, Araujo et al., (2006) reportaron 268 Mg ha^{-1} para bosques siempreverdes de Bolivia y Unger et al., (2012) 344 ± 17 Mg de biomasa*ha^{-1} (172 ± 8,5 Mg C). Por otro lado, Honorio et al., (2015), calcularon un promedio de 193,9 ± 55,6 Mg de biomasa*ha^{-1} en bosques aluviales de la amazonia peruana, Araujo et al., (2006) estimaron 326 Mg biomasa*ha^{-1} (156 Mg C ha^{-1}) para bosque húmedo siempre verde, y Lozano et al., (2018) 322,37 Mg ha^{-1} (161,07 Mg C). Sánchez et al., (2017) reportó una biomasa desde 153,3 Mg (76,6 Mg C) a 252,0 Mg ha^{-1} (126 Mg ha^{-1}) para Bosque Húmedo Montano Bajo y Yepes et al., (2015) indicó 181,04 y 195,04 Mg ha^{-1} en Bosque Húmedo Montano Bajo.

Los resultados de biomasa y carbono determinados en el presente estudio y los citados por los autores antes mencionados, y otros más, se encuentran dentro del rango (45-649 Mg ha^{-1}, con 275,2 Mg ha^{-1}promedio), expresado por Clark et al., (2001) para bosques tropicales de distintas zonas del mundo.

En relación a la fracción de carbono (FC) por componente obtenida en este estudio, la necromasa fina y la vegetación herbácea

presentan los valores más bajos, oscilando desde 34,5% a 37,7% y entre 43,9% a 45,6% para los componentes leñosos. Estos valores están dentro del rango reportado por Fonseca et al., (2019), para ecosistemas deciduos, y son inferiores al 0,45-0,5 recomendado por Intergovernmental Panel of Climate Change [IPCC] (2006) y Gaillard et al., (2002); utilizado en variedad de trabajos. Valores similares a los encontrados en esta investigación y que demuestran que la fracción o contenido de carbono en la biomasa varía con la especie y con el tejido o componente, también fueron reportados por Soares y Oliveira (2002), Gayoso y Guerra (2005), Castaño y Bravo (2012), Fonseca et al., (2011, 2012) y Herrero de Aza (2011).

4.2. Factores de expansión de la biomasa (FEB) y distribución de la biomasa y el carbono por componente estructural del árbol

La determinación de FEB, es un procedimiento muy usado para facilitar la estimación de la biomasa de la copa (hojas y ramas) (Dixon,1995; IPCC, 1996), y raras veces se incluye la biomasa radical o se calculan por separado para cada componente estructural del árbol.

En este estudio el FEB para incluir la biomasa de la copa varió de 1,4 en la Zona Norte a 1,6 en la Zona Alta, cifra inferior al 1,6 recomendado por Dixon (1995) e IPCC (2006) y al obtenido para otras especies en bosque natural o plantadas. Segura et al., (2000) reportan un valor de 1,6 promedio para varias especies en bosque natural, Fonseca (2009) indica 1,44 como promedio para varias especies en bosque secundario; 1,75 fue determinado para *Nothofagus pumilio* según Loguercio y Defoseé (2001), y 1,37 para *Pinus pseudostrobus* (Domínguez et al., 2009).

El factor de expansión para la raíz varió de 1,34 en Zona Norte a 1,47 en el Pacífico Central, lo que es superior a lo reportado por Cairns (1997) (1,25 para especies deciduas independientemente de la latitud o la textura edáfica en la que se desarrollen los árboles) y Fonseca et al., (2009) (1,25 para 35 especies en bosques secundarios y 1,30 para *Vochysia guatemalensis* e *Hieronyma alchorneoides* en plantación). Es inferior al calculado por Gaston et al., (1998), para bosques y sabanas en ambientes áridos y semi-áridos (1,47) y para varias especies deciduas de la Península Ibérica (Ruíz et al., 2011).

La distribución de la biomasa y el carbono en los distintos componentes estructurales del árbol, calculados en este estudio, 53,7% de la biomasa y 55,0% del carbono en el fuste; las ramas con el 17,6% de la biomasa y el 22,5% de carbono; 18% de biomasa y 24,1% de carbono en las raíces y menos del 5% de biomasa y carbono en el follaje, tienen un comportamiento muy similar a lo reportado para diferentes ecosistemas naturales y plantados. Fonseca et al., (2019) reportaron que la raíz aportó el 29,9% a la biomasa del árbol en bosques caducifolios, mientras Torres et al., (2012) indican un 22,5% en bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. Bueno et al., (2019) para *Pinus occidentalis,* indicaron que el fuste aportó el 74,5% a la biomasa aérea, las ramas el 13,3% y 12,1% el follaje.

Cortés et al., (2019) para varias especies del género *Quercus*, calcularon que la biomasa del fuste aportó el 60,6% a la biomasa aérea, mientras las ramas y follaje el 36,1% y 3,28%, respectivamente. Vargas et al., (2017) también para especies de *Quercus*, encontraron que la biomasa promedio fue de 73,8%, 22,2% y 4,0% para fuste, ramas y follaje, respectivamente.

Es importante resaltar, el esfuerzo realizado en esta investigación en aportar información sobre biomasa o carbono en la raíz, componente que ha sido poco estudiado por el grado de dificultad que conlleva la evaluación (Dixon, 1995 y Fonseca, 2017).

4.3. Modelos para estimar biomasa y carbono

Los modelos alométricos en las últimas décadas, sobresalen como la técnica más práctica y económica para estimar la biomasa y el carbono, y con ello, evaluar la contribución de un ecosistema a la mitigación del cambio climático. El método destructivo, combinado con el desarrollo de ecuaciones alométricas locales, es el más preciso para determinar la biomasa aérea (Araujo et al., 1999; Chambers et al., 2001; Del Valle, et al., 2003; Návar et al., 2004; IPCC, 2006; Návar et al., 2013; Chave et al., (2014); Puc et al., 2020). Por su parte Álvarez (2008), considera que el uso de modelos desarrollados para otras regiones, tiene limitaciones ya que las condiciones ambientales (clima, suelo) y la genética influyen sobre el crecimiento y en la fijación del carbono.

En las tres zonas estudiadas, en los diferentes componentes estructurales del árbol y en el árbol completo, para la biomasa y el carbono, se logró seleccionar modelos con buen ajuste $R^2 \geq 78,7\%$, con sesgos de estimación muy bajos (E<22,7%); ajustes similares a los obtenidos (R^2 entre 84 y 99%) por Cuenca et al., (2014) para biomasa aérea total utilizando como variables explicativas el diámetro y la altura, Lozano et al., (2018) con un R^2 entre 80 y 98% para biomasa aérea usando el diámetro y la altura como variables descriptoras.

En este estudio, el menor ajuste y el mayor sesgo se presentó para los componentes hojas, ramas y raíz, que por lo general han mostrado poca correlación con la variable o variables explicativas, demostrando la existencia de una relación alométrica poco definida, entre la biomasa de estos componentes con el diámetro y la altura (Montero y Kanninen, 2002; Pérez y Kanninen, 2003; Fonseca et al., 2009; Návar et al., 2011 y Risio, 2012). El valor del R^2 demuestra correlación alta y positiva entre la biomasa o el carbono y el diámetro, situación similar reportada en gran variedad de estudios en ecosistemas naturales o plantados (Solano et al., 2014 y Bustos et al., 2015).

En los modelos agregados, el área basal es una variable que explicó muy bien la biomasa y el carbono esperado por hectárea, con un ajuste muy bueno ($R^2 \geq 80,6\%$) y con mucha precisión, demostrado con errores de estimación (E%) inferiores al 7%.

Los modelos elegidos, para el de árbol y sus componentes estructurales, así como los agregados, por el buen ajuste y la precisión demostrada, son de mucha confiabilidad, adicionalmente, son muy sencillos y prácticos para utilizar porque solo requieren de una variable explicativa, el diámetro o el área basal, que es muy fácil de medir o calcular y se obtiene en casi todos los inventarios. En los modelos por árbol, el uso de regresión múltiple, con variables con la altura y la densidad específica de la madera, mejoran el ajuste y la capacidad predictiva de los modelos (Cuenca et al., 2014, Cortés et al., 2019; Puc et al., 2020), sin embargo, la dificultad e imprecisión que conlleva la medición de la altura puede ocasionar errores más altos al aplicar el modelo y aumentar el costo del inventario. El uso de la densidad de la madera como variable explicativa, también tiene sus desventajas, por ejemplo, no en todas las especies se reporta su valor, la densidad varía con la edad, con la altura del árbol y la zona climática (Chave et al., 2009).

Los modelos agregados facilitan el cálculo de la biomasa o el carbono por hectárea, porque evita hacer estimaciones individuales para árboles o para agrupaciones (clases diamétricas) y hacer luego las extrapolaciones a hectárea, pasos en los cuales se cometen errores si no se tiene cuidado y experiencia (Fonseca et al., 2019). Estos modelos son poco frecuentes en la literatura, pero presentan muy buenos ajustes como los logrados por Martínez et al., (1992) y Fonseca et al., (2011-2012), similares a los obtenidos en este trabajo ($R^2 \geq 80,6$).

5. CONCLUSIONES

El grupo de ecuaciones elegidas para estimar la biomasa y el carbono son buenas predictoras para árboles individuales y a nivel de ecosistema, siempre que sean usadas dentro de los límites de cada zona, de los rangos diamétricos o de área basal, y se convierten en un instrumento que contribuye en la reducción de los costos del inventario.

Estas ecuaciones pueden ser utilizadas para reducir la incertidumbre en bosques naturales a nivel nacional, al no tener que recurrir a modelos desarrollados en otras latitudes, de esta forma su aplicación es de gran utilidad en el proceso de consolidación del programa de carbono, en la implementación de la estrategia REDD+ y se espera que facilite el proceso de cálculo para el reporte de absorciones en los inventarios de carbono a nivel país.

6. AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por el aporte financiero de la Universidad Nacional de Costa Rica y de la Agencia para la Cooperación Alemana (GIZ), por la cooperación del Sistema Nacional de Áreas de Conservación de Costa Rica (SINAC) y por el apoyo de los propietarios de los terrenos, quienes permitieron la realización del estudio.

7. BIBLIOGRAFÍA

Álvarez, E. y Marín, M. A. (2011). *Manual de procedimientos analíticos para suelos y plantas.* México. Universidad Autónoma de Chapingo. 65 p.

Álvarez, G. (2008). *Modelos alométricos para la estimación de biomasa aérea de dos especies nativas en plantaciones forestales del trópico de Cochabamba, Bolivia*. Tesis de Maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. 80 p.

Álvarez, E., Mendoza, I., Pacheco, M., Restrepo, Z., Benítez, D., Gutiérrez, T.D., Ramírez, O. C., Dib, C., Roldan, A., Carbono, E., Zarza, E., Velásquez, L. A., Serna, M., Velásquez, C., Álvarez, Y., Jiménez, O., Martínez, M., Idarraga, A. y Gómez, F. (2012). ¿Por qué implementar estudios de largo plazo en el Bosque Seco del Caribe colombiano? *Revista Intrópica.* 7:97-113.

Aquino, M., Velázquez, A., Castellanos, J. F., los Santos, D. y Etchevers, J. D. (2015). Partición de la biomasa aérea en tres especies arbóreas tropicales. *Agrociencia*. 49(3):299-314. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/317440442

Araujo, A., Arroyo, L., Killeen, T. J. y Saldias, M. (2006). Dinámica del bosque, incorporación y almacenamiento de biomasa y carbono en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado. *Ecología en Bolivia.* 41(1):24-45. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/279853396

Araujo, T.M., Higuchiand, N. & Carvalho, J.A. (1999). Comparison of formulae for biomass content determination in a tropical rain forest site in the state of Para, Brazil. *Forest Ecology and Management*. 117(1-3): 43-52. Recovered from: http:// doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00470-8.

Arreaga, W. (2002). *Almacenamiento del carbono en bosques con manejo forestal sostenible en la Reserva de Biósfera Maya, Petén, Guatemala*. Tesis de maestría. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 73 p.

Avitabile, V., Herold, M., Heuvelink, G., Lewis, S., Phillips, O., Asner, G., Armston, J., Ashton, P., Banin, L., Bayol, N., Berry, N., Boeckx, P., de Jong, B., Devries, B., Girardin, C., Kearsley, E., Lindsell, J., Lopez, G., Lucas, R., Malhi, Y., Morel, A., Mitchard, E., Nagy, L., Qie, L., Quinones, M., Ryan, C., Ferry, S., Sunderland, T., Vaglio, G., Cazzolla, R., Valentini, R., Verbeeck, H., Wijaya, A. & Willcock, S. (2016). An Integrated Pan-Tropical Biomass Map Using Multiple Reference Datasets. *Global Change Biology.* 22(4):1406-20.

Baccini, A., Goetz, S. J., Walker, W. S., Laporte, N. T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P. S. A., Dubayah, R., Friedl, M. A., Samanta, S. & Houghton, R. A. (2012). Estimated Carbon Dioxide Emissions from Tropical Deforestation Improved by Carbon-Density Maps. *Nature Climate Change.* 2(3):182-85.

Bolaños, R., Watson, V. y Tosi, J. (2005). *Mapa ecológico de Costa Rica (Zonas de Vida), según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge*. Escala 1:750 000. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica.

Brown, S. (1997). *Estimating biomass and biomass change of tropical forest: a primer*. Forestry Paper 134. Rome, Italy: FAO.

Brown, S., Gillespie, A. & Lugo, A. (1989). Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science.* 35(4):881-902. Recovered from: https://www.researchgate.net/publication/233643575_Biomass_Estimation_Methods_forTropical_Forests_with_Applications_to_Forest_Inventory_Data

Bueno, S. W., García, E. & Caraballo, L. R. (2019). Allometric equations for total aboveground dry biomass and carbon content of *Pinus occidentalis* trees*. Madera Bosques*. 25(3):1-16. Recovered from: http://www.scielo.org.mx/pdf/mb/v25n3/2448-7597-mb-25-03-e2531868.pdf

Bustos, D., Morales, A., Cambrón, V.H. y Ledesma, M. (2015). Estimación de la capacidad de captura de carbono de la vegetación del parque nacional El Cimatario, Querétaro. *Digital Ciencia@uaqro.*1:1-11. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/323430612QR

Cairns, M., Brown, S., Helmer, E. H. & Baumgardner, G. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecología.* 111(1): 1-11. Recovered from: http:// doi.org/10.1007/s004420050201

Castaño, J. & Bravo, F. (2012). Variation in carbon concentration and basic density along stems of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and Pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) in the Cantabrian Range (NW Spain). *Annals of Forest Science.* 69(6):633-672. Recovered from: http:// doi.org/10.1007/s13595-012-0183-6

Chacón, P., Leblanc, H. y Russo, R (2007). Fijación de carbono en un bosque secundario de la región tropical húmeda de Costa Rica. *Tierra Tropical*. 3(1):1-11. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/237351741_Fijacion_de_carbono_en_un_bosque_secundario_de_la_region_tropical_humeda_de_Costa_Rica

Chambers, J.Q., Dos Santos, J., Ribeiro, R.J. & Higuchi, N. (2001). Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest*. Forest Ecology and Management* 152: 73-84.

Chave J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Folster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B., W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B. & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecología.* 145:87-99. Recovered from: https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x

Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernández, A., Lao, S. & Pérez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. Philosophical Transactions: *Biological Ciences.* 359(1443):409-420. Recovered from: http:// doi.org/10.1098/rstb.2003.1425

Chave, J., Réjou, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M., Delitti, W., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P., Goodman, R., Henry, M., Martínez, A., Mugasha, W., Muller, H., Mencuccini, M., Nelson, B., Ngomanda, A., Nogueira, E., Ortiz, E., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C., Saldarriaga, J. G., & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models

to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology.* 20(10):3177–3190. Recovered from: https://doi.org/10.1111/gcb.12629

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. & Amy, E. (2009). Towards a Worldwide Wood Economics Spectrum. *Ecology Letters*. 12: 351–366. Recovered from: https://doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x.

Cifuentes, M., Henry, M., Méchain, M., López, O., Wayson, C., Michel, J. M., Castellanos, E., Zapata, M., Piotto, D., Alice, F., Castañeda, H., Cuenca, R., Cueva, K., Del Águila, J., Duque, A., Fernández, J., Jiménez, A., Gunnar, L., Milla, F., Návar, J., Ortiz, E., Pérez, J., Ramírez, C., Rangel, L., Rubilar, R., Saint-André, L., Sanquetta, C., Scott, Ch. & Westfal, J. (2015). Overcoming obstacles to sharing data on tree allometric equations. *Annals of Forest Science*. Recovered from: https://doi.org/10.1007/s13595-015-0467-8.

Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D., Chambers, J., Thomlinson, J., Holland, E. & Ni, J. (2001). Net primary production in forest: an evaluation and sinthesis of existing field data. *Ecological Aplications* 11(2): 356- 370. Recovered from: https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0371:NPPITF]2.0.CO;2.

Cortés, B. G., Ángeles, G., Santos, H. M. y Ramírez, H. (2019). Ecuaciones alométricas para estimar biomasa en especies de encino en Guanajuato, México. *Madera y Bosques*. 25(2):1-17. Recuperado de: http://doi:10.21829/myb.2019.2521799.

Cuenca, M. E., Jadán, O., Cueva, K. y Aguirre, C. (2014). Carbono y ecuaciones alométricas para grupos de especies y bosque de tierras bajas, Amazonía Ecuatoriana. *Cedamaz*. 4(1): 21-31. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/269095325_Carbono_y_ecuaciones_alometricas_para_grupos_de_especies_y_bosque_de_tierras_bajas_Amazonia_Ecuatoriana.

Dauber, E., Terán, J. y Guzmán, R. (2008). Estimaciones de biomasa y carbono en bosques naturales de Bolivia. *Revista Forestal Iberoamericana.* 1(1):1-10. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/268047339_Teran_Estimaciones_de_Biomasa_y_Carbono_en_bosques_naturales_de_Bolivia_Estimaciones_de_biomasa_y_carbono_en_bosques_naturales_de_Bolivia

Del Valle, J.I., Moreno, F. y Orrego. S. (2003). Los bosques tropicales y su contribución a la mitigación del cambio climático. pp. 3-43. En: Orrego, S.A., Del Valle, J.I. y Moreno, F.H. (eds.). *Medición de la captura de C en ecosistemas forestales tropicales de Colombia. Contribuciones para la mitigación del cambio climático*. Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 314 p. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/44479563_Medicion_de_la_captura_de_carbono_en_ecosistemas_forestales_tropicales_de_Colombia_contribuciones_para_la_mitigacion_del_cambio_climatico_editores_Sergio_Alonso_Orrego_S_Jorge_Ignacio_del_Valle_A_Flav

Dixon, R. (1995). Agroforestry systems: sources or sinks of greenhouse gases? *Agroforestry systems.* 31:99-116. Recovered from: https://doi.org/10.1007/BF00711719

Domínguez, G., Aguirre, O., Jiménez, J., Rodríguez, R. y Díaz, J. (2009). Biomasa aérea y factores de expansión de especies arbóreas en bosques del sur de Nuevo León. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente.* 15(1):59-64. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/51022823

Drake, T. W., Raymond, P. A. & Spencer, R. G. (2018). Terrestrial Carbon Inputs to Inland Waters: A Current Synthesis of Estimates and Uncertainty. *Limnology and Oceanography Letters.* 3(3):132–42.

Dutcă, I., Mather, R. & Loraș, F. (2020). Sampling Trees to Develop Allometric Biomass

Models: How Does Tree Selection Affect Model Prediction Accuracy and Precision? *Ecological Indicators.* 117(May):106553

Fonseca, W. (2009). *Restauración forestal y almacenamiento de carbono en el trópico húmedo (Zona Caribe de Costa Rica)*. Tesis doctoral. Universidad de Alcalá, España. 190 p.

Fonseca, W. (2017). Revisión de métodos para el monitoreo de biomasa y carbono vegetal en ecosistemas forestales tropicales. *Revista de Ciencias Ambientales.* 51(2):91-109.

Fonseca, W., Alice, F. y Rey-Benayas, J.M. (2009). Modelos para estimar la biomasa de especies nativas en plantaciones y bosques secundarios en la zona Caribe de Costa Rica. *Bosque*. 30 (1):36-47. Recuperado de: https:// doi.org/10.4067/S0717-92002009000100006.

Fonseca, W., Alice, F. y Rey-Benayas, J. M. (2011). Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management.* 262:1400-1408. Recovered from: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.036

Fonseca, W., Alice, F., y Rey-Benayas, J. M. (2012). Carbon accumulation in aboveground and belowground biomass and soil of different age native forest plantations in the humid tropical lowlands of Costa Rica. *New Forests.* 43(2):197-211. Recuperado de: https://doi.org/10.1007/s11056-011-9273-9

Fonseca, W., Villalobos, R. y Rojas, M. (2019). Potencial de mitigación del cambio climático de los ecosistemas forestales caducifolios en Costa Rica: modelos predictivos de biomasa y carbono. *Ciencias Ambientales*. 53(2):111-131. Recuperado de: https://doi.org/10.15359/rca.53-2.5

Forrester, D. I., Tachauer, H.H., Annighoefer, P., Barbeito, I., Pretzsch, H., Ruiz, R., Stark, H., Vacchiano, G., Zlatanov, T. & Chakraborty, T. (2017). Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *For Ecol Manage*. 396:160.75. Recovered from: https://doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.011

Gaillard, C., Pece, M. y Juárez, M. (2002). Biomasa aérea de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) en dos localidades del Parque Chaqueño Seco. *Revista Ciencias Ambientales – Quebracho*. 9:116-127. Recuperado de: https://www.redalyc.org/pdf/481/48100911.pdf

Gaston, G., Brown, S., Lorenzini, M. & Singhi. K. (1998). State and change in carbon pools in the forests of tropical Africa. *Global Change Biology.* 4:97-114. Recovered from: https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00114.x

Gayoso, J. y Guerra. J. (2005). Contenido de carbono en la biomasa aérea de bosques nativos en Chile. *Bosque*. 26(2):33-38. Recuperado de: https://doi.org /10.4067/S0717-92002005000200005

Herrero de Aza, C., Turrión, M., Pando, V. & Bravo, F. (2011). Carbon in heartwood, sapwood and bark along the stem profile in three Mediterranean *Pinus* species. *Annals of Forest Science.* 68(6):1067-1076. Recovered from: https://doi.org/10.1007/s13595-011-0122-y

Honorio, E. N., Vega, J. E. y Corrales, M. N. (2015). Diversidad, estructura y carbono de los bosques aluviales del noreste peruano. *Folia Amazónica.* 24(1):55-70. Recuperado de: https://doi.org/ 10.24841/fa.v24i1.59

Intergovernmental Panel of Climate Change (IPCC). (1996). *Report of the twelfth session of the Intergovernmental Panel of Climate Change. Reference manual and workbook of the IPCC 1996 revised guidelines for national greenhouse gas inventories*. México: IPCC.

Intergovernmental Panel of Climate Change. (2006). *Directrices del IPCC de 2006 para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero.* Volumen 4, Agricultura, silvicultura y otros usos de la tierra.

Recuperado de: https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2006gl/spanish/pdf/4_Volume4/V4_04_Ch4_Forest_Land.pdf

Instituto Meteorológico Nacional. (2008). *Clima, variabilidad y cambio climático en Costa Rica*. Informe Técnico. Segunda Comunicación. San José. Costa Rica. 75 p.

Krebs, J.C. (1985). Ecología: *Estudio de distribución y abundancia*. México. Segunda edición. ED. Harla. México. 753 p.

Le Quéré, C., Andres, R. J., Boden, T., Conway, T., Houghton, R. A., House, J. I., Marland, G., Peters, G. P., van der Werf, G. R., Ahlström, A., Andrew, R. M., Bopp, L., Canadell, J. G., Ciais, P., Doney, S. C., Enright, C., Friedlingstein, P., Huntingford, C., Jain, A. K., Jourdain, C., Kato, E., Keeling, R. F., Klein, K., Levis, S., Levy, P., Lomas, M., Poulter, B., Raupach, M. R., Schwinger, J., Sitch, S., Stocker, B. D., Viovy, N., Zaehle, S & Zeng, N. (2012). *The global carbon budget 1959-2011. Earth System Science Data Discussions.* 5:1107-1157. Recovered from: https://doi.org/10.5194/essdd-5-1107-2012

Loguercio, G. y Defossé, G. (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*. Ponencia presentada en el Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales, Valdivia, Chile. Recuperado de: https://www.uach.cl/externos/procarbono/pdf/simposio_carbono/44_Loguercio.PDF

Lozano, D. C., Palacios, B. G. y Aguirre, Z. A. (2018). Modelos alométricos para estimar el almacenamiento de carbono de bosques montanos bajos en el sur del Ecuador. *Ciencia Forestal*. 28 (3):1328-1339. Recuperado de: http://dx.doi.org/10.5902/1980509833464

Madelon, L., Poorter, L., Martínez, M., & Bongers, F. (2015). Biomass Is the Main Driver of Changes in Ecosystem Process Rates during Tropical Forest Succession. *Ecology.* 96(5):1242–52.

Martínez, A., Sarukhan, J., Pérez, J., Rincón, E., Maass, J. M., Solís, A. & Cervantes, L. (1992). Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology.* 8:87-96. Recovered from: http://www.jstor.org/stable/2559815

Miles, L., Newton, A. C., De Fries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeograph.* 33(3):491-505. Recovered from: https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x

Mohren, G. M. J., Hasenauer, H., Köhl, M. & Nabuurs, G. J. (2012). Forest Inventories for Carbon Change Assessments. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 4(6):686–95.

Montero, M. y Kanninen, M. (2002). Biomasa y Carbono en plantaciones de *Terminalia amazonia* en la zona sur de Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente*. 39-40. Recovered from: https://www.academia.edu/4017345/Biomasa_y_Carbono_en_plantaciones_de_Terminalia_amazonia_en_la_zona_Sur_de_Costa_Rica

Návar, J. (2009). Alometric equations and expansion factors for tropical dry trees of eastern Sinaloa, Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems.* 10:45-52. Recuperado de: https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.894.884&rep=rep1&type=pdf

Návar, J., González, N. y Graciano, J. (2011*). Ecuaciones para estimar componentes de biomasa en plantaciones forestales de Durango, México*. Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia. Recuperado de: https://www.redalyc.org/pdf/497/49746888003.pdf

Návar, J., Méndez, E., Graciano, J., Dale, V. & Parresol, B. (2004). Biomass equations for shrub species of Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Journal of Arid Environments.* 59:657-674. Recovered from de: https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.02.010

Návar, J., Rodríguez, F. y Domínguez, P.A. (2013). Ecuaciones alométricas para árboles tropicales: aplicación al inventario forestal de Sinaloa, México. *Agronomía Mesoamericana*. 24(2):347-356. Recuperado de: http://www.mag.go.cr/rev_meso/v24n02_347.pdf

Pérez, D. & Kanninen, M. (2003). Aboveground biomass of *Tectona grandis* plantations in Costa Rica. *Journal of Tropical Forest Science*. 15 (1):199-213. Recovered from: https://www.researchgate.net/publication/287641313_Aboveground_biomass_of_Tectona_grandis_plantations_in_Costa_Rica

Petrokofsky, G., Kanamaru, H., Achard, F., Goetz, S., Joosten, H., Holmgren, P., Lehtonenm, A., Menton, M., Pullin, A. & Wattenbach, M. (2012). Comparison of methods for measuring and assessing carbon stocks and carbon stock changes in terrestrial carbon pools. How do the accuracy and precision of current methods compare? A systematic review protocol. *Environmental Evidence.* 1(6):1-21. Recovered from: http://doi.org/10.1186/2047-2382-1-6

Picard, N., Saint-André, L. y Henry, M. (2012). *Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles: del trabajo de campo a la predicción*. Roma: Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO] y el Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement [CIRAD]. Recuperado de: http://www.fao.org/3/i3058s/i3058s.pdf

Puc, R., Ángeles, G., Valdez, J.R., Reyes, V. J., Dupuy, J. M., Schneider, L., Pérez, P. & García, X. (2019). Species-specific biomass equations for small-size tree species in secondary tropical forests. *Trop Subtrop Agroecosystems*. 22(3):735-754. Recovered from: https://www.researchgate.net/publication/337682547

Ramos, J. A., García, J. J., Hernández, J., García, X., Velarde, J. C., Muñoz, H. y Guadalupe, G. (2014). Ecuaciones y tablas de volumen para dos especies de *Pinus* de la Sierra Purhépecha, Michoacán. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*. 5(23):93-109. Recuperado de: http://doi.org/10.29298/rmcf.v5i23.344

Risio, L. (2012). *Cuantificación de Biomasa y carbono en bosques nativos de Prosopis caldenia (Burkart) en la Pampa semiárida, Argentina*. Valladolid, España. Universidad de Valladolid, Campus de Palencia, Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias.71 p.

Ruiz, R., Rio, M. & Montero, G. (2011). New models for estimating the carbon sink capacity of Spanish softwood. Species. *Forest systems.* 20(1):176-188. Recovered from: http://doi.org/ 10.5424/fs/2011201-11643

Saatchi, S. S., Harris, N. L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E. T. A., Salas, W., Zutta, B. R., Buermann, W., Lewis, S. L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M. & Morel, A. (2011). Benchmark Map of Forest Carbon Stocks in Tropical Regions across Three Continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 108(24):9899–9904.

Salas, C. (2002). Ajuste y validación de ecuaciones de volumen para un relicto del bosque de Roble-Laurel-Lingue. *Bosque.* 23(2):81-92. Recuperado de: http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002002000200009

Sánchez, O. J. y Ramírez, L. A. (2017). *Potencial de captura de carbono en bosque tropical y alto andino en 4 municipios de la jurisdicción de Corpochivor*. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Bogotá. 53 p. Documento para optar por el título de Ingeniero Forestal en

Modalidad Investigación-Innovación. Recuperado de: http://repository.udistrital.edu.co/bitstream/11349/5928/1/SanchezAlvarezOscarJulian2017.pdf

Schimel, J. P., Chambers, J. Q., Melack, J. M., Ferreira, L. V. & Higuchi, N. (2002). Decomposition and Carbon Cycling of Dead Trees in Tropical Forests of the Central Amazon. *Oecologia.* 122(3):380–88.

Segura, M. y Kanninen, M. (2002*). Inventario para estimar carbono en ecosistemas forestales. In Inventarios forestales para bosques latifoliados en América central*. Orozco L, C Brumer eds. Turrilaba, Costa Rica. CATIE. p 173-212.

Segura, M. y Andrade, H. (2008). ¿Cómo hacerlo? ¿Cómo construir modelos alométricos de volumen, biomasa o carbono de especies leñosas perennes? *Agroforestería de las Américas.* 46:89-96. Recuperado de: http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/6935/Como_construir_modelos_alometricos.pdf?sequence=1&isAllowed=y

Segura, M., Kanninen, M., Alfaro, A. y Campos, J. J. (2000). Almacenamiento y fijación de carbono en bosques de bajura de la zona atlántica de Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana.* 30:23-28. Recuperado de: http://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/5762/almacenamiento_y_fijacion.pdf?sequence=1&isAllowed=y

Soares, C. y Oliveira, M. L. (2002). Equaçoes para estimar a quantidade de carbono na parte aérea de árvores de eucalipto em viçosa, Minas Gerais. *Árvore.* 26(5):533-539. Recuperado de: http://dx.doi.org/10.1590/S0100-67622002000500002

Solano, D., Eras, V. y Cueva, K. (2014). Generación de modelos alométricos para determinar biomasa aérea a nivel de especies, mediante el método destructivo de baja intensidad para el estrato de bosque seco pluviestacional del Ecuador. *Revista Cedamaz.* 4(1):32-44. Recuperado de: https://revistas.unl.edu.ec/index.php/cedamaz/article/view/227

Torres, A. M., Adarve, J. B., Cárdenas, M., Vargas, J. A., Londoño, V., Rivera, K. Home, J., Duque, O. L. y González, A. M. (2012). Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. *Revista Biota Colombiana.* 13(2):66-85. Recuperado de: http://doi.org/10.21068/bc.v13i2.263

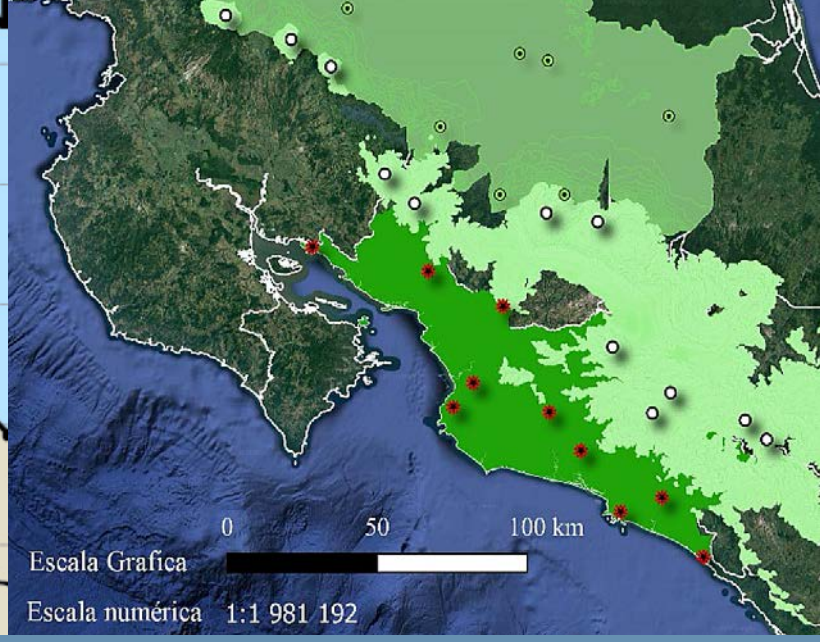
Ulate, C. A . (2011). *Análisis y comparación de la biomasa aérea de la cobertura forestal según zona de vida y tipo de bosque para Costa Rica*. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 61 p.

Unger, M., Homeier, J. & Leuschner, C. (2012). Efects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at diferent elevations in the equatorial Andes. *Journal Ecosytem Ecology*. 170:263-274. Recovered from: http://doi.org /10.1007/s00442-012-2295-y

Van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F. & Hall. J. S. (2011). Estimating Carbon Stock in Secondary Forests: Decisions and Uncertainties Associated with Allometric Biomass Models. *Forest Ecology and Management*. 262(8):1648–57.

Yepes, A., Herrera, J., Phillips, J., Cabrera, E., Galindo, G., Granados, E., Duque, A., Barbosa, A., Olarte, C. y Cardona, M. (2015). Contribución de los bosques tropicales de montaña en el almacenamiento de carbono en Colombia. *Revista Biología Tropical*. 63(1):69-82. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/272885747

Yepes, A., Sierra, A., Niño, L. M., López, M., Garay, C., Vargas, D., Cabrera, E. y Barbosa, A. (2016). Biomasa y carbono total almacenado en robledales del sur de los Andes Colombianos: aportes para el enfoque REDD+ a escala de proyectos. *Revista Biología Tropical*. 64 (1):399-412. Recuperado de: http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v64i1.18221asgd



Instituto Meteorológico Nacional

Sitio web:
www.imn.ac.cr

Teléfono: (506) 2222 5616

Apartado postal: 5583-1000
San José
Costa Rica

MINAE
Ministerio de Ambiente y Energía

imn
Instituto Meteorológico Nacional
Fundado en 1888