

**PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**

**Modelos Genéricos de Biomasa Aérea para Especies Forestales en
Función de la Arquitectura y la Ocupación del Rodal**

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito para optar por el grado de:

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

Por

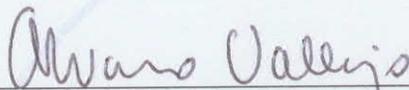
Jeimmy Rossmar Avendaño Reyes

Turrialba, Costa Rica, 2008

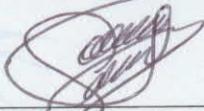
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE, y aprobado por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

***Magister Scientiae* en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales
y Biodiversidad**

FIRMANTES:



Alvaro Vallejo, M.Sc.
Consejero Principal



Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro del Comité Consejero

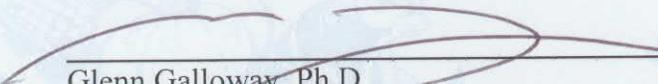


Carlos Navarro, Ph.D.
Miembro del Comité Consejero



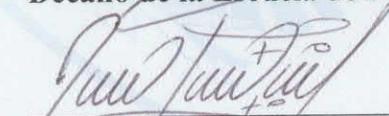
Glenn Galloway, Ph.D.

Miembro del Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.

Decano de la Escuela de Posgrado



Jeimmy Rossmar Avendaño Reyes

Candidata

DEDICATORIA

A Dios, por mi vida.

A mi madre, Luz Mary Reyes Gamboa (morisitas), por ese inmenso amor que alcanzaba a tocarme aún estando tan lejos, por la espera.

A mi padre, José Domingo Avendaño Méndez, por enseñarme el valor de la vida, de la lucha, de los desafíos.

A mi hermanito, Oscar Andrés Avendaño Reyes, el mejor de los regalos que Dios me ha dado, mi motivo adicional para hacer las cosas bien.

A la Familia Bustamante Sánchez, mi Familia en Catie.

AGRADECIMIENTOS

De Ángeles está llena mi vida:

A mi consejero principal, *Álvaro Vallejo*, por las lecciones enseñadas, por el apoyo en la elaboración del presente trabajo. Fue un honor trabajar al lado suyo. Mil gracias por la paciencia que me tuvo.

A los miembros de mi comité consejero, Carlos Navarro, Glenn Galloway y Fernando Casanoves, por sus valiosos aportes a este trabajo. Quiero dar un agradecimiento especial al “Profe” Casanoves, por darme la mano en este trabajo cuando yo veía todo perdido.

A la Organización Internacional de Maderas Tropicales (**ITTO**, por sus siglas en inglés), por la beca brindada para la culminación de este trabajo.

Al Catie, por permitirme ampliar mis conocimientos gracias al alto nivel de los profesores, a cada uno del personal administrativo, mantenimiento, alojamiento, Finca Comercial, Club, Comedor Institucional, por facilitar mi estadía.

Al Grupo Cambio Global de Catie, por todo el apoyo, no solo en la fase de tesis, sino a lo largo de los dos años y medio que me permitieron ser parte de ese grupo, donde se trabaja con respeto y el conocimiento no es algo de guardar.

A la empresa Precious Woods, por todo el apoyo en la fase de campo de esta tesis, en especial al Ing. Víctor Arce, *Pascal Sturm*, Edgar Sequeira, José Andrés Sánchez, Kendall Navarro, Alberto Serrato, Adrian Delgado, Angie Fernández, Alexis Matamoros, La Sr. Lucia y Familia, Jose, Elmer, Elvis, Miguel, Luis, José Domingo, Rolando, Alonso, cada uno dejó su huella en este trabajo y por tanto la felicidad es compartida. Al Ing. Edgar Viquez, por gestionar y permitir el muestreo en campo en precios Woods.

A Yadid Ordóñez, por motivarme y gestionar mi ingreso a Catie. A Maderería Central Ltda., por la experiencia adquirida.

A mi familia y amigos en Colombia: Luz Mary, José, Oscar, Yazmín, Blanca, Amparo, Lisardo, Arbey, Diana, Ivan, Cenaida, Piscila, Jesús Alfredo, Jesús Orlando, Jhon, Gloria, Alejandro, *Ana María* (Nanín), Nelly, Efi, José, Luis, Marisol, Jhon, Angie, William,

Yernori, Karenn, Wilson, Laura, Javier Burgos, a todos por esperarme y enviar toda la energía que yo necesité para cumplir una de mis metas.

A mis compañeros de promoción, porque con cada uno de ellos aprendí algo de la vida, en especial *Alejandra Martínez*: orden y control; *Oswaldo Corella*: Inteligencia, *Carlos Cerdán*: equilibrio; *Christian Brenes*: amistad incondicional; *José Antonio Jiménez* (Toño): alegría y locura; *Marcos Decker*: poesía; *María Ofelia Arboleda*: energía; *Angelita Díaz*: valores de familia. Ustedes son la parte afectiva que recordaré de Catie. A *Paulo César Arango* (El parce), por las locuras, por lo enseñado, por la confianza, la vida me dio un hermano más.

A las familias Louman-Ramos; Mora-Chávez; Rodríguez-Martínez; Ríos-Díaz; Corella-Rodríguez; Martínez-Salinas; Brenes-Pérez; Cedeño (Guillermo, Sandra, Andrea, Fabián, Alejandro, Diego, Daniela y Daniel); Monge-Vega; Bustamante-Sánchez (Elkin, Edith, Paula, Angie, Ronal, Natalia, Nicolás, Gloria y Daniela), por abrir las puertas de sus hogares y hacerme sentir en casa, tienen ustedes mis respetos infinitamente.

BIOGRAFÍA

La autora nació en la ciudad de Bogotá, Colombia, el 28 de agosto de 1975. Graduada de la Universidad Distrital “Francisco José de Caldas” en el año 2002 como Ingeniera Forestal. Se desempeñó como coordinadora en la planificación, ejecución y construcción de Planes de Manejo Forestal para los bosques naturales de la Costa Pacífica de Colombia.

CONTENIDO

DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
BIOGRAFÍA.....	VI
CONTENIDO.....	VII
RESUMEN.....	IX
SUMMARY.....	X
ÍNDICE DE CUADROS.....	XI
ÍNDICE DE FIGURAS.....	XIII
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	XV
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Objetivos del estudio.....	3
1.1.1 <i>Objetivo general</i>	3
1.1.2 <i>Objetivos específicos</i>	3
1.2 Hipótesis del estudio.....	3
2 MARCO CONCEPTUAL.....	4
2.1 Arquitectura arbórea.....	4
2.2 Ocupación del rodal.....	7
2.2.1 <i>Densidad del rodal (número de árboles por hectárea)</i>	8
2.2.2 <i>Área basal</i>	8
2.2.3 <i>Índice de densidad del rodal - Idr</i>	8
2.2.4 <i>Factor de competencia de copas</i>	9
2.2.5 <i>Relación entre densidad absoluta y relativa</i>	9
2.2.6 <i>Densidad, ocupación y calidad de sitio</i>	11
2.3 Clases de copa.....	12
2.4 Diámetro de copa.....	15
2.5 Modelos genéricos.....	15
2.6 Modelos alométricos de biomasa aérea.....	16
2.7 Factor de expansión de biomasa.....	17
2.8 Descripción de las especies forestales del estudio.....	18

2.8.1	<i>Bombacopsis quinata (Jacq.) Dugand (Pochote)</i>	18
2.8.2	<i>Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Oken (Laurel)</i>	19
2.8.3	<i>Terminalia oblonga (Ruiz & Pav.) Steud (Surá)</i>	21
3	MATERIALES Y MÉTODOS	22
3.1	Localización del área de estudio	22
3.2	Características de los sitios de muestreo	23
3.3	Selección y clasificación de especies	23
3.4	Selección de árboles para el muestreo destructivo	25
3.5	Selección de las parcelas	26
3.6	Variables	26
3.7	Muestreo en campo	26
3.7.1	<i>Cubicación de árboles derribados</i>	27
3.7.2	<i>Biomasa de ramas y follaje</i>	28
3.7.3	<i>Medición a nivel de parcela</i>	30
3.8	Análisis estadístico	30
4	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	32
4.1	Clasificación de la especie según el modelo arquitectónico	32
4.2	Biomasa aérea para árboles individuales y factores de expansión de biomasa - FEB. 34	
4.2.1	<i>Biomasa de fuste</i>	36
4.2.2	<i>Biomasa de ramas</i>	39
4.2.2.1	Profundidad y diámetro de copa	43
4.2.3	<i>Factor de expansión de biomasa – FEB</i>	47
4.2.4	<i>Biomasa de follaje</i>	50
4.2.5	<i>Biomasa aérea total</i>	55
4.3	Biomasa aérea a nivel de parcela	61
4.3.1	<i>Profundidad de copa</i>	63
4.3.2	<i>Diámetro de copa</i>	65
4.3.3	<i>Ocupación y tamaño de copa</i>	66
4.3.4	<i>Ocupación y biomasa aérea</i>	67
5	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	71
6	BIBLIOGRAFÍA	74
7	ANEXOS	85

Avendaño, Jemmy. 2008. Modelos genéricos de biomasa aérea para especies forestales en función de la arquitectura y la ocupación del rodal.

Palabras clave: biomasa, rodal, modelo arquitectónico, modelo genérico, modelos de biomasa.

RESUMEN

En los últimos años se ha incrementado el interés por cuantificar la biomasa de los árboles tanto aérea como de raíces, principalmente para determinar la cantidad de carbono que pueden fijar los árboles en plantaciones o en otros sistemas tales como cercas vivas, sistemas agroforestales o árboles aislados. Sin embargo, hay pocos estudios que usen enfoques genéricos y que analicen la influencia de la ocupación en la distribución de biomasa para las especies forestales más utilizadas en estos sistemas. Los modelos más usados para la estimación de la biomasa han sido desarrollados principalmente para un rango estrecho de plantaciones puras y homogéneas, por lo que estas cuantificaciones de carbono pueden no ser adecuadas para otros sistemas.

El objetivo de este estudio fue generar modelos generales para la estimación de la biomasa aérea, en función de la arquitectura de cada especie y la ocupación del rodal. El trabajo se desarrolló en dos etapas. La primera consistió en hacer mediciones destructivas de la biomasa aérea (follaje, ramas y fuste) para tres especies (*Bombacopsis quinata*, *Cordia alliodora* y *Terminalia oblonga*). Se probaron modelos para la estimación de la biomasa aérea, eligiendo los de mejor correlación para luego ser aplicados a nivel de parcela. La segunda etapa consistió en medir parcelas y utilizar los datos para probar nuevos modelos que incluyeran, además de las variables a nivel de árbol individual (diámetro a la altura del pecho, altura total, diámetro y profundidad de copa) el área basal y la edad del rodal y poder así establecer la relación entre la ocupación del rodal y la producción de biomasa aérea.

Los resultados obtenidos indicaron que si bien la arquitectura propia de cada especie puede influir en la producción de biomasa aérea, el manejo silvicultural y la ocupación del rodal afectan en mayor proporción esta producción.

Avendaño, Jemmy. 2008. Generic aboveground biomass models for forest species as a function of tree architecture and stocking

Keywords: biomass, stand, architectural model, generic models, biomass models.

SUMMARY

There has been recently an increasing interest in the quantification of trees biomass to determine the amount of carbon that can be removed from the atmosphere by trees in plantations or in other productive systems such as live fences, agroforestry systems or isolated trees. Despite of this interest, there are few studies using generic approaches and analyzing the influence of stocking in biomass allocation for the most used forest species in the tropics in this kind of productive systems. Most used biomass models have been developed mainly for a range of pure and rather homogeneous forest plantations, so that these results may not be suitable for other productive forest systems.

The objective of this study was to develop generic models for the estimation of the aboveground biomass of trees as a function of tree architecture and stand stocking. The study was carried out in two stages. The first stage required destructive measurements of aboveground biomass (stem, branches and foliage) of three species (*Bombacopsis quinata*, *Cordia alliodora* and *Terminalia oblonga*). Several models were tested for aboveground biomass estimation and the best ones were selected to be applied at plot level. Second stage consisted on measuring trees in plots to later test several models at stand level, correlating tree level variables such as diameter at breast height, total height, crown diameter and crown depth and stand level variables such as basal area and age with stand biomass yield and stand stocking.

Obtained results show that, although there may be an influence of tree architecture in aboveground biomass yield, stand management and stand stocking do influence in a greater extent biomass yield.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Clasificación de los árboles en función de las clases de copa	13
Cuadro 2. Variables relacionadas con la alometría	16
Cuadro 3. Principales características ambientales de los sitios de muestreo.....	24
Cuadro 4. Datos utilizados para la construcción de modelos de predicción de biomasa seca aérea de <i>Bombacopsis quinata</i> por componente de árbol.....	35
Cuadro 5. Datos utilizados para la construcción de modelos de predicción de biomasa seca aérea de <i>Cordia alliodora</i> por componente de árbol.....	35
Cuadro 6. Datos utilizados para la construcción de modelos de predicción de biomasa seca aérea de <i>Terminalia oblonga</i> por componente de árbol	36
Cuadro 7. Estadísticos de ajuste de los distintos modelos para el cálculo del volumen total con corteza en las tres especies evaluadas.....	37
Cuadro 8. Resumen de la estadística del Modelo (1) para <i>Bombacopsis quinata</i>	38
Cuadro 9. Resumen de la estadística del Modelo (1) para <i>Cordia alliodora</i>	38
Cuadro 10. Resumen de la estadística del Modelo (1) para <i>Terminalia oblonga</i>	39
Cuadro 11. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo de biomasa de ramas en las tres especies del estudio.....	41
Cuadro 12. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo de la profundidad de copa de árboles individuales en las tres especies del estudio	44
Cuadro 13. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo del diámetro de copa de árboles individuales en las tres especies del estudio	47
Cuadro 14. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para la estimación del FEB en las tres especies del estudio	48
Cuadro 15. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para la estimación de la biomasa del follaje de árboles individuales de <i>Cordia alliodora</i> y <i>Terminalia oblonga</i>	52
Cuadro 16. Distribución de pesos observados por componentes y porcentaje en relación al	

total para <i>Bombacopsis quinata</i> (los pesos y porcentajes de follaje son estimados)...	55
Cuadro 17. Distribución de pesos observados por componentes y porcentaje en relación al total para <i>Cordia alliodora</i>	56
Cuadro 18. Distribución de pesos observados por componente y porcentaje en relación al total para <i>Terminalia oblonga</i>	56
Cuadro 19. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo de biomasa total en las tres especies del estudio.....	58
Cuadro 20. Biomasa total aérea de <i>Bombacopsis quinata</i> estimada con los modelos de mejor correlación	62
Cuadro 21. Biomasa total aérea de <i>Cordia alliodora</i> estimada con los modelos de mejor correlación	62
Cuadro 22. Biomasa total aérea de <i>Terminalia oblonga</i> estimada con los modelos de mejor correlación	62
Cuadro 23. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo de la profundidad de copa con el G, H y T	63
Cuadro 24. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo del diámetro de copa con el G, H y T	65
Cuadro 25. Coeficientes de correlación lineal entre el área basal con el diámetro de copa y del área basal con la profundidad de copa	67
Cuadro 26. Coeficientes de correlación lineal entre el área basal con la biomasa de las ramas, área basal con la biomasa de fuste y área basal con biomasa de follaje	68

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Programa de crecimiento de una planta (Hallé 1970).....	4
Figura 2. Modelos arquitectónicos (Hallé 1970).....	7
Figura 3. Relación de las medidas de densidad absoluta y densidad relativa con niveles de ocupación para <i>Cupressus lusitanica</i> (Vélez 1994).....	10
Figura 4. Clases de copa. Tomado de Galloway (2005).....	14
Figura 5. Localización general del estudio.....	22
Figura 6. Copa de <i>Bombacopsis quinata</i> Finca Ostional – Precious Woods.....	25
Figura 7. Medición del diámetro de copa – <i>Bombacopsis quinata</i>	27
Figura 8. Mediciones para el cálculo de árboles derribados.....	28
Figura 9. Separación y peso de biomasa aérea.....	29
Figura 10. Secado de muestras de ramas y hojas.....	29
Figura 11. Clasificación arquitectural para las tres especies del estudio.....	32
Figura 12. Biomasa de ramas observada vs biomasa de ramas estimada con el modelo de mejor ajustes para <i>Bombacopsis quinata</i>	41
Figura 13. Biomasa de ramas observada vs biomasa estimada con el modelo de mejor ajuste para <i>Cordia alliodora</i>	42
Figura 14. Biomasa de ramas observada vs biomasa de ramas estimada con el modelo de mejor ajuste para <i>Terminalia oblonga</i>	42
Figura 15. Profundidad de copa observada vs profundidad de copa estimada con el modelo de mejor ajuste para <i>Bombacopsis quinata</i>	45
Figura 16. Profundidad de copa observada vs profundidad de copa estimada con el modelo de mejor ajuste para <i>Cordia alliodora</i>	45
Figura 17. Profundidad de copa observada vs profundidad de copa estimada con el modelo de mejor ajuste para <i>Terminalia oblonga</i>	46
Figura 18. Relación del diámetro a la altura de 1.30 m con el FEB.....	49
Figura 19. Relación de la altura total con el FEB.....	50
Figura 20. Biomasa de follaje observado vs biomasa del follaje estimado con el modelo de mejor ajuste para <i>Cordia alliodora</i>	52
Figura 21. Biomasa del follaje vs biomasa de follaje estimada con el modelo de mejor ajuste	

para <i>Terminalia oblonga</i>	53
Figura 22. Biomasa aérea total observada vs biomasa aérea total estimada con el modelo de mejor ajuste para <i>Bombacopsis quinata</i>	58
Figura 23. Biomasa aérea total observada vs biomasa aérea total estimada con el modelo de mejor ajuste para <i>Cordia alliodora</i>	59
Figura 24. Biomasa aérea total observada vs biomasa aérea total estimada con el modelo de mejor ajuste para <i>Terminalia oblonga</i>	59
Figura 25. Relación del área basal con los porcentajes de biomasa de fuste y ramas para <i>Bombacopsis quinata</i>	68
Figura 26. Relación del área basal con los porcentajes de biomasa de fuste, ramas y follaje para <i>Cordia alliodora</i>	69
Figura 27. Relación del área basal con los porcentajes de biomasa de fuste, ramas y follaje para <i>Terminalia oblonga</i>	69

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

No existe un estándar o norma técnica internacional completa que regule las siglas y nombres de variables en el campo de la silvicultura. Algunas instituciones como la Unidad Internacional de Organizaciones de Investigación Forestal (IUFRO, por sus siglas en inglés), establecen una o varias opciones para diferentes términos pero no de manera sistemática y solo en inglés, por ejemplo, el diámetro a la altura del pecho puede ser señalado con *dbh*, *DBH* o *d* (IUFRO 2000). Además, usualmente las normas no establecen diferencias cuando la variable se refiere a árboles o a rodales. En el presente estudio se adoptaron los nombres de variables del software Silvia, en donde la nomenclatura en minúscula es a nivel de árbol individual y las mayúsculas simbolizan las variables a nivel de rodal.

Nomenclatura usada para las variables a nivel de árbol individual

dap	Diámetro a la altura de 1,30 m
ht	Altura total
vtcc	Volumen total con corteza
vc	Volumen comercial
pc	Profundidad de copa
dc	Diámetro de copa
feb	Factor de expansión de biomasa
g	Área basal
bat	Biomasa aérea total en toneladas
bfu	Biomasa de fuste en toneladas
bra	Biomasa ramas en toneladas
bfo	Biomasa follaje en toneladas

Nomenclatura usada para las variables a nivel de rodal

D	Diámetro promedio a 1,30 m de altura
H	Altura total promedio
Hd	Altura de árboles dominantes
Vtc	Volumen total con corteza
Pcopa	Profundidad de copa promedia
Dcopa	Diámetro de copa promedio
G	Área basal en m ²
Idr	Índice de densidad del rodal
Batr	Biomasa aérea total
Bfur	Biomasa de fustes
Brar	Biomasa de ramas
Bfor	Biomasa de follaje

1 INTRODUCCIÓN

La biomasa forestal se define como el peso (o estimación equivalente) de materia orgánica que existe en un determinado ecosistema forestal por encima y por debajo del suelo. Normalmente es cuantificada en toneladas por hectárea de peso verde o seco (Schlegel et ál. 2002).

La determinación adecuada de la biomasa de un bosque es un elemento de gran importancia debido a que ésta permite determinar la cantidad de carbono y otros elementos químicos existentes en cada uno de sus componentes. Esta cuantificación es relevante hoy en día para los bosques naturales y las plantaciones, como parte de mecanismos para mitigar los cambios climáticos generados por actividades humanas que liberan una gran cantidad de dióxido de carbono a la atmósfera (Schlegel et ál. 2002).

Al establecer una plantación se crea un sumidero de carbono que puede ser estable en el tiempo si se mantiene la cobertura forestal o se renueva en sucesivas rotaciones. El balance de carbono de una plantación se establece entre los ingresos por fijación de carbono (fotosíntesis) por las plantas verdes y salidas por respiración autótrofa de las plantas. Los árboles y otras plantas desarrollan estructuras con tejido secundario, por lo que tienen una gran capacidad de almacenar carbono por un tiempo prolongado en sus componentes leñosos. Los tres componentes principales que conforman el sumidero forestal de carbono son la biomasa viva, los detritos y los suelos. Aquellas especies de rápido crecimiento, como los sauces, los pinos y eucaliptos, pueden fijar grandes cantidades de CO₂ atmosférico en un plazo relativamente corto (Laclau 2001).

Los investigadores utilizan comúnmente ecuaciones alométricas ya existentes globales o particulares para otros sitios para estimar el almacenamiento de carbono en ecosistemas forestales (Brown 1997). No obstante, es necesario considerar que el potencial de variación entre sitios forestales en aspectos como diversidad de especies, arquitectura arbórea y densidad de madera es grande (Hernández 2001).

Brown (1997) elaboró un texto guía básico donde se presenta una recopilación extensa de muchos inventarios de biomasa en bosques tropicales; en esta publicación se menciona una manera de calcular la biomasa aérea de bosques, ya sean naturales ubicados en diversas

condiciones ambientales (zonas secas, zonas húmedas, bosques basales o de montaña, etc.) o plantaciones.

Para la aplicación de esta metodología se deben utilizar tres factores: datos de volumen de inventarios forestales clásicos, un factor de expansión de biomasa para estimar los componentes no tenidos en cuenta (hojas, ramas, ramitas, frutos, etc.) y la densidad básica de la madera de las especies.

López (2002) realizó la estimación de carbono en la biomasa de bosques secundarios y plantaciones forestales en el noroccidente de Ecuador y encontró que el promedio de carbono almacenado es de 82 ton/ha para bosques de una edad promedio de 32 años; para plantaciones bien manejadas de esta misma edad se estima un valor mayor, gracias a que el manejo permite un mejor desarrollo del fuste y de los otros componentes de la biomasa aérea comparados con plantaciones sin manejo. El tamaño y distribución de las copas en una plantación marcan los límites de la productividad; por lo anterior se puede decir que la distribución para el caso de la biomasa de copa a nivel de árbol individual, tiene un alto potencial como indicador del crecimiento, ya que es la copa quien capta la luz y la transforma en materia seca (Badle 1997). En el estudio se utilizaron ecuaciones alométricas para el cálculo de biomasa en bosques tropicales junto a un factor de expansión de biomasa.

Zhang (1997) indica que aunque el aporte de la biomasa foliar al total de la biomasa es bajo, ésta es la responsable de los procesos de fotosíntesis-transpiración y de la captación total de carbono en el árbol. La biomasa foliar es además sensible a patrones climáticos y tratamientos silviculturales, por lo que su cuantificación puede ser importante para explicar la productividad de los rodales (Zhang 1997).

El objetivo de este trabajo es generar modelos alométricos para el cálculo de biomasa aérea, relacionando variables de fácil medición (tamaño de copa, follaje, diámetro, altura, etc.) para efectuar estimaciones no destructivas. La biomasa aérea total y por componentes se correlacionó con el diámetro normal, la altura total y comercial, la arquitectura de los árboles y la ocupación del rodal.

El estudio se realizó para tres especies nativas de Costa Rica (*Bombacopsis quinata*, *Cordia alliodora* y *Terminalia oblonga*) existentes en las plantaciones forestales de la empresa *Precious Woods* en Costa Rica y de las que se obtuvieron datos de diferentes edades.

Las especies se clasificaron según su arquitectura con base en la clasificación de Hallé (1970); posteriormente se realizaron las mediciones destructivas registrando la información necesaria para desarrollar los modelos. Estos modelos se aplicaron a nivel de rodal, así, al final se generaron modelos para el cálculo de la biomasa aplicables sin necesidad de hacer mediciones directas.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Generar modelos genéricos de biomasa aérea para tres especies nativas de Costa Rica en función de la arquitectura y de la ocupación del rodal.

1.1.2 Objetivos específicos

1. Desarrollar herramientas sencillas no destructivas para la estimación de biomasa aérea de árboles.
2. Establecer la relación entre la producción de biomasa aérea y la ocupación del rodal.
3. Determinar la influencia de la arquitectura del árbol en la producción de biomasa aérea.

1.2 Hipótesis del estudio

1. La arquitectura de los árboles influye en la producción de biomasa aérea.
2. La ocupación del rodal influye en la producción de biomasa aérea.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Arquitectura arbórea

La arquitectura arbórea es la expresión morfológica y visible del programa de crecimiento de una planta (Figura 1) en una etapa específica de su desarrollo; este concepto es estático y momentáneo (Hallé et ál. 1978). Así, un modelo arquitectónico es una selección de uno de estos puntos o momentos de referencia.

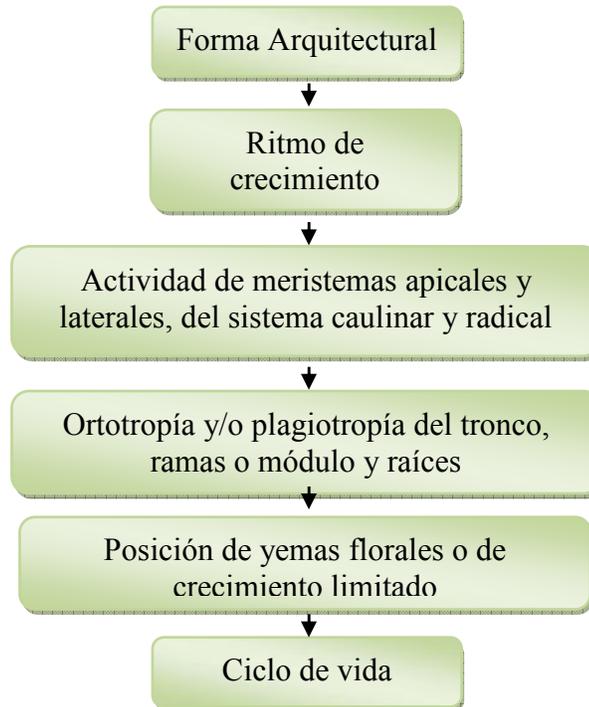


Figura 1. Programa de crecimiento de una planta (Hallé 1970).

Los estudios sobre la arquitectura de árboles involucran tres fases básicas para su desarrollo: la identificación y caracterización de los diferentes elementos que conforman el sistema, el esquema relativo de los ejes y su relación jerárquica y, por último, la secuencia en la que los diferentes componentes del sistema aparecen y se desarrollan (Jourdan et ál. 2000). Los métodos empleados en arquitectura permiten observar a los individuos del ecosistema como entes dinámicos en los cuales tres factores son fundamentales en la regulación de su plan de crecimiento y desarrollo: la genética, la morfogénesis y las condiciones del medio (Jiménez 2002, Jiménez et ál. 2002). Existen tres conceptos básicos y fundamentales para la arquitectura vegetal, la unidad arquitectural, la reiteración y el modelo arquitectural.

La unidad arquitectural: caracteriza la arquitectura elemental de la especie y describe completa y precisamente una planta; es la expresión específica del modelo (Barthélémy 1991). A medida que la planta se desarrolla, se establecen jerarquías entre los distintos ejes producidos, donde cada una es identificable por sus características propias. La descripción de todas las categorías de ejes, la forma en que se derivan unas de otras y su disposición relativa al momento de la aparición de las estructuras reproductivas es la unidad arquitectural (Barthélémy 1991). Es por eso que su identificación necesita de una completa diagnosis de los aspectos morfológicos y funcionales de todas las categorías de ejes que se pueden reconocer en cada uno de los estadios de crecimiento (Tourn et ál. 1999). La arquitectura elemental se mantiene en sus aspectos cualitativos en todos los ambientes donde se desarrolla la especie. El modelo correspondería al modo de crecimiento; mientras que la unidad arquitectural es el detalle de los tipos de ejes presentes.

Reiteración: el crecimiento ulterior de la mayoría de las plantas se realiza a través de la formación de tipos de ejes ya representados en alguna etapa previa del desarrollo (Puntieri et ál. 1995). Esta repetición parcial o total de la arquitectura elemental (unidad arquitectural) durante la ontogenia se conoce con el nombre de reiteración y es el mecanismo esencial por el cual se construye la copa en la mayoría de los árboles (Barthélémy 1991); este proceso también puede producirse en respuesta a traumatismos o situaciones ambientales cambiantes (Tourn et ál. 1999). Cada especie expresa su propia estrategia reiterativa a su arquitectura elemental; algunas especies, sobre todo animales, carecen de este proceso siendo la planta equivalente a la unidad arquitectural y no a un complejo reiterado. El análisis arquitectural permite una verdadera cartografía de la estructura vegetal y prepara el terreno para un análisis más profundo de tipo cuantitativo (Tourn et ál. 1999) que permite la medición y modelación del crecimiento en función de las unidades estructurales que conforman la estructura del vegetal (Godin et ál. 1997).

Modelo arquitectural: es la estrategia de crecimiento global de la planta (Tourn et ál. 1999). Es una serie de estructuras espaciales (arquitecturas) formadas por la planta durante el crecimiento en un ambiente con condiciones básicas y favorables para la especie (Blaise et ál. 1998) y es un concepto que se representa a través de una secuencia de esquemas (Tourn et ál. 1999). “El modelo resulta de la combinación de diferentes tipos de ejes con características morfológicas básicas de fácil observación como tipo de crecimiento, tipo de ramificación,

distribución de las ramas en la entidad portadora, filotaxis, orientación de los ejes en el espacio y la presencia o ausencia y posición de las estructuras sexuales” (Barthélémy 1991). Si bien el número de combinaciones teóricas es alto, sólo existen alrededor de 23 modelos en la naturaleza, que se aplican indistintamente a especies herbáceas y arbóreas, tanto tropicales como templadas y a taxones actualmente extintos.

Los modelos no son más que los programas de crecimiento más frecuentes adoptados dentro de un *continuum* arquitectural (Tourn et ál. 1999). Los patrones de crecimiento definidos por estos modelos están determinados genéticamente, su expresión sólo es afectada ante condiciones ecológicas extremas (Barthélémy et ál. 1995), aunque también puede resultar afectada por alteraciones genéticas, como en el caso de la *cola de zorro* de los pinos tropicales, fenómeno aparentemente debido en gran parte a la herencia, cuya expresión se ve muy modificada por los factores de la estación y del clima.

El programa de crecimiento de una planta está determinado genéticamente, éste define y explica las fases arquitecturales sucesivas por las cuales atraviesa un árbol (Hallé et ál. 1978, Barthélémy 1991). El modelo implica la elaboración de un conjunto de reglas básicas para la construcción de una planta. Hallé et ál. (1978) recopilaron las modalidades de crecimiento, ramificación y diferenciación de los ejes aéreos de árboles encontrando 23 tipos de combinaciones en la naturaleza, que denominaron “modelos arquitectónicos” (Figura 2). Sin embargo, existe una variada plasticidad fenotípica¹ y ciertas especies pueden combinar elementos de un número de modelos contrastantes (Jenik 1978). Las categorías utilizadas para la conglomeración² en modelos arquitectónicos son cuatro: árboles no ramificados o monocaules; árboles ramificados, estos últimos divididos en ejes vegetales equivalentes, ejes vegetativos diferenciados y ejes vegetativos mixtos (Hallé 1970) (Anexo 1).

¹ Para este trabajo, plasticidad fenotípica es cualquier efecto del medio ambiente sobre la expresión fenotípica de los rasgos

² Los modelos arquitectónicos no son categorías o clases, sino áreas de conglomeración en un continuo arquitectónico (Halle y Oldeman 1978)

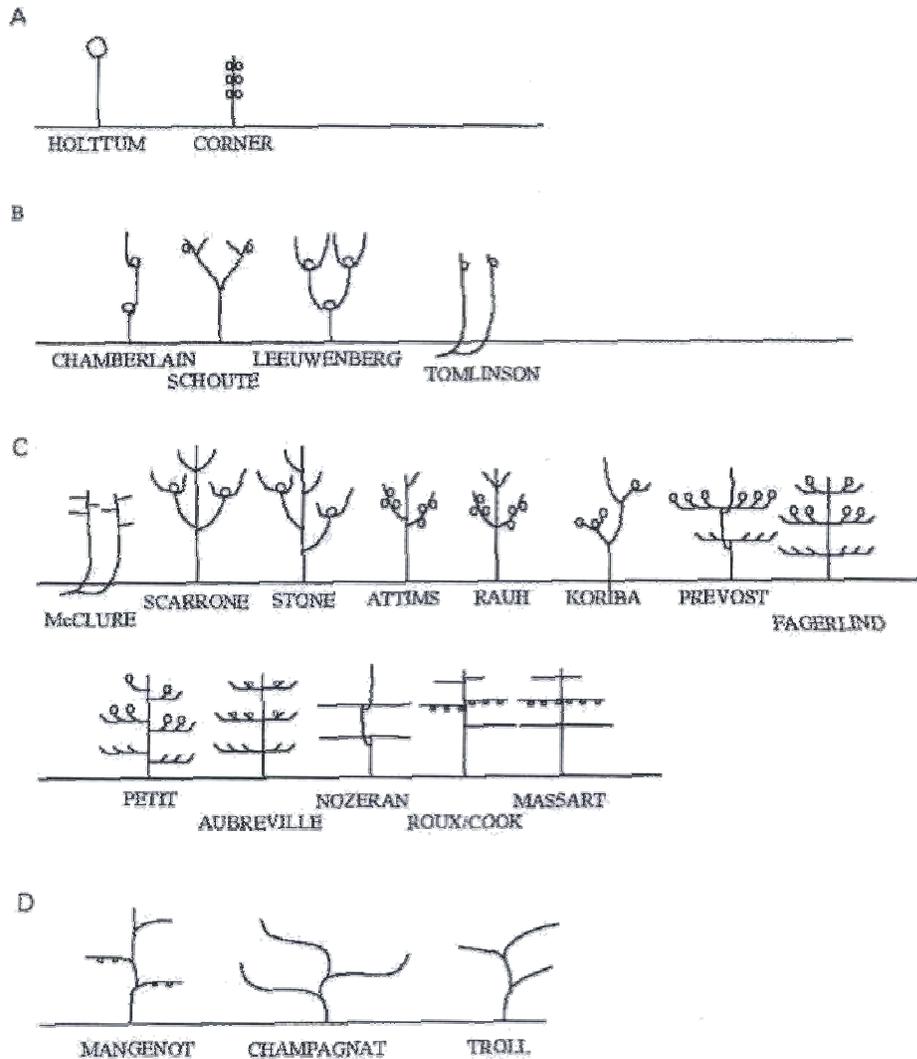


Figura 2. Modelos arquitectónicos (Hallé 1970).

2.2 Ocupación del rodal

La ocupación implica la comparación del bosque presente con una norma que ha sido establecida de antemano con un propósito en mente (por ejemplo, el máximo número de árboles o la máxima área basal para una edad dada). La ocupación se expresa normalmente en términos relativos, por ejemplo, el área basal de un rodal como porcentaje de la misma variable en un rodal considerado como óptimo para la misma edad y sitio. Expresada la ocupación de manera cualitativa, un rodal puede ser sobre-ocupado, completamente ocupado, bien ocupado o subocupado (Vallejo 2000).

Las medidas de densidad del rodal y de ocupación son dinámicas, ya que al crecer los árboles aumenta su ocupación del lugar. Por otra parte, la ocupación y la densidad de los rodales afectan grandemente su crecimiento, ya que (entre ciertos límites), a mayor espacio disponible para cada árbol, mayor será su crecimiento.

2.2.1 Densidad del rodal (número de árboles por hectárea)

La densidad es una medida cuantitativa del rodal en términos de metros cuadrados de área basal, número de árboles o volumen por hectárea y refleja el grado de cubrimiento de fustes dentro del área (Ginrich 1967). Para entender la importancia de la densidad dentro del manejo del rodal, es necesario relacionar la densidad actual con un estado ideal a alcanzar con los objetivos del manejo. Esta relación es la densidad relativa (Rojas 2003), la cual se acostumbra a expresar usualmente como índice de densidad del rodal.

2.2.2 Área basal

Otra medida de ocupación del rodal es el área basal. Ésta es definida como la suma por unidad de superficie de las áreas de todos los fustes a nivel del dap; es otra expresión combinada de dap y número de árboles. Del área basal y el número de árboles por unidad de superficie es directamente deducible el diámetro cuadrático medio. Las dos expresiones -área basal y diámetro cuadrático medio - son equivalentes y se utilizan como índices de densidad (Husch et ál. 1993).

2.2.3 Índice de densidad del rodal - Idr

El Idr es una medida de densidad relativa, calculada con base en las medidas de densidad absoluta, número de árboles por unidad de área y diámetro promedio del árbol (Vélez 1994). Esta medida permite entonces comparar con toda facilidad bosques de diferentes edades, índice de sitio, densidades absolutas o sistemas de manejo silvicultural (Reineke 1933).

El Idr se expresa en número de árboles por unidad de área de un tamaño dado (diámetro de referencia) equivalentes al número y tamaño de los árboles existentes en el rodal (Vélez 1994). Normalmente se utiliza un diámetro de referencia de 25 cm. Otras medidas de ocupación son el número de árboles, el índice de espaciamiento y el factor de competencia de las copas (Vallejo 2000).

2.2.4 Factor de competencia de copas

Una forma de medir la ocupación del espacio es el factor de competencia de copas. Este supone que árboles que crecen aislados pueden expresar el diámetro de su copa como una función lineal de su diámetro a la altura de pecho (dap). De esta forma, el área de copa será proporcional al cuadrado de esta función. Si se supone que la máxima área de copa para árboles, expresada como porcentaje sobre cierta superficie, es proporcional al cuadrado de su función de dap, la suma de todas las áreas de copas de los distintos árboles en la superficie será igual a la suma de todas las máximas áreas de copa de todos los árboles (que dependen de su dap) y su factor de competencia de copa será ese valor dividido por la superficie que los contiene (Barasorda 1977). Esta relación, sin embargo, no se mantiene en el caso de rodales sobreocupados, pues ante la falta de espacio para crecer, las copas de los árboles compiten entre sí y algunos de los individuos (normalmente los dominantes) se desarrollan mucho más que el promedio, en detrimento de los árboles menos prominentes.

2.2.5 Relación entre densidad absoluta y relativa

La relación matemática entre los conceptos de densidad absoluta, número de árboles, diámetro y área basal, realizada gráficamente por Davis (1966), fue combinada por Vélez (1994) con el concepto de ocupación, el cual es “indicativo del número de árboles en un rodal comparado con el número deseable para mejor crecimiento y manejo: puede ser bien ocupado, sobreocupado o subocupado” (Husch 1982) para diseñar una herramienta gráfica, con la que puede aplicarse los conceptos de densidad en la toma de decisiones de manejo silvícola. La gráfica explica como los bosques jóvenes tendrán una densidad mucho mayor en número de árboles, pero inferior en diámetro y área basal; estas condiciones al paso del tiempo se van invirtiendo tal como sucede en las plantaciones forestales (Figura 3). El nivel de espesura (ocupación) del rodal afecta una serie de atributos del mismo tales como su diámetro medio, volumen, conicidad media, longitud media de copa, tamaño de ramas, vigor de los árboles y longitud de la rotación. Para cualquier nivel de ocupación, existe un tamaño máximo promedio que puede ser alcanzado (Jerez et ál. 1998)

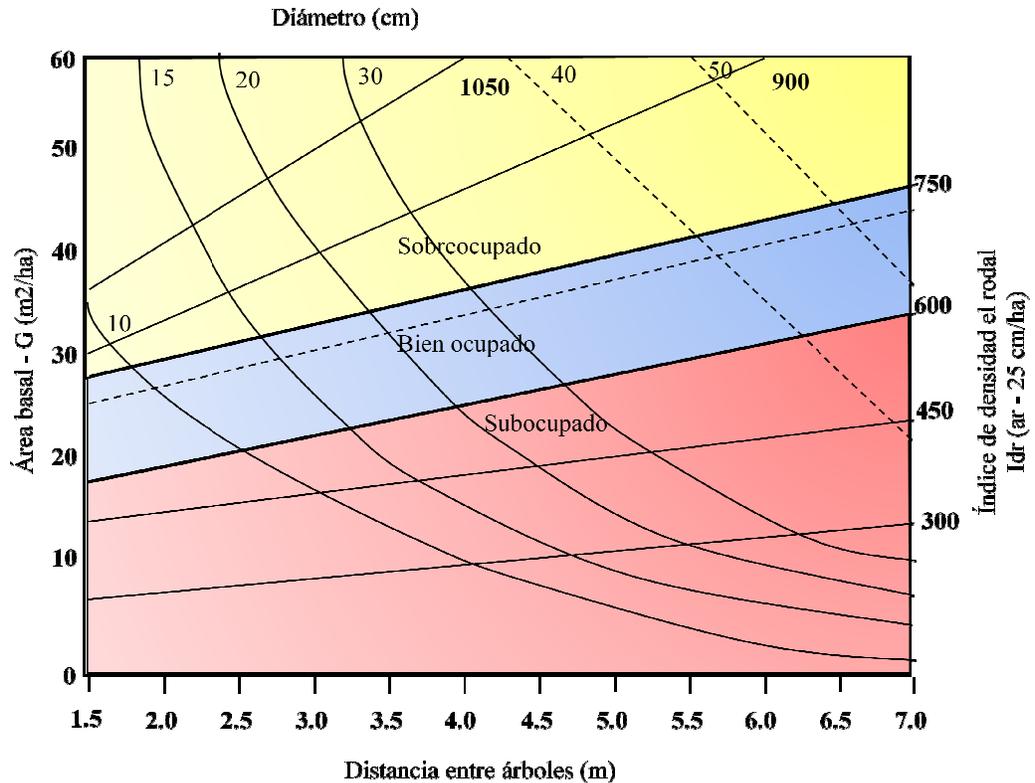


Figura 3. Relación de las medidas de densidad absoluta y densidad relativa con niveles de ocupación para *Cupressus lusitanica* (Vélez 1994).

Uno de los factores más importantes que contribuye al desarrollo de un rodal es la cantidad de biomasa foliar. Aunque su contribución al total de la biomasa arbórea es de sólo 4 a 6 por ciento, la biomasa foliar es la responsable de los procesos de fotosíntesis-transpiración y de la captación total de carbono en el árbol. La biomasa foliar es además muy sensible a patrones climáticos y tratamientos silviculturales, por lo que la cuantificación de la biomasa foliar puede ser importante para explicar la productividad de rodales (Zhang 1997). Pérez y Kanninen (2005) encontraron una reducción en la biomasa foliar con el aumento en la densidad de plantación en plantaciones de *Tectona grandis*, resultado directo del aumento de competencia entre los individuos del rodal. En este mismo estudio, los autores mostraron claramente la relación entre la calidad de madera, la densidad de la madera y el desarrollo del duramen con la densidad del rodal.

Por su parte, Montero y Kanninen (2005) encontraron en un estudio sobre *Terminalia amazonia* en Costa Rica que el FEB (1,2) no es afectado por la densidad de la plantación con límites entre 1.111 y 2.500 árboles por hectárea) y que puede usarse indiferentemente de la densidad de siembra de la plantación.

2.2.6 Densidad, ocupación y calidad de sitio

La importancia de la densidad del rodal radica en el hecho de que, entre ciertos límites, a mayor competencia entre los árboles, menor será el crecimiento individual. Esto explica porqué el control de la densidad en el momento del establecimiento del rodal y posteriormente, por los raleos y otros medios silviculturales constituye un aspecto importante del manejo forestal (Rojas 2003). Los árboles liberados en un raleo tienden a crecer más rápido y la producción de madera es igual o superior a la observada en rodales sin ralear (Pérez 1998). Los árboles con suficiente espacio para crecer interceptan más luz, producen más carbohidratos y fijan una mayor cantidad de nutrimentos en el fuste (Waring 1981), lo cual implica una mayor cantidad de madera.

Según Chaves (1989) la densidad del rodal es el segundo factor en importancia después de la calidad de sitio para la determinación de la productividad de un sitio forestal y es el principal factor que el silvicultor puede manejar en su desarrollo. A través de la ordenación o el manejo de la densidad, el forestal es capaz de intervenir sobre el establecimiento de las diferentes especies, la calidad de sus fustes, la tasa de crecimiento en diámetro incluso la producción de volumen.

Un estado ideal de ocupación del rodal en cuanto a productividad (de madera) se fundamenta en la regla de auto raleo, es decir, en la relación existente entre el número de árboles por hectárea y su tamaño promedio. El volumen promedio por árbol a una densidad de árboles por hectárea fija aumenta con el paso del tiempo, pero cada vez a un ritmo menor (debido a la mayor competencia entre individuos) hasta llegar a la línea de auto raleo. A partir de este punto, o bien algunos árboles comienzan a morir, dejando espacio para los árboles remanentes, o los árboles estancan su crecimiento. El auto raleo se basa en principios biológicos y, aunque Ortiz (1993) considera que la aplicación de estos principios para planificar los raleos es limitada por su complejidad, otros autores como Arias y Camacho (sf) indican que el manejo de rodales basado en límite de autoraleo ha sido ampliamente utilizado en Japón, Norteamérica y Europa. Sin embargo, la silvicultura tropical de plantaciones se basa mayoritariamente en especies pioneras y secundarias tempranas, las cuales tienen una estrategia de rápido crecimiento inicial en altura y copas pero presentan un menor desarrollo de copas en estados tardíos especialmente si éstas han sufrido limitaciones de espacio en estados tempranos (Vallejo 2008). Cuando se realiza un raleo, se reduce el área foliar del rodal

y por lo tanto, la fotosíntesis total disminuye. El resultado de esta disminución se refleja en la disminución temporal de la productividad de la plantación, pero este comportamiento cambia cuando los árboles responden a estas condiciones más favorables. Una vez que los árboles remanentes ocupan el sitio, la producción en volumen comparada con un rodal sin raleo es casi igual (Galloway 2005). Si una plantación forestal tropical se deja llegar hasta el límite del auto raleo, los árboles habrán sufrido una fuerte recesión de copas y requerirán un mayor tiempo después del raleo para su recuperación.

Sin embargo, es importante anotar que no necesariamente el mejor manejo de una plantación en términos de cantidad y calidad de madera lo es en términos de cantidad de carbono. En el estudio realizado por Montero y Kanninen (2005) mencionado anteriormente, Por su parte, Montero y Kanninen (2005), en términos de carbono almacenado en el fuste, la densidad de 1.111 árboles/ha presentó un valor aproximadamente 10% menor que los otros tratamientos con mayor densidad; el mayor almacenaje se dio en la densidad de 1600 árboles/ha, aunque no difirió mucho de 2.500 árboles/ha. La densidad de 1.600 árboles/ha almacena más carbono en las hojas que las otras dos densidades. En cuanto al carbono total, la densidad de 1.600 es la que más carbono acumuló, con una diferencia de 1,5 Mg/ha y 10,5 Mg/ha respecto de las densidades de 2.500 y 1.111 árboles/ha. Los resultados mostraron que T. amazonia a los 10 años de edad presentó un mejor desempeño para almacenar carbono en la densidad de 1.600 árboles/ha (106 Mg/ha/año). En este mismo estudio se señala, por otra parte, que los raleos deberían ocurrir a más tardar entre el año 8 y el año 10, pues de lo contrario se pierde incremento diamétrico, aunque no incremento en biomasa.

2.3 Clases de copa

Dentro de una población de cualquier especie, el aspecto o calidad de la copa en relación con el tamaño y estado de desarrollo del árbol, está correlacionado con el incremento y con el incremento potencial, lo que refleja “como un índice de calidad”, siendo su valor dependiente de la historia pasada y que tal vez indica su potencial futuro (Dawkins 1958).

En plantaciones y en algunos rodales naturales homogéneos se ha encontrado que los árboles suprimidos o dominados, sean estos grandes o pequeños, generalmente crecen más despacio que aquellos expuestos o dominantes. Se cree que un indicador de posición de copa es el más importante para modelos de crecimiento y la posterior proyección de incrementos

(Synnott 1990). Galván (2003), concluyó que el incremento en área basal para *Pentaclethra macroloba* fue afectado por la forma de la copa y que su incremento aumentó en la medida en que la forma de la copa mejoró. También estableció, que además de la forma de la copa, estaba el diámetro de la misma y que tanto la forma como el diámetro estaban relacionados con la cantidad de follaje. Acosta et ál. (2001) encontró que las especies que reciben plena luz vertical presentan copas completas y globosas, estableciendo así, que la forma de la copa está muy relacionada con la cantidad de luz que reciba.

La posición de la copa se refiere a la posición de ésta respecto a su exposición a la luz solar. Este parámetro de medición de los árboles sirve para determinar la estructura del bosque y la posición en la que se encuentran los individuos dentro del bosque. De acuerdo con este parámetro, los árboles se pueden clasificar en árboles emergentes, dominantes, codominantes, intermedios y suprimidos (Dawkins 1958) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de los árboles en función de las clases de copa

Clase de copa	Definición
Dominantes	Plena iluminación superior, copa superior expuesta plenamente a la luz vertical, pero adyacente a otras copas de igual o mayor tamaño.
Codominantes	Son aquellos en los que la parte superior de la copa está expuesta a la luz vertical o parcialmente sombreada por otras copas.
Intermedios	Parte superior de la copa totalmente sombreada, pero que está expuesta a la luz lateral directa debido a un claro o borde del dosel superior.
Suprimidos	Árboles con ausencia de luz, se encuentran ubicados totalmente debajo del dosel, de modo que no reciben luz directa, sino algo de luz difusa.

Fuente: Adaptado de Dawkins (1958).

Esta clasificación es apropiada para rodales en los que existe una diferenciación de los árboles (Figura 4). Las copas de los árboles tienen un desarrollo proporcional al espacio disponible para el crecimiento y la producción de biomasa está relacionada con el desarrollo y el área de la misma, pues existe una relación directa. A mayor volumen de copa, mayor producción de biomasa; esta relación es mucho más compleja por consecuencia de la influencia de árboles vecinos y otros factores medioambientales que influyen en el crecimiento y por ende en la producción de biomasa aérea (Bruning 1975).

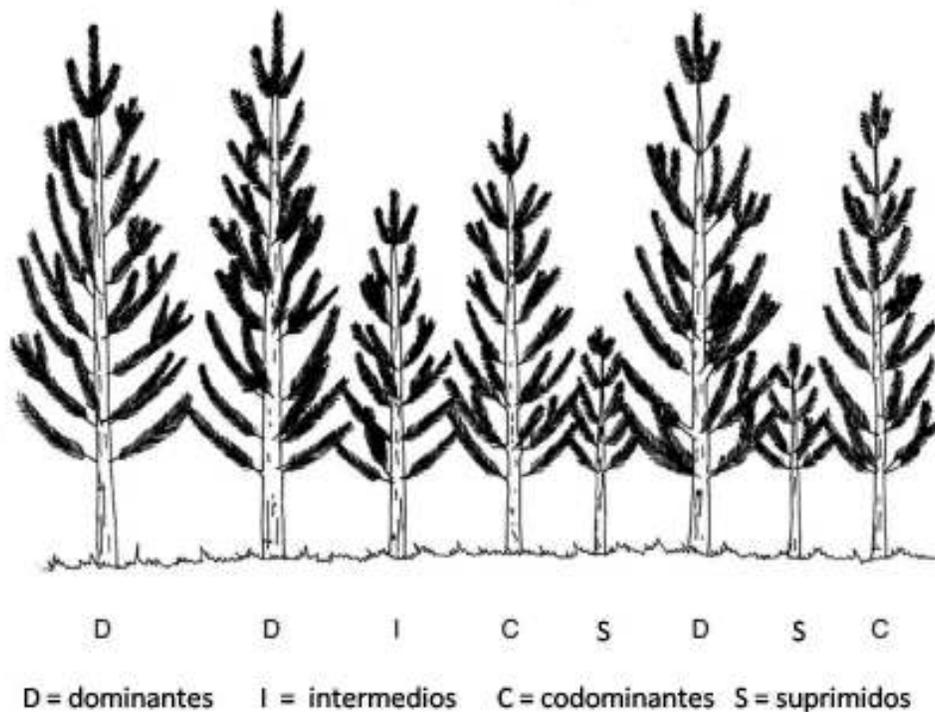


Figura 4. Clases de copa. Tomado de Galloway (2005)

Varios estudios indican la importancia de la copa de los árboles en la producción de biomasa. La Teoría del Modelo Vascular (TMV) propuesto por Shinozaki et ál. (1964), explica que el área basal de albura a una altura determinada y de biomasa de follaje determinada, están relacionadas por una proporción constante, lo cual es aplicable para los tallos y las ramas. Mäkela (1986) ilustró estas relaciones así:

1. El área de la albura del tallo a la base de la copa, es proporcional al total de la biomasa del follaje.
2. El total de área de albura de las ramas primarias (a la base) es proporcional a la biomasa total del follaje.
3. El área total de la albura activa al tocón es proporcional a la biomasa del follaje en la copa.

Los resultados de un estudio hecho por Pérez et ál. (2003) indicaron que por medio de las relaciones entre la biomasa aérea de cada uno de los componentes, la composición y la estructura de la copa con variables de fácil medición como la altura y el dap, se pueden desarrollar modelos para estimar variables de difícil medición como la biomasa foliar y la

biomasa de ramas. Por otro lado, Morataya (1996), hizo una comparación del peso del follaje entre dos tipos de competencia (menor y mayor) encontrando que no existen diferencias estadísticamente significativas. Sin embargo, al hacer la misma comparación, pero eliminando los árboles suprimidos se encontró que la presencia de árboles suprimidos dentro de una plantación no permite diferenciar el peso del follaje y el área de albura. Los árboles suprimidos capturan nutrientes más que energía lumínica, nutrientes que podrían ser aprovechados para el incremento en diámetro de árboles codominantes y dominantes (Morataya 1996).

2.4 Diámetro de copa

El diámetro de la copa se midió con el objetivo de conocer la cobertura de la especie, estimar la producción de biomasa y follaje, leña o semillas (Salazar 1989). La fórmula utilizada para este estudio fue:

$$dcopa = \frac{d_1 + d_2}{2}$$

donde:

$dcopa$ = diámetro de copa

d_1 = diámetro de copa en dirección N – S

d_2 = diámetro de copa en dirección E – Oe

2.5 Modelos genéricos

El objetivo de este estudio es buscar similitudes y no particularidades de las especies, de manera que éstas se puedan agrupar para formular modelos alométricos de biomasa aplicables no solo a especies sino a grupos de especies (en este caso, grupos basados en la arquitectura de los árboles).

La alometría es una herramienta que permite relacionar características físicas o fisiológicas (Cuadro 2) de las especies forestales para predecir su comportamiento en el futuro (King 1996). Esta técnica permite obtener parámetros de interés para investigadores y planificadores de sistemas de aprovechamiento intensivo de los recursos naturales (López et ál. 2003).

Cuadro 2. Variables relacionadas con la alometría

Variable	Definición
Diámetro a la altura del pecho	Es la medida del diámetro del fuste tomada a la altura del pecho (1.30 m). Puede ser medido con o sin corteza. Para la medición hay que tener en cuenta la posible bifurcación del árbol, su inclinación y la presencia de raíces tablares o bambas. El diámetro es el parámetro cuantitativo más importante de los árboles por dos motivos fundamentales: 1) Puede ser medido en forma directa, por lo tanto, se pueden obtener datos precisos 2) Basado en él se pueden obtener, por relación, los parámetros más importantes del árbol.
Altura total	Altura medida desde la base del fuste hasta la parte terminal de la copa. Se puede hacer mediante estimaciones, por medición directa, o con ayuda de hipsómetros o clinómetros.
Altura de ramas	Es la altura a la cual se encuentra la rama viva más baja que tenga un diámetro basal (en el punto de inserción) igual o superior a un diámetro de referencia.
Longitud de ramas	Es la longitud de las ramas más largas. Su medición puede hacerse con el árbol en pie, pero si se requiere mayor precisión se realiza con el árbol apeado.
Diámetro de copa	Es la medida de la proyección de la copa, tomada con la perpendicular de la cinta.
Profundidad de copa	Es la longitud de la copa desde que aparece la primera rama hasta el final del árbol, se puede calcular como la diferencia entre la altura total y la altura de ramas.
Área basal	Es el área de la sección transversal del tronco de un árbol, usualmente a 1.30 m de altura. Es una manera de medir cuánto de un sitio es ocupado por los árboles.

2.6 Modelos alométricos de biomasa aérea

Existen métodos directos e indirectos para estimar la biomasa de un bosque. El método directo consiste en cortar el árbol y pesar la biomasa directamente. Otra forma es calcular la biomasa aérea de manera indirecta a través de ecuaciones y modelos matemáticos obtenidos por análisis de regresión entre las variables colectadas en terreno (Brown 1997).

Montero y Montagnini (2001) con el objetivo de calcular la biomasa de especies nativas en plantaciones determinaron algunos modelos matemáticos. Ese estudio se basó en la estimación para tres especies nativas, sin necesidad de recurrir a las mediciones destructivas. Las variables que utilizaron fueron la altura total, dap, diámetro de copa y biomasa seca, donde el dap fue la variable usualmente correlacionada con la biomasa seca.

2.7 Factor de expansión de biomasa

Según Somogyi et ál. (2006), el término *factor de biomasa* se usa para referirse a cualquier factor que pueda ser usado solo o en combinación con otros factores para estimar la biomasa a partir del volumen y el *factor de expansión de biomasa* se refiere a un factor que expande el volumen (del fuste) para obtener la biomasa total del árbol.

El factor de expansión de biomasa (FEB) es la proporción directa entre la biomasa aérea total y la biomasa del fuste. Se trata de un factor variable que depende de la especie, las condiciones ambientales y la densidad y edad de la plantación, entre otros aspectos. Este factor se utiliza para estimar la biomasa total de un árbol cuando únicamente se cuenta con datos de biomasa del fuste. El FEB se puede obtener de forma directa o con valores reportados en la literatura. El cálculo directo se puede hacer de dos maneras:

1. Cálculo de un factor fijo o promedio: éste cálculo se realiza midiendo la biomasa total del árbol y la biomasa total del fuste para varios árboles y calculando el promedio del FEB

$$FEB = bat / bfu$$

donde:

bat = biomasa total

bfu = biomasa del fuste.

2. Cálculo de un factor móvil o variable: en este caso, es necesaria la medición de la biomasa total y la biomasa o volumen total del fuste para una muestra representativa de árboles de diferentes tamaños y diferentes condiciones de plantación (edades, densidad). Estas mediciones se utilizan para ajustar un modelo por medio de regresión estadística que permita el cálculo de dicho factor en función de otras variables, usualmente la biomasa o volumen total del fuste.

Varios estudios han calculado factores de expansión de biomasa que varían entre 1.3 y hasta 2.5 (para especies arbóreas) dependiendo de la especie, la edad y el dap promedio (Husch et ál. 1993). Con este factor, por ejemplo, un árbol que tiene una biomasa de fuste $0,5 \text{ m}^3$, tendrá una biomasa aérea total de $0,5 * 1,3 = 0,65 \text{ m}^3$.

Sin embargo, estos valores varían con la edad y la ocupación del rodal. Por ejemplo, en el caso de *Terminalia amazonia* (Montero y Kanninen 2002), el FEB obtenido fue 1,3 y puede ser utilizado para calcular la biomasa total por árbol, siempre y cuando los datos estén entre el

rango de 7,7 y 28,0 cm de dap y 10,7 y 23,0 m de altura; fuera de este rango no es recomendable.

2.8 Descripción de las especies forestales del estudio

Este estudio se desarrolló con tres especies forestales nativas de Costa Rica que son utilizadas en el país en plantaciones comerciales. Las especies son *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand; *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken y *Terminalia oblonga* (Ruiz & Pav.) Steud. La descripción siguiente hace referencia a las características relevantes para este estudio.

2.8.1 *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand (Pochote)

Familia: Bombacaceae.

Nombre común: Pochote en Costa Rica y Nicaragua; Cedro espino en Panamá y Honduras y Ceiba tolúa o Ceiba roja en Colombia.

Densidad: la densidad aparente de la madera varía con el contenido de humedad al medirla, ya que el agua del interior hace variar el peso sin una aparente variación en el volumen. Al citar la densidad de la madera es recomendable mencionar el contenido de humedad y/o la región de procedencia de la madera (Cordero y Boshier 2003). Ureña (1999) recopiló varios estudios que indicaron que la densidad básica aumenta con la edad, indicando que el valor promedio es de 0,43 gr/cm³.

Porte: es una especie latifoliada y caducifolia. En su estado adulto es de porte medio, pudiendo alcanzar de 25 a 35 m de altura y en algunos casos hasta los 40 m (Kane et ál., citado por Cordero y Boshier 2003). El tronco es recto, relativamente corto, cilíndrico aunque irregular, con un diámetro máximo de 1 a 3 m. La base del fuste está cóncavamente curvada y en la mayoría de los casos tiene gambas, bambas o contrafuertes hasta 4 o 5 m del árbol maduro. La copa es bien desarrollada, amplia e irregular. Los individuos maduros dominantes dentro del bosque o en campo abierto, muestran una amplia expansión de la copa y evidencian su capacidad de recuperación de daños por viento. Tiene poca indicación de auto poda del tronco. El ramaje es más o menos horizontal, con ramas gruesas. La corteza es gruesa, de 10 a 18 mm, fisurada, estriada o agrietada. La corteza externa es grisácea o gris canela, interiormente es rojiza o blancuzca. La corteza del tronco y ramas está normalmente cubierta

de gruesas espinas o aguijones de hasta 2 cm de largo formando líneas o sierras en los árboles jóvenes y sin ningún patrón definido en los adultos. En árboles sobre maduros se produce la pérdida de espinas al cambiar de corteza (Navarro y Martínez 1992).

Hojas: alternas pecioladas, compuestas, de forma digitada o palmada y con tres a siete folíolos glabros aunque cinco es el número habitual. Las hojas tienen normalmente dos pequeñas estípulas rojas en la base del peciolo, de 0,5 – 1,0 cm de largo y son frágiles y caedizas. Los peciolos son largos más o menos cilíndricos y ligeramente engrosados en ambos extremos, de 4 a 15 cm de longitud. La base es cuneada o angostada (bordes rectos o cóncavos y convergentes en la parte inferior). El ápice o punta del folíolo es caudado-acuminado, terminando en una cola o punta que se estrecha. El tamaño de los folíolos varía de 4 – 17 cm de largo por 1,5 – 7 cm de ancho. La nervadura es retículo-pinnada, con los nervios prominentes por ambas caras.

Crecimiento: muy heterogéneo. El incremento medio anual en diámetro va desde 0,50 hasta 3,80 cm y de 0,40 a 2,10 m en altura. Estos incrementos se ven influenciados por la densidad del rodal, el control de malezas y la calidad de sitio. Las densidades menores de 625 árbol/ha dan incrementos en diámetro considerablemente buenos, pero menores en altura y estimulan el desarrollo de ramas gruesas, lo que disminuye la calidad de la madera e incrementa los costos de manejo (Cordero y Boshier 2003). Las variaciones en crecimiento reportadas en Colombia son debidas principalmente a la diferencia en precipitación y posición topográfica de los rodales. En general, el crecimiento de la especie en zonas planas y húmedas pero con buen drenaje, es sustancialmente mayor que en zonas de colina o de menor humedad (Vallejo 2000).

2.8.2 *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken (Laurel)

Familia: Boraginaceae.

Nombre común: laurel, capá prieto y canaleta en Centroamérica. En Colombia moho o nogal cafetero; lapochillo en Argentina, corallilo en Belice; chevel o bojón en Guatemala; cinchado en Nicaragua; sabanero en México y pardillo en Venezuela.

Densidad: la densidad básica varía entre árboles y entre sitios (0,38-0,65 g/cm³) los árboles de zonas secas tienen madera más pesada (Jiménez et ál. 2002). Brown (1997) reporta 0,53 g/cm³.

Porte: este es un árbol generalmente alto, delgado, de copa angosta, rala y abierta, con una mínima bifurcación, formando un único fuste de 15-20 m. Los árboles sobremaduros pueden alcanzar alturas de más de 40 m y dap de más de 1 m, aunque los diámetros cercanos a los 50 cm son más comunes en árboles adultos (Somarriba y Beer 1987). En los bosques deciduos y semideciduos, los árboles son más pequeños y de forma irregular, y raramente alcanzan más de 20 m de altura y 30 cm de dap (Boshier y Lamb 1999). Algunos árboles tienen abultamientos nodales pronunciados de donde se han desprendido las ramas. Los tocones producen rebrotes abundantes, aún en el caso de árboles maduros grandes. La corteza es de color gris/café claro, lisa, aunque en regiones más secas tiende a ser más fisurada. En muchos casos, el color claro es acentuado por la presencia de líquenes en la corteza, de manera que a la distancia el árbol presenta un fuste blanco. Las gambas generalmente están limitadas a los árboles más grandes y no son pronunciadas, aunque pueden extenderse 1-1.5 m hacia arriba en el fuste en suelos superficiales. La cicatrización incompleta de los nudos puede representar sitios apropiados para la entrada de patógenos. Los árboles adultos son deciduos, incluso en climas no estacionales, perdiendo sus hojas durante un periodo de uno a dos meses después de la producción de semilla (Boshier y Lamb 1999).

Hojas: al igual que todas las especies de *Cordia*, son simples, pecioladas y alternas, más o menos puntiagudas en la base, de hasta 5 cm de ancho y 18 cm de longitud. La superficie puede tener pubescencia escasa en hojas jóvenes, pero se vuelve glabra en la madurez. El envés está cubierto de pelos estrellados. Los peciolo son de 1-2 cm de longitud y, al igual que las ramitas verdosas, son delgados y escasamente pubescentes (Little et ál., citado por Boshier y Lamb 1999). Dentro del género *Cordia*, esta especie es la única que presenta pelos o domatios abultados en las puntas de los nudos apicales (Miller 1985). Sin embargo, en Colombia se ha observado que no los presenta. Johnson y Morales (1972) indicaron que los domatios eran más prominentes de árboles de Centroamérica y el noroeste de Suramérica y casi ausentes al sur de Suramérica.

Crecimiento: el laurel crece bien en plantaciones mixtas con cosechas agrícolas. En Colombia, a los 1.400 msnm en una plantación con 100 y 200 árboles por hectárea, produjo de 49 a 74

m³ por hectárea por año en un período de 20 años. En plantaciones con café en Costa Rica, el laurel tuvo un incremento anual promedio de 10,8 m³ por hectárea en una plantación de 15 años de edad. Para el caso de las plantaciones puras de laurel, hasta la edad de 20 años en Costa Rica los incrementos anuales promedio en altura y dap fueron de un poco más de 1,0 m y 1,5 cm, respectivamente.

2.8.3 *Terminalia oblonga* (Ruiz & Pav.) Steud (Surá)

Familia: Combretaceae.

Nombre común: surá, guayabón, guayaba de montaña, labina.

Densidad: la densidad básica de *T. oblonga* es de 0,75 g/cm³ y la densidad al 12% de humedad es de 0,95 g/cm³ (Gutiérrez et ál. S.f.).

Porte: es un árbol de 25 a 40 m de altura y 70 a 100 cm de diámetro; fuste recto, simétrico en un 75% de su altura, el 25% de su altura, el 25% basal es asimétrico debido al efecto de las gambas que pueden alcanzar hasta 2 m de altura; la copa es densa, redondeada y con ramas bastante torcidas que tienden a curvarse hacia arriba en forma conspicua; según Justiniano et ál. (2002), en los árboles jóvenes la copa es generalmente estratificada tiende a ser asimétrica y pequeña; la corteza exfolia en láminas largas y delgadas de color pardo rojizo, la corteza nueva es de color amarillento, de textura muy lisa y con un grosor promedio de 5 mm (Salazar et ál. 2000).

Hojas: las hojas de *T. oblonga* son simples, alternas, bastante apiñadas en el extremo de los tallos, simpodialmente ramificados, obovadas y brevemente caducifolias. De margen entero, ligeramente pubescentes, membranáceas, a veces cartáceas, verde brillante en el haz y verde opaco en el envés; el ápice es acuminado y la base atenuada, en las areolas se observan puntos translúcidos. En zonas más secas se presenta pérdida de parte del follaje y la producción de nuevas hojas está sincronizada con el inicio de la floración (Flores y Obando 2003).

Crecimiento: en ensayos con mezcla de especies y enriquecimiento de chaparrales, creció 1.9 cm por año en dap y 1.0 m en altura. En una plantación a 2 x 2 m de espaciamiento, creció 1.2 cm por año en dap. Existen otros reportes para plantaciones de 4 y 6 años de edad, donde el incremento varió entre 1.7 a 3.4 cm en dap y entre 1.6 a 3.2 m de altura, con una productividad de 9 a 17 m³/ha/año (Flores 1994).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Localización del área de estudio

El estudio se realizó con árboles aislados y con parcelas de árboles localizadas en tres sitios de Costa Rica: Playa Garza, Ostional y Santa Cecilia, en la provincia de Guanacaste (Figura 5). Estas áreas pertenecen a *Precious Woods*, empresa con capital suizo, dedicada a la reforestación y al aprovechamiento sostenible de plantaciones forestales con especies nativas y a la conservación de bosques tropicales (Precious Woods 2007).

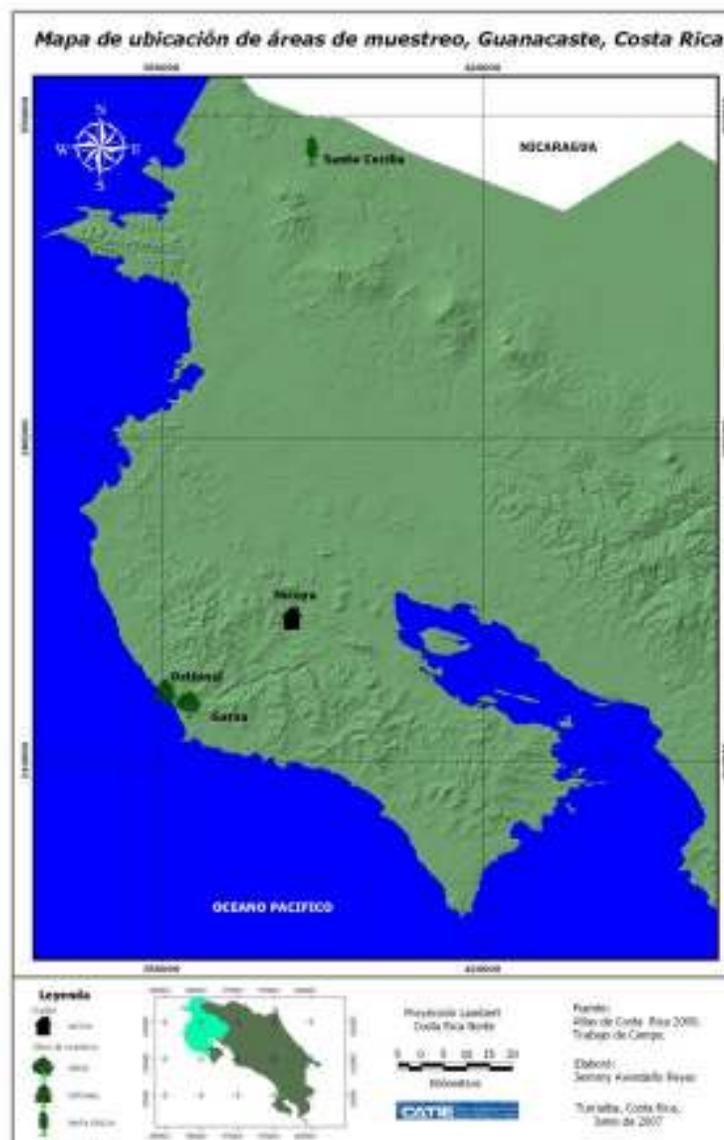


Figura 5. Localización general del estudio.

3.2 Características de los sitios de muestreo

Se resumen las principales características ambientales, la ubicación geográfica y la fisiografía de los sitios en los que se tomó la información (Cuadro 3).

3.3 Selección y clasificación de especies

Se elaboró un listado de las especies forestales nativas más utilizadas en Costa Rica en los programas de reforestación, y se analizó de manera preliminar la importancia comercial de estas especies, su presencia en plantaciones y ensayos en diferentes lugares de Costa Rica y su distribución en los diferentes grupos arquitectónicos, con el fin de escoger especies contrastantes en cuanto a grupo arquitectónico, de manera que se pudiera analizar de manera clara el efecto del grupo arquitectónico en la acumulación de biomasa.

Por otra parte, se obtuvieron expresiones de intención de colaborar de varias instituciones y empresas, tanto en Costa Rica como en Panamá, las cuales manifestaron su voluntad de permitir la realización de mediciones y tomas de muestras en sus respectivas plantaciones o áreas de ensayo. Con la lista de especies de uso más frecuente en Costa Rica, así como de las especies existentes en las instituciones y empresas dispuestas a colaborar con el estudio, se realizó una selección de especies a ser incluidas en este estudio.

Sin embargo, en el momento de realizar este estudio, por diferentes razones (tales como restricción de acceso a datos, imposibilidad de cortar árboles para el muestreo destructivo o restricciones presupuestales), solamente se contó con la anuencia de Precious Woods para los muestreos destructivos y la medición de parcelas.

Como resultado de la limitación de poder contar con individuos suficientes para los muestreos destructivos, finalmente solo se seleccionaron las especies *Bombacopsis quinata*, *Cordia alliodora* y *Terminalia oblonga*. Para determinar el modelo arquitectónico de cada especie se hicieron las observaciones:

- Estado de desarrollo: el estado de desarrollo es importante debido a que algunas especies presentan modelos arquitecturales intermedios, es decir, pueden pasar de un modelo a otro en determinada etapa de crecimiento (Henricus 2002).
- Tipo de crecimiento.
- Tipo de ramificación.
 - Caracterización del eje principal, rítmico o continuo.

Cuadro 3. Principales características ambientales de los sitios de muestreo

Especie	Finca y lote	Localización	Año de plantación	Ubicación geográfica	Altitud (msnm)	P (mm/año)	T media anual (°C)	Zona de vida ^(*)	Pendiente media (%)	Topografía	Región fisiográfica
<i>Bombacopsis quinata</i>	Puerta 2	Playa Garza	1991		0-400	3083	26,8	bh-T	0-45	Ligeramente ondulado	Meseta de Santa Rosa: superficie de construcción constituida por materiales volcánicos, relativamente plana, elevaciones de alrededor de 100 msnm, terminando abruptamente al oeste con el océano pacífico en forma de acantilados (Castillo 1993).
	El Cruce		1992								
	Seno Coseno		1991								
	Barco Quebrado		1992								
	Yami		1991								
	La Gloria		1990								
	Cárdenas 9	1992									
Ostional	Ostional	1992	10°01' N-85°42' W	0-200	2350	27,5	bh-t	10-100	Plano		
<i>Cordia alliodora</i>	Mayorga	Santa Cecilia	1995		500-700	5.000	24 – 25	bh-T	0 – 45	Ondulada con pocas partes planas	
	El Hospital		1996								
	Campamento		1996								
	Los Lobos		1996								
	La Frijolera		1999								
	La Plazuela		1997								
	Heredia		1996								
<i>Terminalia oblonga</i>	La Guasimada	Playa Garza	1992		0-250	3083	26,8	bh-T	0-45	Plano	
	Guanacaste	Ostional	1995	10°01' N-85°42' W	0-200	2350	27,5	bh-t	10-100	Plano	

Fuente: Precious Woods – Departamento de Investigación. ^(*) Clasificación de Holdrige

Para la observación de algunos detalles de la copa se utilizaron binoculares y fotografías (Figura 6). Este método fue muy importante al momento de la clasificación, ya que permitió observar más detenidamente la disposición de las ramas y de las hojas.



Figura 6. Copa de Bombacopsis quinata Finca Ostional – Precious Woods.

Para cada uno de los individuos del total de las especies, se dibujaron los detalles, principalmente del fuste, ramas y forma de copa; esta información fue analizada desde el punto de vista morfológico y arquitectónico para cada eje, obteniendo así el modelo arquitectónico de cada especie según clasificación de Hallé (1970). Aunque no existen muchos estudios reportados en la literatura sobre arquitectura arbórea, las descripciones botánicas fueron un elemento importante para la clasificación.

3.4 Selección de árboles para el muestreo destructivo

Los árboles fueron seleccionados en diferentes clases diamétricas, para que representaran todos los tamaños de árboles existentes en las plantaciones; no se tomó en cuenta un rango específico de diámetro, tampoco se buscaron ni los peores, ni los mejores individuos. Con base en la literatura citada que recomienda para este tipo de estudios de 15 a 20 individuos por especie (Schlegel et ál. 2002, Córdova 2002, Lee 2002, Monrroy y Nívar 2004) y teniendo en cuenta las limitaciones del estudio en cuanto a disponibilidad de árboles para el muestreo destructivo, se determinó un número variado de árboles por especie: 15 para *B. quinata* (Jacq.) Dugand; 19 para *C. alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken y 20 de *T. oblonga* (Ruiz & Pav.) Steud. La

corta de estos árboles fue programada de forma que coincidiera con el plan de aprovechamiento definido por la empresa.

3.5 Selección de las parcelas

Se establecieron parcelas de 250 m² en plantaciones puras, con diferentes ocupaciones. El número de parcelas dependió de la disponibilidad de rodales en la zona de estudio.

3.6 Variables

Para cada árbol se midieron las variables: diámetro a la altura del pecho, altura total, altura comercial, profundidad de copa, diámetro de copa y altura de ramas. Se registró el peso húmedo y seco del componente ramas y hojas. Para el cálculo de la biomasa de fuste se utilizó la relación entre peso seco y húmedo reportada por otros investigadores. Las variables altura total, altura comercial y altura de ramas además del diámetro del fuste seccionado en 10 partes, fueron medidas nuevamente con el árbol derribado. Los códigos para expresar las variables mencionadas siguen los parámetros utilizados en el sistema de manejo forestal Silvia.

3.7 Muestreo en campo

Existen muchas publicaciones con metodologías aplicadas en campo para la generación de modelos de biomasa. En este estudio se tomó como referencia la metodología de Reyes et ál. (1992). A nivel de árbol, se midieron individuos elegidos al azar y se registró el dap en centímetros; ht, hc y dcopa en metros. Para calcular el diámetro de la copa se midió la proyección de la copa en el suelo en sentido norte-sur y oriente-occidente (Figura 7) y luego estos valores fueron promediados como se indicó en el apartado 2.7. Una vez tomada esta información se procedió a derribar el árbol para el registro de datos de biomasa.

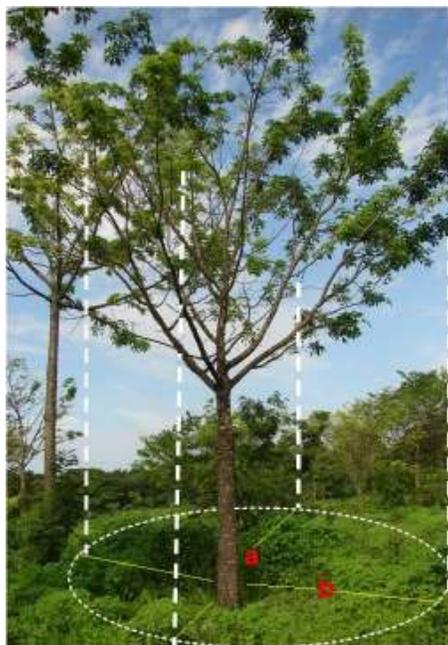


Figura 7. Medición del diámetro de copa – Bombacopsis quinata.

3.7.1 Cubicación de árboles derribados

Para la cubicación de los árboles derribados se dividió en 10 la altura total del árbol apeado. Se hicieron mediciones de diámetro en todas las secciones y al dap, el cual fue marcado antes de apear el árbol (Figura 8). Para obtener el volumen de cada una de estos segmentos se utilizó el promedio aritmético de los dos diámetros y se multiplicó por la longitud de la troza (fórmula de Smalian). Matemáticamente se representa de la siguiente manera:

$$volumen = \frac{D_1 + D_2}{2} * 0.785 * L$$

donde:

D_1 = diámetro al inicio de la troza

D_2 = diámetro al final de la troza

L = longitud de la troza

Esta fórmula se aplicó para cada una de las trozas y el volumen total se calculó como la sumatoria de todas las trozas.



Figura 8. Mediciones para el cálculo de árboles derribados.

El tocón también fue considerado como una troza. En este se midió el diámetro mayor en la base y el diámetro mayor en la parte superior donde se realizó el corte con la motosierra.

3.7.2 Biomasa de ramas y follaje

Para cada individuo fue separada y pesada la biomasa de hojas, ramas medias y ramitas (Figura 9). También se tomaron muestras de hojas y ramas para determinar el peso seco. Las muestras fueron llevadas al horno a temperatura constante por un período de 20 días (Figura 10). Con esta información se calculó la razón de peso seco/peso húmedo (Ps/Ph). Estos datos son la base para hallar las ecuaciones que relacionan variables dendrométricas de fácil medición con el C presente en cada árbol, para así determinar la acumulación de biomasa por hectárea (Burgos et ál. 2004).

En el caso de *Bombacopsis quinata*, por ser una especie decídua y por haber realizado las mediciones de biomasa en época seca, no fue posible tomar muestras de follaje, por lo cual se utilizaron los modelos desarrollados por Pérez (1998). En ese estudio se concluyó que existe una alta correlación entre las variable peso del follaje y diámetro de copa y peso del follaje y peso de las ramas. La utilidad de estos modelos radica en que permiten estimar la biomasa en

época seca, en donde no se cuenta con la totalidad del follaje. Los modelos utilizados por Pérez (1998) fueron:

$$phojas = -41.649 + 15.156 * Ln(dap)$$

$$phojas = -2.945 + 1.225 * (pramas)^{0.5}$$

$$phojas = -10.295 + 2.629 * dc$$

donde:

phojas = peso de las hojas

pramas = peso de las ramas

dc = diámetro de la copa



Figura 9. Separación y peso de biomasa aérea.



Figura 10. Secado de muestras de ramas y hojas.

3.7.3 *Medición a nivel de parcela*

Se midieron 9 parcelas en *B. quinata*, 8 en *C. alliodora* y 5 en *T. oblonga*. El número de parcelas de *T. oblonga* se vio limitado por la disponibilidad de rodales. Se midieron todos los árboles de la parcela, teniendo en cuenta las mismas variables consideradas a nivel de árbol individual. Además, se registró la pendiente, edad del rodal, distanciamiento inicial y distanciamiento al momento de la medición, historia de raleos u otra técnica silvicultural. Las parcelas fueron levantadas en plantaciones puras.

3.8 **Análisis estadístico**

Se utilizaron análisis de regresión lineal simple y múltiple y regresiones no lineales para estimar la biomasa aérea de los diferentes componentes (fuste, follaje y ramas) y total en función del dap, la altura, el diámetro de la copa y la profundidad de copa. La biomasa de fuste se calculó multiplicando el volumen total con corteza por la densidad básica correspondiente a la especie. Se utilizó en este estudio la densidad reportada en literatura para cada especie (Reyes et ál. 1992).

Los diferentes modelos fueron estimados con el software Infostat versión 2007. Para probar si las variables del estudio tenían una distribución normal, se realizaron pruebas de normalidad con el estadístico de Shapiro Wills y pruebas de homocedasticidad con gráficos de residuos versus predichos y con la prueba de Levene.

Debido a que los modelos tienen bases teóricas diferentes, ya que algunos modelos fueron lineales simples, múltiples o no lineales, para hacer la evaluación conjunta se realizaron correlaciones lineales de Pearson entre los valores observados versus los predichos bajo los diferentes modelos. Se tomó como criterio para la selección del mejor modelo aquel con el coeficiente de correlación de Pearson de mayor valor.

- **Modelos para árboles individuales**

Para cada grupo arquitectónico o especie seleccionada, el modelo general tiene la siguiente forma:

$$bx = f(dap, ht, dc, pc)$$

donde:

bx = biomasa de ramas o biomasa de follaje

dap = diámetro a la altura del pecho

ht = altura total

dc = diámetro de la copa

pc = profundidad de copa

- **Modelos a nivel de parcela**

El modelo general es similar al usado a nivel de árbol individual:

$$Bx = f(D, H, Dcopa, Pcopa, G)$$

donde:

Bx = biomasa de fuste, de ramas o de follaje

D = diámetro promedio de todos los individuos de la parcela

H = altura total promedio

$Dcopa$ = diámetro de copa

$Pcopa$ = profundidad de copa

G = área basal

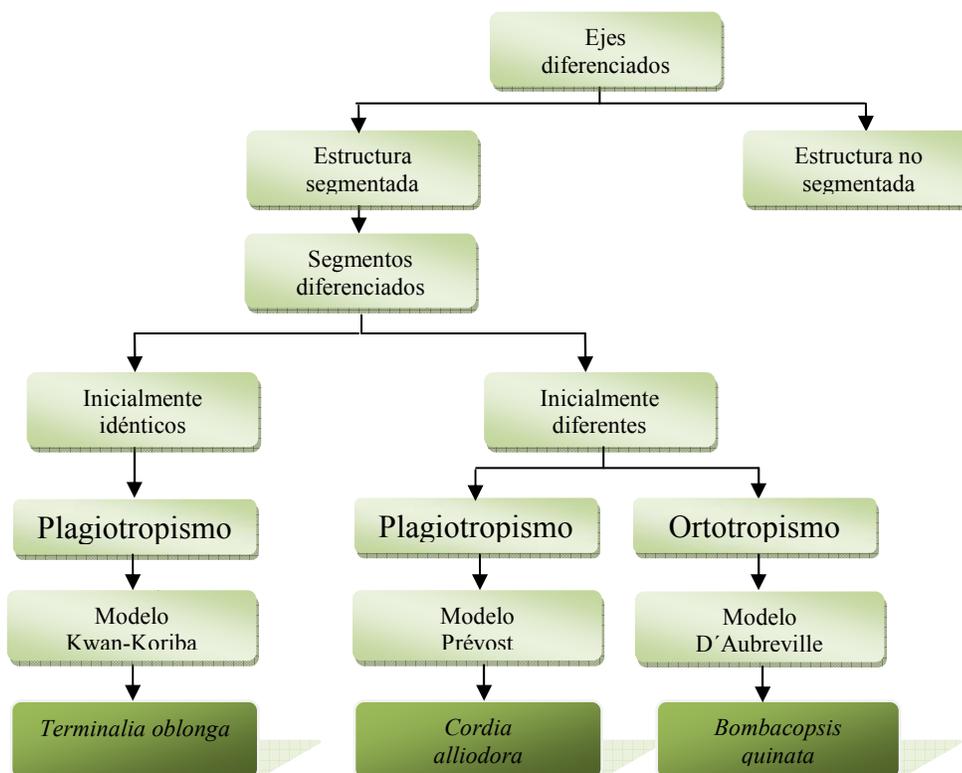
También se realizó un análisis de correlación entre el área basal promedio y el diámetro promedio de la copa y entre el área basal promedio y la profundidad promedio de la copa, complementando de esta forma el resultado obtenido por Pérez (1998) en el que se encontró una alta relación entre las variables de composición de copa y las variables de crecimiento.

4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados y su posterior análisis, están divididos en dos partes. Primero se presentan todos los modelos que se probaron para la estimación de la biomasa de cada componente para los árboles individuales y segundo, se presentan los análisis a nivel de parcela o rodal.

4.1 Clasificación de la especie según el modelo arquitectónico

Con las observaciones hechas en campo para cada individuo sobre la disposición de los ejes y con base en las descripciones botánicas, dendrológicas y arquitecturales que se reportan en la literatura, se determinó el modelo arquitectónico al que pertenece cada una de las especies (Figura 11.). La descripción de los ejes se basó en características morfológicas que están relacionadas con la diferenciación del eje: orientación y tipo de crecimiento, tipo de ramificación, filotaxia, simetría y crecimiento secundario (Barthélémy et ál. 1989). La clasificación se hizo bajo la metodología desarrollada por Hallé (1970).



Fuente: estudio.

Figura 11. Clasificación arquitectural para las tres especies del estudio.

Por imposibilidad de contar con individuos de otras especies que representaran más grupos arquitectónicos, el análisis sobre la influencia del grupo arquitectónico en la biomasa de las especies no resulta posible más que de una manera general e introductoria, como se mostrará en las siguientes secciones.

Los modelos de D'Aubreville (*B. quinata*) y Prévost (*C. alliadora*) son bastante próximos y representan estructuras arquitectónicas similares, y por lo tanto, acumulaciones de biomasa y proporciones entre componentes similares. No obstante, en el caso de *C. alliadora*, (aunque no se reporta en la literatura), se presenta una plasticidad fenotípica, en el sentido mencionado por Jenik (1978), de manera que en sus etapas tempranas de desarrollo la especie pertenece al modelo de Fagerling. En Costa Rica, en la etapa adulta, puede confundirse con el modelo de Kwan Koriba, especialmente por ramificación debida al ataque de plagas. Este cambio fenotípico se detectó una vez escogida la especie y realizada la tala de árboles, por lo cual, dado el mínimo margen de maniobra del presente estudio, no fue posible cambiar de especie y en este caso, el análisis de la importancia de los modelos arquitecturales se dificulta aún más en el marco del presente estudio.

Otro comportamiento similar en cuando a los diferentes modelos arquitectónicos que se presentan durante el desarrollo de un árbol, fue reportado por Echeverry y Henricus (2001), quienes estudiaron los modelos arquitectónicos para tres especies de *Acacia*, encontrando que el patrón de crecimiento corresponde a combinaciones de modelos arquitectónicos y que los ejes mixtos plagiótropos son reemplazados por ejes ortótopos.

Dado lo anterior, la agrupación de especies en modelos arquitectónicos como elemento para la determinación de biomasa resulta compleja y difícil, dado por una parte que se requiere un buen conocimiento botánico y de las estrategias de crecimiento de las especies y por otra parte que una misma especie puede cambiar de modelo arquitectónico a lo largo de su vida bien sea por plagas, factores genéticos o de manejo.

Por otra parte, el análisis de la influencia del grupo arquitectónico en la acumulación de biomasa se realizó mayoritariamente con parcelas en plantaciones densas, en las cuales la expresión de la arquitectura de los árboles resultó bastante limitada por efectos de la ocupación del rodal. Es posible que la noción de grupo arquitectural resulte más efectiva y funcional en el caso de sistemas productivos diferentes a las plantaciones densas, tales como potreros arbolados, cercas vivas y otros sistemas agroforestales, donde los árboles tienen

usualmente un mayor espacio para crecer y una mayor posibilidad de desarrollo libre de copas. En este tipo de sistemas, así como en el caso de otro tipo de plantas tales como palmas, arbustos y bambúes, los grupos arquitecturales podrían ser una noción útil para las estimaciones de biomasa.

En cuanto a la dificultad de clasificar especies en grupos arquitecturales, es importante recordar que esta clasificación solo es necesario realizarla una vez por especie (excepto en casos excepcionales en que, en determinadas circunstancias, los individuos de una especie crecen de manera diferente y cambian de grupo arquitectural). En caso de resultar una noción valiosa para la estimación de biomasa en otros sistemas de producción forestal diferentes a las plantaciones puras, la determinación de los grupos arquitectónicos a los que pertenecen determinadas especies de interés podrá ser realizada por personal especializado.

4.2 Biomasa aérea para árboles individuales y factores de expansión de biomasa - FEB

Además de la cuantificación de biomasa aérea seca utilizada en la construcción de modelos para predecir la biomasa aérea de los diferentes componentes del árbol, se calculó el factor de expansión de biomasa (FEB), el cual permite un cálculo sencillo de la biomasa de ramas y follaje en función de la biomasa del fuste (Cuadros 4 – 6). Este factor permitirá estimar la biomasa total arriba del suelo al ser multiplicado por la biomasa del fuste.

El FEB más alto se obtuvo para *T. oblonga* con 1,53; seguido por *B. quinata* con 1,30 y 1,26 para *C. alliodora*. Estos valores se encuentran entre el rango establecido en el estudio de Brown y Lugo (1984), así como dentro de los valores recomendados por el IPCC (2004) para plantaciones forestales tropicales. Los resultados explican que por cada tonelada de biomasa de fuste, se tiene una biomasa aérea total de 1,53 toneladas, correspondiendo 0,53 t a ramas y follaje para el caso de *T. oblonga*; 0,30 para *B. quinata* y 0,26 para *C. alliodora*.

La razón por la que los valores más altos del FEB se presenten en *T. oblonga* se debe a la presencia de ramas de mayor tamaño en relación con el fuste que en el caso de las otras dos especies.

Cuadro 4. Datos utilizados para la construcción de modelos de predicción de biomasa seca aérea de Bombacopsis quinata por componente de árbol

No. Árbol	dap (m)	ht (m)	dc (m)	hr (m)	pc (m)	bra (t)	bfu (t)	bfo (t)	bat (t)	FEB
1	0,21	17,3	5,3	5,2	6,95	0,0173	0,1648	0,0032	0,1853	1,12
2	0,35	15,2	5,7	7,98	10,47	0,1361	0,2633	0,0047	0,4040	1,53
3	0,33	16,0	4,7	9,6	3,2	0,1009	0,2287	0,0054	0,3350	1,46
4	0,29	17,3	5,1	9,8	8,9	0,0969	0,2647	0,0041	0,3657	1,38
5	0,30	15,0	5,8	5,9	7,25	0,0511	0,3899	0,0056	0,4466	1,15
6	0,24	15,1	5,1	5,5	4,81	0,0273	0,2174	0,0034	0,2481	1,14
7	0,22	15,3	5,3	5,3	7,1	0,0238	0,1182	0,0010	0,1430	1,21
8	0,33	19,3	5,9	10,55	12,05	0,0702	0,4020	0,0057	0,4779	1,19
9	0,27	19,5	5,5	5,65	11,23	0,0356	0,2065	0,0031	0,2452	1,19
10	0,25	17,1	5,8	10,2	10,45	0,0499	0,2051	0,0041	0,2591	1,26
11	0,33	15,9	4,9	10,75	11,3	0,1629	0,3184	0,0062	0,4875	1,53
12	0,38	11,4	5,2	9,9	9,13	0,1311	0,2006	0,0071	0,3389	1,69
13	0,35	19,1	5,8	9,2	14	0,0761	0,7429	0,0062	0,8251	1,11
14	0,29	16,1	7,1	9,5	8,56	0,0806	0,2864	0,0032	0,3701	1,29

dap= diámetro a la altura del pecho; ht= altura total; dc= diámetro de copa; hr= altura ramas; pc= profundidad de copa; bra= biomasa de ramas; bfu= biomasa del fuste; bfo= biomasa del follaje; bat= biomasa total y FEB= factor de expansión de biomasa

Cuadro 5. Datos utilizados para la construcción de modelos de predicción de biomasa seca aérea de Cordia alliodora por componente de árbol

No. Árbol	dap (m)	ht (m)	dc (m)	hr (m)	pc (m)	bra (t)	bfu (t)	bfo (t)	bat (t)	FEB
1	0,28	20,9	12,2	6,3	10,2	0,0491	0,3325	0,0180	0,3996	1,20
2	0,28	12,4	15,1	5,2	8,6	0,0459	0,2424	0,0163	0,3046	1,26
3	0,25	19,9	12,3	7,3	10,0	0,0330	0,3323	0,0228	0,3881	1,17
4	0,25	16,9	11,2	10	8,9	0,0391	0,2239	0,0273	0,2903	1,30
5	0,22	11,7	10,7	7	6,5	0,0297	0,1519	0,0118	0,1934	1,27
6	0,31	18,5	16,3	8	9,0	0,0514	0,3720	0,0128	0,4363	1,17
7	0,24	18,5	14	8,3	13,0	0,0356	0,2200	0,0079	0,2634	1,20
8	0,31	13,6	13,2	3	10,9	0,0669	0,3423	0,0124	0,4216	1,23
9	0,25	16,9	12,1	8	8,6	0,0991	0,2489	0,0140	0,3620	1,45
10	0,22	15,8	12,2	5,2	9,1	0,0406	0,2058	0,0078	0,2541	1,24
11	0,24	17,6	13,7	5,4	7,5	0,0385	0,1942	0,0084	0,2411	1,24
12	0,24	13,7	13,8	5,2	9,1	0,0507	0,1629	0,0048	0,2184	1,34
13	0,31	20,8	15,5	7,9	9,7	0,0918	0,4556	0,0143	0,5617	1,23
14	0,23	12,6	14,7	6,9	5,2	0,0192	0,1626	0,0112	0,1929	1,19
15	0,24	16,4	14,9	9,3	6,0	0,0295	0,2025	0,0159	0,2479	1,22
16	0,29	14,2	16,4	6,3	6,1	0,0873	0,3307	0,0253	0,4432	1,34
17	0,29	12,6	15,8	6,9	5,2	0,0696	0,1911	0,0141	0,2748	1,44
18	0,22	15,1	14,7	5,9	8,3	0,0152	0,1174	0,0072	0,1397	1,19
19	0,22	13,6	13,5	6,4	7,8	0,0341	0,1339	0,0121	0,1802	1,35

dap= diámetro a la altura del pecho; ht= altura total; dc= diámetro de copa; hr= altura ramas; pc= profundidad de copa; bra= biomasa de ramas; bfu= biomasa del fuste; bfo= biomasa del follaje; bat= biomasa total y FEB= factor de expansión de biomasa

Cuadro 6. Datos utilizados para la construcción de modelos de predicción de biomasa seca aérea de Terminalia oblonga por componente de árbol

No. Árbol	dap (m)	ht (m)	dc (m)	hr (m)	pc (m)	bra (t)	bfu (t)	bfo (t)	bat (t)	FEB
1	0,20	13,9	16,1	4,5	6,0	0,0804	0,1635	0,0081	0,2520	1,54
2	0,22	13,9	11,1	5,2	6,7	0,1285	0,2249	0,0090	0,3625	1,61
3	0,12	10,8	89,0	3,9	4,1	0,0076	0,0451	0,0019	0,0546	1,21
4	0,20	13,5	9,6	5,2	4,9	0,1121	0,1863	0,0138	0,3122	1,68
5	0,19	13,5	5,3	5,9	4,9	0,1058	0,1619	0,0034	0,2710	1,67
6	0,21	13,8	9,0	4,0	7,2	0,3088	0,1905	0,0087	0,5080	2,67
7	0,20	14,9	9,1	5,8	7,1	0,2350	0,1906	0,0110	0,4366	2,29
8	0,20	14,2	7,1	4,3	9,6	0,0686	0,1568	0,0125	0,2380	1,52
9	0,22	16,1	16,7	6,3	8,0	0,1292	0,2357	0,0132	0,3781	1,60
10	0,26	19,8	11,2	6,8	12,2	0,0918	0,4010	0,0151	0,5079	1,27
11	0,17	13,6	7,7	4,9	5,6	0,0293	0,1517	0,0071	0,1881	1,24
12	0,26	16,1	12,3	6,3	8,5	0,1967	0,3504	0,0148	0,5619	1,60
13	0,23	19,2	10,3	7,2	13,6	0,1336	0,3780	0,0129	0,5244	1,39
14	0,16	13,7	7,4	4,2	8,8	0,0283	0,1190	0,0108	0,1581	1,33
15	0,24	20,0	5,9	6,4	4,1	0,0295	0,3708	0,0081	0,4084	1,10
16	0,24	17,9	8,4	10,2	10,3	0,0863	0,3182	0,0128	0,4173	1,31
17	0,18	12,4	7,2	6,3	7,8	0,0403	0,1455	0,0101	0,1960	1,35
18	0,17	12,0	6,7	5,6	7,9	0,0557	0,0987	0,0126	0,1670	1,69
19	0,19	15,2	6,4	6,7	7,3	0,0367	0,1418	0,0108	0,1893	1,33
20	0,17	18,1	7,5	11,8	12,2	0,0192	0,1961	0,0061	0,2214	1,13

dap= diámetro a la altura del pecho; ht= altura total; dc= diámetro de copa; hr= altura ramas; pc= profundidad de copa; bra= biomasa de ramas; bfu= biomasa del fuste; bfo= biomasa del follaje; bat= biomasa total y FEB= factor de expansión de biomasa

4.2.1 Biomasa de fuste

Se ajustaron primero tres modelos para el volumen total del fuste, para luego calcular la biomasa de fuste utilizando la densidad básica de la madera reportada por otros investigadores:

$$vtcc = a + b * dap^2 * ht \quad (1)$$

$$vtcc = a + b * dap^2 \quad (2)$$

$$vtcc = a * dap^b \quad (3)$$

donde:

$vtcc$ = volumen total con corteza

dap = diámetro a la altura del pecho

ht = altura total

El tercer modelo se calculó en forma linealizada mediante logaritmos, de manera que pudiera ser comparado con los otros dos en función del r^2 .

De los tres modelos ensayados (Cuadro 7), se eligió para cada especie el de mejor r^2 para luego calcular con este modelo el volumen. El resultado se multiplicó por la densidad básica de la madera y así obtuvo la biomasa del fuste. La densidad básica utilizada fue 0,43 para *B. quinata*, 0,53 para *C. alliodora* (Reyes et ál. 1992) y 0,75 para *T. oblonga* (Gutiérrez et ál. S.f.).

Cuadro 7. Estadísticos de ajuste de los distintos modelos para el cálculo del volumen total con corteza en las tres especies evaluadas

Modelo	<i>Bombacopsis quinata</i>		<i>Cordia alliodora</i>		<i>Terminalia oblonga</i>	
	r^2	CME	r^2	CME	r^2	CME
vtcc=a+b*dap ² *ht (1)	0,54	0,06	0,87	0,0042	0,96	0,00067
vtcc=a+b*dap ² (2)	0,21	0,11	0,63	0,0100	0,83	0,0031
vtcc=a+dap ^b (3)	0,39	0,13	0,70	0,0400	0,90	0,0300

vtcc= volumen total con corteza; r^2 = coeficiente de determinación lineal; CME= cuadrado medio del error; dap= diámetro a la altura de pecho en cm; ht= altura total del árbol en m. El modelo con el mejor ajuste aparece sombreado.

Para las tres especies el modelo (1) fue el que mostró mejor ajuste a la relación entre el volumen total con corteza y las variables dap y altura total (Cuadros 8 – 10). Este modelo es quizás el más ampliamente utilizado en el sector forestal para calcular el volumen de fustes a partir de variables de fácil medición. Algunas de las especies en que se ha utilizado este modelo son *Alnus acuminata* (Lema y Parra 1995), *Tectona grandis* (CFN 1997), *Alnus jorullensis* (Del Valle y González 1987), *Pinus oocarpa* (CIFAP 1989), *Pinus occidentalis* (Díaz y Ramón 1991), *Swietenia macrophylla* (Alder 1998). La gran preferencia por este modelo para el cálculo de volúmenes de fustes en plantaciones obedece a que representa una forma entre cono y cilindro, adecuada para la mayoría de especies forestales que crecen en plantaciones densas.

Cuadro 8. Resumen de la estadística del Modelo (1) para *Bombacopsis quinata*

Análisis de regresión lineal

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP
vtcc	14	0,54	0,50	0,11

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	EE	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	-0,11	0,22	-0,58	0,37	-0,49	0,6353	
dap ² *ht	0,53	0,14	0,22	0,84	3,74	0,0028	13,97

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0,89	1	0,89	13,97	0,0028
dap ² *ht	0,89	1	0,89	13,97	0,0028
Error	0,76	12	0,06		
Total	1,65	13			

El modelo para calcular el volumen total del fuste para *B. quinata* indica que el 54% de la variación del volumen del fuste es explicado por los valores del dap y de la altura de cada individuo. El modelo es:

$$vtcc = -0,10569 + 0,53372dap^2 * ht$$

Cuadro 9. Resumen de la estadística del Modelo (1) para *Cordia alliodora*

Análisis de regresión lineal

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP
vtcc	19	0,87	0,86	0,01

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	EE	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	0,01	0,05	-0,09	0,10	0,12	0,9081	
dap ² *ht	0,43	0,04	0,34	0,51	10,64	<0,0001	107,91

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0,47	1	0,47	113,14	<0,0001
dap ² *ht	0,47	1	0,47	113,14	<0,0001
Error	0,07	17	4,2E-03		
Total	0,55	18			

Para *C. alliodora*, el r² explica que el 87% de la variación del volumen para ésta especie depende del dap y de la altura. El modelo es:

$$vtcc = 0,00529 + 0,42514dap^2 * ht$$

Cuadro 10. Resumen de la estadística del Modelo (1) para Terminalia oblonga

Análisis de regresión lineal

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP
vtcc	20	0,96	0,96	9,0E-04

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	EE	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	0,01	0,01	-0,02	0,04	0,67	0,5128	
dap ² *ht	0,42	0,02	0,38	0,46	22,18	<0,0001	467,22

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0,33	1	0,33	492,07	<0,0001
dap ² *ht	0,33	1	0,33	492,07	<0,0001
Error	0,01	18	6,7E-04		
Total	0,34	19			

En el modelo seleccionado, el resultado para *T. oblonga* indica que el 96% de la variación del volumen total es explicado por el dap y la altura. El mejor ajuste que presentó esta especie se debió probablemente a la mayor homogeneidad de las plantaciones de esta especie en relación con las de las demás especies estudiadas. El modelo de volumen resultante para *T. oblonga* es:

$$vtcc = 0,00907 + 0,41669dap^2 * ht$$

4.2.2 Biomasa de ramas

Para calcular la biomasa de ramas se probaron modelos lineales y no lineales para cada una de las especies. Los siete modelos probados fueron:

$$bra = a * dap^b \quad (4)$$

$$bra = a + dap + dc^2 * pc \quad (5)$$

$$bra = a + dc^2 * pc \quad (6)$$

$$bra = a + b * dap \quad (7)$$

$$bra = a + b * dap^2 \quad (8)$$

$$bra = a * dap^b * ht^c \quad (9)$$

$$bra = a * dap^b + c * dc^d * pc \quad (10)$$

donde:

bra = biomasa de las ramas

dap = diámetro a la altura del pecho

ht = altura total

dc = diámetro de copa

pc = profundidad de copa

Con cada uno de estos modelos (lineales y no lineales) se corrieron los datos de cada especie obteniendo así los valores de los coeficientes para la aplicación de los modelos. Como criterio de selección de estos modelos se tomó el de mayor correlación entre los valores predichos y observados mediante el coeficiente de correlación de Pearson para cada una de las especies.

En el caso de *B. quinata* y *C. alliodora*, los modelos escogidos incluyen variables relacionadas con el tamaño de copa (*dc* y *pc*) y ambas variables tienen coeficientes negativos. En ambos casos, a mayor diámetro, menor biomasa de ramas, lo cual podría deberse al efecto de la ocupación del rodal, posiblemente debido a que los árboles de mayor tamaño están ubicados en rodales con mayor densidad, disminuyendo por lo tanto su tamaño de copa. En el caso de *T. oblonga*, el coeficiente negativo de la variable *ht* indica que los árboles con mayor altura tienen menor biomasa de ramas, probablemente porque como indican Justiniano et ál. (2002), la especie desarrolla copas estrechas cuando no es un árbol adulto y porque en rodales densos se favorece la recesión de las copas, lo que se presentó en el caso de las parcelas evaluadas en este estudio que se encontraba en rodales sin raleos y en los que los árboles no pudieron desarrollarse libremente.

El modelo para la biomasa de las ramas con la mejor correlación tanto para *B. quinata* como para *C. alliodora* fue el (5) con un r^2 de 0,69 y 0,47 respectivamente y en el cual las variables de *dap*, *dc* y *pc* explicaron la variabilidad de la biomasa de las ramas, mientras que para *T. oblonga* el modelo de mejor correlación fue el (9) con un r^2 de 0,72 donde el *dap* y la altura son las variables más explicativas de la biomasa de ramas (Cuadro 11).

Cuadro 11. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo de biomasa de ramas en las tres especies del estudio

Modelo		<i>B. quinata</i>	<i>C. alliodora</i>	<i>T. oblonga</i>
bra=a*dap ^b	(4)	0,79145	0,6516	0,3834
bra=a+dap+dc ² *pc	(5)	0,81876	0,6776	0,4140
bra=a+b*dc ² *pc	(6)	0,11663	0,2233	0,2483
bra=a+b*dap	(7)	0,80777	0,6620	0,4134
bra=a+b*dap ²	(8)	0,80057	0,6551	0,3775
bra=a*dap ^b *ht ^c	(9)	0,79540	0,6518	0,6161
bra=a*dap ^b +c*dc ^d *pc ^e	(10)	0,70812	0,5098	0,1078

bra= biomasa ramas; dap= diámetro a la altura de pecho en m; ht= altura total del árbol en m; dc =diámetro de copa; pc =profundidad de copa. El modelo de mejor ajuste aparece sombreado

Para *B. quinata*, el modelo para calcular la biomasa de las ramas resultante es:

$$bra = -129,65106 + 750,19592dap - 0,05865dc^2 * pc$$

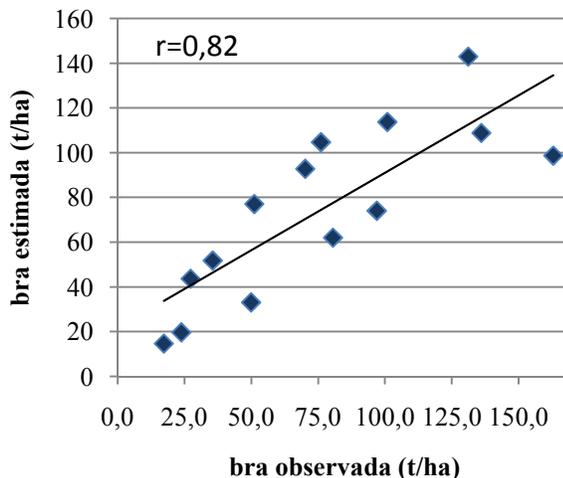


Figura 12. Biomasa de ramas observada vs biomasa de ramas estimada con el modelo de mejor ajustes para *Bombacopsis quinata*.

Para *C. alliodora* el mejor modelo resultante fue:

$$bra = -79,90371 + 552,76054dap - 0,00853dc^2 * pc$$

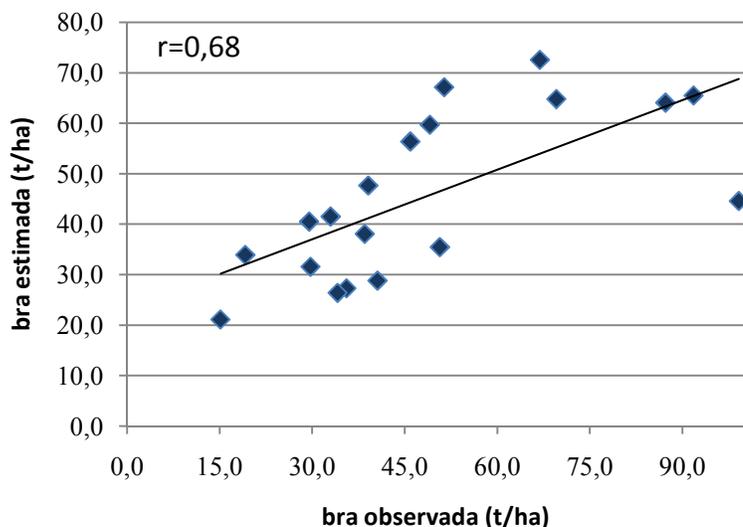


Figura 13. Biomasa de ramas observada vs biomasa estimada con el modelo de mejor ajuste para *Cordia alliodora*

Es probable que el modelo arquitectural tenga alguna influencia en la acumulación y distribución de biomasa, pues el modelo que resulta mejor para predecir la biomasa de ramas en el caso de *B. quinata* y *C. alliodora*, es diferente al seleccionado para *T. oblonga*, incluso a pesar de que en la población de *B. quinata* muestreada se presenta una mayor variabilidad que en las otras dos especies, debido a la presencia de árboles de cercas vivas en la muestra empleada. El modelo para *T. oblonga* queda de la siguiente forma:

$$bra = 2,50562 * dap^{5,96219} * ht^{-3,72081}$$

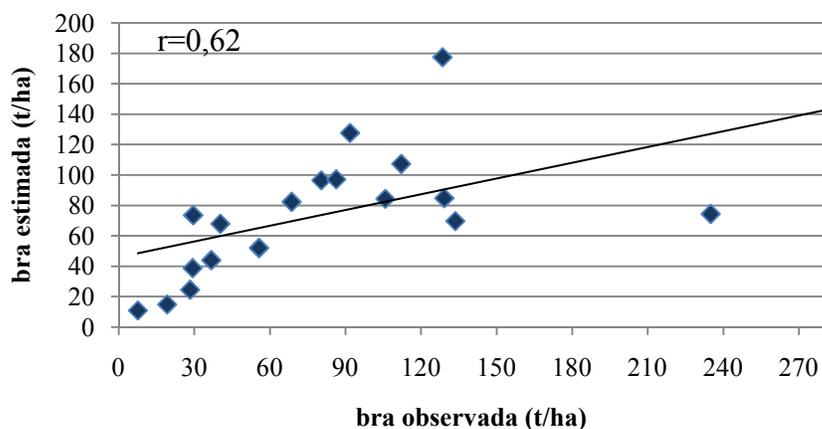


Figura 14. Biomasa de ramas observada vs biomasa de ramas estimada con el modelo de mejor ajuste para *Terminalia oblonga*.

En el caso de *B. quinata* y *C. alliodora*, los modelos escogidos incluyen variables relacionadas con el tamaño de copa (dc y pc) y ambas variables tienen coeficientes negativos. En ambos casos, a mayor diámetro, menor biomasa de ramas, lo cual se debe a que en los árboles la proporción entre las ramas y el fuste disminuye con la edad y también posiblemente al efecto de la ocupación del rodal, debido a que los árboles de mayor tamaño están ubicados en rodales con mayor densidad. En el caso de la *T. oblonga*, el coeficiente negativo de la variable ht indica que árboles con mayor altura tienen menor biomasa de ramas, probablemente por la propia dinámica de la especie, caracterizada por copas estrechas en individuos jóvenes (Justiniano et ál. 2002).

4.2.2.1 Profundidad y diámetro de copa

En los resultados de los modelos para la estimación de biomasa de las ramas se observa que las variables de diámetro de copa y profundidad de copa para las especies *B. quinata* y *C. alliodora* mejoraron la correlación con la biomasa con respecto a la sola utilización del diámetro o la altura. Por esto resultó importante generar modelos que pudieran ser utilizados para estimar la profundidad y el diámetro de la copa y así tener los valores completos para la aplicación de los modelos de biomasa de ramas. Los modelos probados fueron:

$$pc = a + b * dap^2 * ht \quad (11)$$

$$pc = a + b * ht \quad (12)$$

$$pc = a * ht^b \quad (13)$$

$$pc = a + b * dap^2 \quad (14)$$

$$pc = a * dap^b \quad (15)$$

$$pc = a * dap^b * ht^c \quad (16)$$

donde:

pc = profundidad de copa

dap = diámetro a la altura del pecho

ht = altura total

En relación con la profundidad de copa, los modelos que mejor correlacionaron (Cuadro 12) fueron el (16) para *B. quinata* y *T. oblonga*, en los cuales las variables que mejor

correlacionan con el diámetro y la altura total. Entre tanto, el modelo (12) presentó la correlación más alta para *C. alliodora*, para la cual la altura total es la variable que mejor correlaciona al estimar la profundidad de la copa.

Cuadro 12. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo de la profundidad de copa de árboles individuales en las tres especies del estudio

Modelo		<i>Bombacopsis quinata</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
pc=a+b*dap ² *ht	(11)	0,5722	0,4158	0,4405
pc=a+b*ht	(12)	0,4628	0,5657	0,5740
pc=a*ht ^b	(13)	0,4788	0,5649	0,5724
pc=a+b*dap ²	(14)	0,3674	0,1883	0,3518
pc=a*dap ^b	(15)	0,3771	0,1910	0,3494
pc=a*dap ^b *ht ^c	(16)	0,6538	0,5090	0,5844

pc= profundidad de copa; dap= diámetro a la altura de pecho en m; ht= altura total del árbol en m. Modelos de mejor ajuste sombreados

Los modelos para estimar la profundidad de copa para *B. quinata*, *C. alliodora* y *T. oblonga* respectivamente son:

$$pc = 0,66902 * dap^{0,90461} * ht^{1,32272}$$

$$pc = 2,23194 + 0,38779 * ht$$

$$pc = 0,12440 * dap^{-0,31575} * ht^{1,33745}$$

Una hipótesis que podría explicar la diferencia entre *C. alliodora* y *B. quinata* en cuanto a profundidad de copa puede ser la auto-poda que presenta la primera. En el caso de *T. oblonga*, el coeficiente del dap resultó negativo, lo que se traduce en que los árboles de mayor diámetro tienen menor profundidad de copa. Nuevamente, esta relación es posiblemente debida al hecho de que los árboles no adultos de esta especie tienden a tener copas pequeñas (Justiniano et ál. 2002). En el caso de *B. quinata*, se confirmó la tendencia general a aumentar el tamaño de la copa en proporción directa con el dap de los árboles.

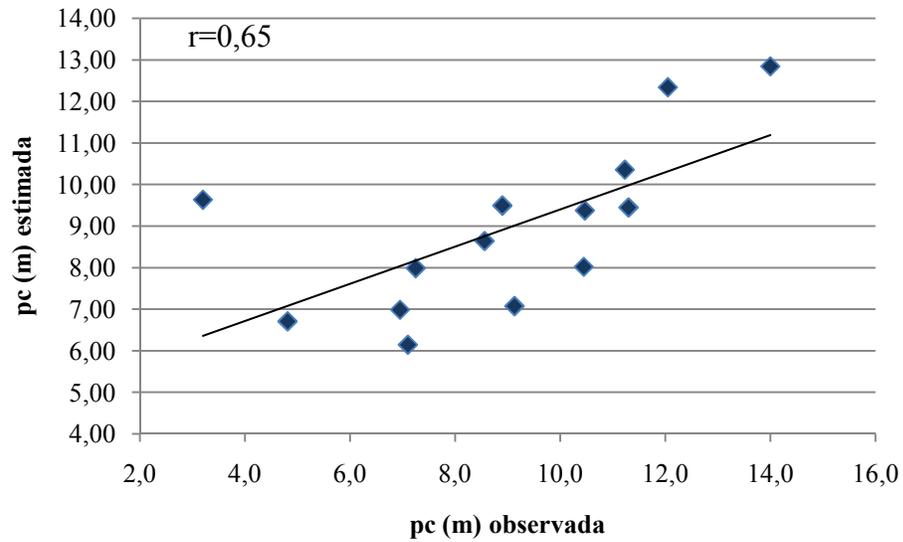


Figura 15. Profundidad de copa observada vs profundidad de copa estimada con el modelo de mejor ajuste para Bombacopsis quinata.

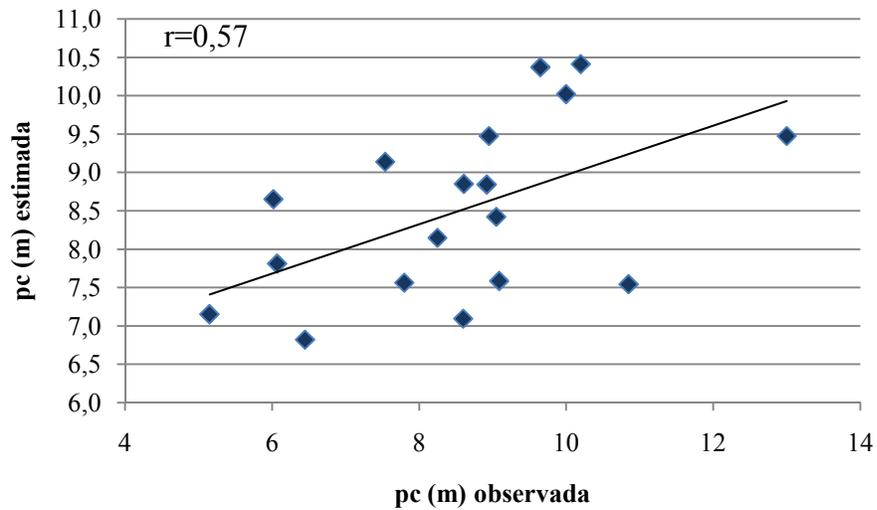


Figura 16. Profundidad de copa observada vs profundidad de copa estimada con el modelo de mejor ajuste para Cordia alliodora.

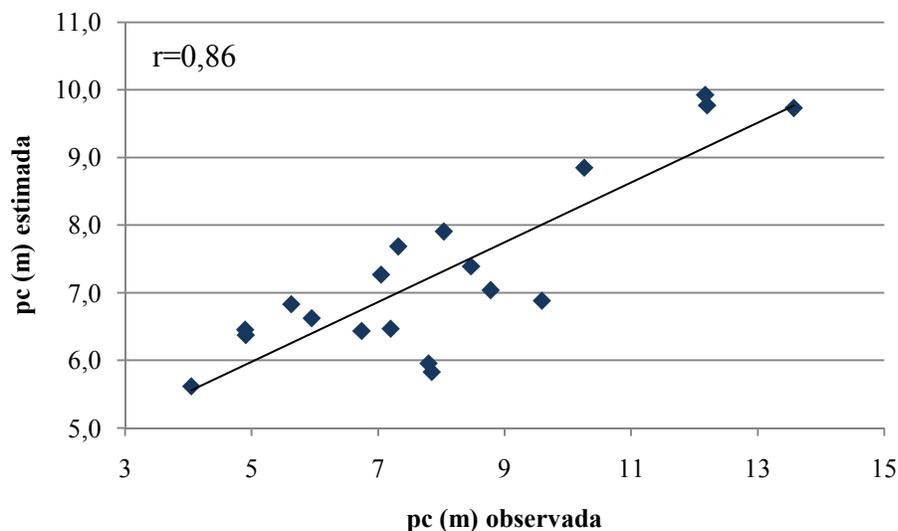


Figura 17. Profundidad de copa observada vs profundidad de copa estimada con el modelo de mejor ajuste para *Terminalia oblonga*.

En el marco de este estudio, la profundidad de copa presentó una alta variabilidad en las tres especies, y los modelos de cálculo de diámetro de copa en función del dap y la ht resultaron en valores de correlación muy bajos, lo que indica que las variables dap y altura total no son los mejores estimadores del diámetro de la copa. Los valores de las correlaciones (Cuadro 13) para el caso de *T. oblonga* confirman que el modelo de mejor ajuste para el cálculo de la biomasa de las ramas sigue siendo el que incluye las variables dap y altura total. Basados en estos resultados, no se tuvieron en cuenta los modelos para estimación de diámetro de copa.

Los estudios han establecido un rango natural de razones de diámetro de copa/dap para muchas especies: *Eucalyptus robusta*, de 17 a 19; *Eucalyptus grandis*, de 17 a 26 (la parte inferior del rango para árboles grandes con 60 cm dap); *Eucalyptus saligna*, de 18 a 26; *Swietenia macrophylla*, de 18 a 21; *Gmelina arborea*, de 18 a 32; *Tectona grandis*, de 22 a 30; y *Maesopsis eminii* (muy exigente de luz), de 36 a 39 (Wadsworth 2000).

Es probable que la mala correlación del diámetro de copa con otras variables dasométricas en el estudio haya sido debido a diferentes factores tales como el historial de podas en el caso de *B. quinata*, a la autopoda y a las copas pequeñas que desarrollan *C. alliodora* y *T. oblonga*. En el caso de estas dos últimas especies, un mayor dap o una mayor altura total no se traducen por lo tanto en un mayor diámetro de copa, como sí ocurre con

muchas otras especies. Las diferentes especies forestales tienden a desarrollar un tamaño de copa propio, afectado eventualmente por el manejo y la ocupación del rodal. En el caso de las ramas de un árbol en una plantación, éstas representan más el historial de manejo de la misma, que el desarrollo propio del árbol, en especial cuando se realizan podas y/o raleos en el rodal.

Cuadro 13. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo del diámetro de copa de árboles individuales en las tres especies del estudio

Modelo	<i>Bombacopsis quinata</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
dc=a+b*dap ² *ht (11)	0,0898	0,3055	-0,2786
dc=a+b*ht (12)	0,2124	0,0822	-0,1088
dc=a*ht ^b (13)	0,1986	0,0675	0,1253
dc=a+b*dap ² (14)	0,0860	0,4827	-0,3615
dc=a*dap ^b (15)	0,0055	0,4766	-0,1327
dc=a*dap ^b *ht ^c (16)	0,2225	0,5090	-0,1303

dc= diámetro de copa; dap= diámetro a la altura de pecho en m; ht= altura total del árbol en m. Modelo de mejor ajuste sombreado

4.2.3 Factor de expansión de biomasa – FEB

Para encontrar las variables que mejor correlacionen con el FEB, se ajustaron cuatro modelos:

$$FEB = a + b * dap \quad (17)$$

$$FEB = a + b * ht \quad (18)$$

$$FEB = a + b * dap^2 * ht \quad (19)$$

$$FEB = a * dap^b * ht^c \quad (20)$$

donde:

dap= diámetro a la altura del pecho

ht= altura total

Los resultados de las correlaciones indicaron que para las tres especies, la combinación de las variables dap y altura es la que mejor explica la variación de los valores del FEB (Cuadro 14).

Cuadro 14. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para la estimación del FEB en las tres especies del estudio

Modelo		<i>Bombacopsis quinata</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
FEB=a+b*dap	(17)	0,62917	0,06765	0,12515
FEB=a+b*ht	(18)	0,62844	0,38155	0,31652
FEB=a+b*dap^2*ht	(19)	0,30062	0,24868	0,10222
FEB=a*dap^b*ht^c	(20)	0,79535	0,40823	0,61358

FEB= factor de expansión de biomasa; *dap*= diámetro a la altura de pecho en cm; *ht*= altura total del árbol en m. El modelo con el mejor ajuste aparece sombreado.

El modelo para la estimación del FEB con mejor ajuste para *B. quinata*, *C. alliodora* y *T. oblonga* respectivamente está expresado así:

$$FEB = 3,23983 * dap^{0,45162} * ht^{-0,67457}$$

$$FEB = 1,42985 * dap^{0,07129} * ht^{-0,17944}$$

$$FEB = 5,1237 * dap^{0,78875} * ht^{-0,77469}$$

En el caso de *B. quinata*, se presenta al tiempo una disminución y un aumento del FEB con el aumento del diámetro (Figura 18). Sin embargo, se trata en realidad de dos submuestras de árboles diferentes, pues un grupo de ellos (en este caso los cuatro que presentan un FEB mayor a 1,45), son árboles provenientes de cercos vivos, mientras que el resto son árboles provenientes de plantaciones cerradas, los cuales presentaron una tendencia similar a la de *C. alliodora*, lo cual confirma otra vez la similitud de los modelos arquitectónicos de estas dos especies, al tiempo que los árboles de cercos vivos muestran la importancia de la ocupación en la acumulación de biomasa en los diferentes componentes del árbol.

Para el caso de las alturas, donde en general hay una menor relación entre ocupación y crecimiento que en el caso del diámetro, la relación con el FEB no fue diferente para los árboles de *B. quinata* provenientes de cercas vivas y se presentó una relación inversamente proporcional entre el FEB y la altura para las tres especies (Figura 19). En los tres casos, el valor del coeficiente de regresión *ht* es negativo, lo que implica que a mayor altura, menor factor de expansión de biomasa. En el caso de *B. quinata*, los árboles en cercas vivas son de menor altura y presenta una mayor relación diámetro-altura que los árboles provenientes de plantaciones cerradas y es claro que, por influencia de éstos árboles, la correlación entre el

FEB y ht resulta negativa. En el caso de las otras dos especies, *T. oblonga* y *C. alliodora*, las relativamente pequeñas copas de los árboles adultos generan el mismo comportamiento de los modelos. Lagos y Vanegas (2003) hicieron la relación entre el dap y el FEB para un bosque de la zona sur de Nicaragua, encontrando por su parte una relación inversamente proporcional entre el aumento del diámetro y el FEB. FORDA y JICA (2005) señalan que la proporción raíz tallo decrece con la edad. Este decrecimiento del FEB con el dap y/o con la altura del árbol es de esperarse, dado que con el paso de la edad, los árboles requieren desarrollar una mayor resistencia mecánica en sus fustes, la cual logran tanto mediante mayores proporciones relativas del fuste con respecto a los demás componentes, como mediante un aumento de la densidad y las propiedades mecánicas de la madera. Una vez que cesa el crecimiento primario del árbol (en altura y extensión de ramas), el árbol continúa creciendo en diámetro, con lo cual, por simple relación matemática, disminuye el FEB.

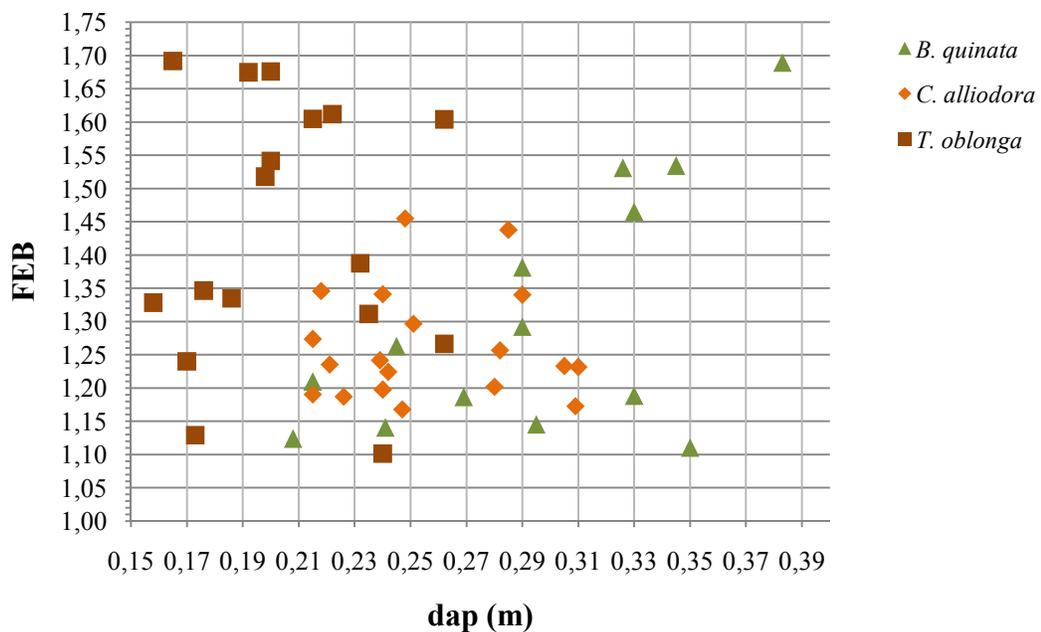


Figura 18. Relación del diámetro a la altura de 1.30 m con el FEB.

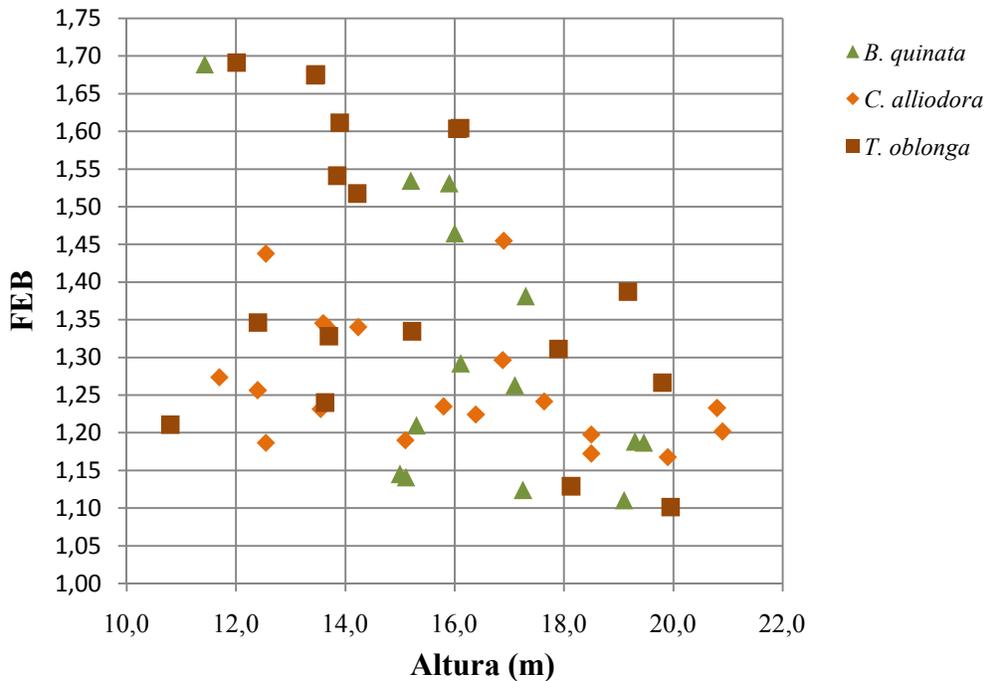


Figura 19. Relación de la altura total con el FEB.

Según Somogyi et ál. (2006), la variación en los FEB depende grandemente de las especies, el sitio, la edad y el manejo; por su parte Fehrmann y Kleinn (2006) indican que se requieren más factores que el diámetro para modelar la biomasa de los árboles, debido al efecto, entre otros, del propio peso del árbol, los vientos, la competencia entre árboles y la estructura del rodal. Por esto, los FEB absolutos (que no consideran diámetros y/o alturas y mucho menos las características del rodal) subestiman o sobreestiman la biomasa en ramas y follaje y aunque el FEB es y útil para las estimaciones de captura de carbono (aunque Somogyi et ál (2006) los cuestionan y demuestran que pueden llevar a errores grandes en estimación), posiblemente serán inadecuados para estimar otros servicios ambientales y para la producción de madera. Dado lo anterior, es preferible utilizar FEB en función de diámetro y/o la altura y de la forma más específica posible, en el contexto en que fueron desarrollados, pues los FEB son dependientes de los sistemas de producción en los que se desarrollan los árboles.

4.2.4 Biomasa de follaje

Debido a que las mediciones se realizaron en época seca y dado que la especie *B. quinata* pierde hojas en este tiempo, no se pudo obtener directamente el peso de su follaje. Sin embargo, se realizó la estimación del peso del follaje utilizando uno de los tres modelos

desarrollados por Pérez (1998). La razón para la selección de este modelo (21) es que tiene una variable de fácil medición en campo y que está incluida en todos los inventarios forestales; además, porque permite hacer estimaciones posteriores sin necesidad de derribar el árbol.

$$phojas = -41,649 + 15,156 * Ln(dap) \quad (21)$$

donde:

phojas= peso de las hojas

dap= diámetro a la altura de 1.30 m

Para calcular la biomasa de follaje de *C. alliodora* y *T. oblonga* se ajustaron cinco modelos donde se relacionaron las variables *dap*, *ht* y biomasa de las ramas. Estos modelos fueron correlacionados bajo la prueba de Pearson y como criterio de selección se tomo la correlación más alta (Cuadro 15):

$$bfo = a * dap^b \quad (22)$$

$$bfo = a + b * bra \quad (23)$$

$$bfo = a + b * bra^2 \quad (24)$$

$$bfo = a * dap^b * ht^c \quad (25)$$

$$bfo = a + b * dap^2 \quad (26)$$

$$bfo = a + dap + dc^2 * pc \quad (27)$$

$$bfo = a + b * dc^2 * pc \quad (28)$$

donde:

bfo = biomasa del follaje

dap = diámetro a la altura de 1.30 m

bra = biomasa de ramas

dc= diámetro de copa

pc= profundidad de copa

ht = altura total

Cuadro 15. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para la estimación de la biomasa del follaje de árboles individuales de *Cordia alliodora* y *Terminalia oblonga*

Modelo		<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
bfo=a*dap^b	(22)	0,3643	0,45379
bfo=a+b*bra	(23)	0,2536	0,18618
bfo=a+b*bra^2	(24)	0,2362	0,05982
bfo=a*dap^b*ht^c	(25)	0,3810	0,46043
bfo=a+b*dap^2	(26)	0,3468	0,52318
bfo=a+dap+dc^2*pc	(27)	0,5509	0,52318
bfo=a+b*dc^2*pc	(28)	0,1962	-0,45876

bfo= biomasa follaje; dap= diámetro a la altura de pecho en m; ht= altura total del árbol en m; bra=biomasa ramas; dc= diámetro de copa; pc= profundidad de copa. Modelo de mejor ajuste sombreado

Las correlaciones de los modelos para la estimación de la biomasa del follaje de *C. alliodora*, indican que las variables que mejor se asocian son el dap, el diámetro de la copa y la profundidad de la copa. Aunque el r^2 (0,32) es bajo, el modelo (27) es el estadísticamente más indicado para ésta especie. El modelo es:

$$bfo = -5,17731 + 115,94481 * dap - 0,00674 * dc^2 * pc$$

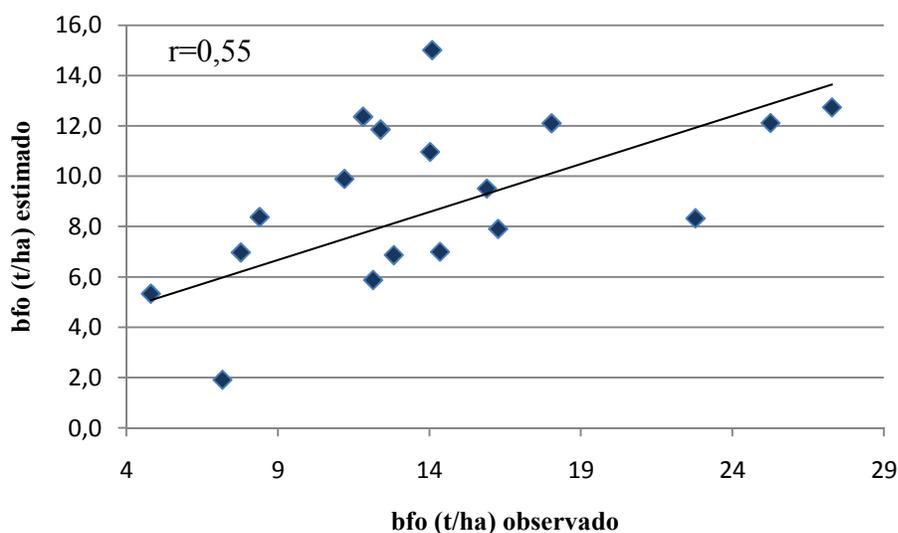


Figura 20. Biomasa de follaje observado vs biomasa del follaje estimado con el modelo de mejor ajuste para *Cordia alliodora*.

La especie *T. oblonga* al igual que *C. alliodora*, correlacionó menor las variables dap, diámetro de copa y profundidad de copa modelo (27), la diferencia está en que cada una de

esta variables están elevadas a un valor específico y no al cuadrado del dap como el caso anterior. El modelo fue:

$$bfo = 2,00750 + 35,86864 * dap + 0,00155 * dc^2 * pc$$

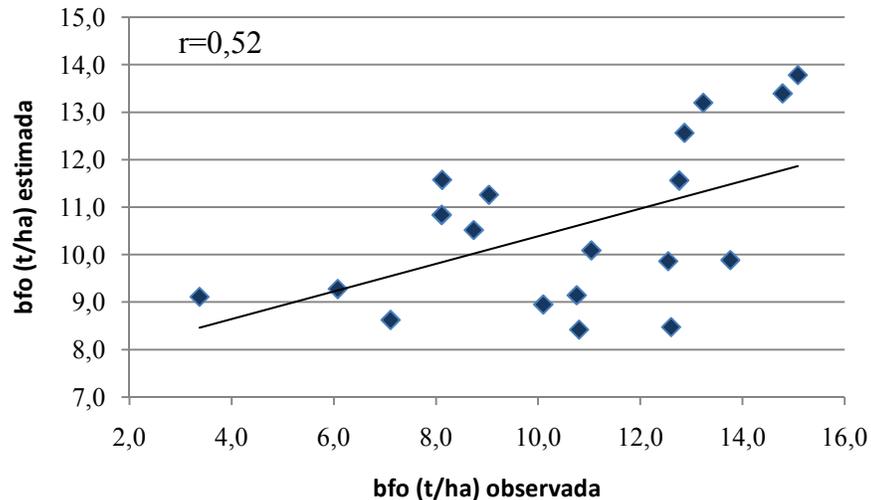


Figura 21. Biomasa del follaje vs biomasa de follaje estimada con el modelo de mejor ajuste para *Terminalia oblonga*.

Estudios como el de Martínez et ál (2007) determinaron que para *Hevea brasiliensis* el promedio del peso de hojas en relación al total del árbol está entre el 2 y 3,8%. Por su parte, Onyekwelu (2004) encontró en Melina (*Gmelina arborea*) en Nigeria que el follaje representaba el 3% de la biomasa total, valores acordes con los encontrados en este estudio. Para el caso específico de *B. quinata* el almacenamiento de carbono en el follaje es aún menor si se tiene en cuenta que es una especie caducifolia en ciclos anuales, perdiendo su follaje durante la época seca más marcada del año, por lo cual el promedio del follaje anual corresponde aproximadamente a la mitad del follaje presente en la época de crecimiento.

En muchos estudios se suele correlacionar la biomasa del follaje únicamente con el dap o el dap y la altura. Por ejemplo, estudios similares a éste determinaron que las estimaciones de biomasa arriba del suelo de cualquier componente del árbol en función de las variables dap y ht son excelentes, tal es el caso del estudio hecho por Watzlawick et ál. (2001) para la especie *Araucaria angustifolia* en Brasil. Pérez (1988), encontró relaciones significativas entre las variables dap, diámetro de copa y volumen del fuste con y la biomasa total arriba del suelo.

Vidal et ál. (2003) utilizaron en las ecuaciones seleccionadas para la estimación únicamente el dap como variable independiente, por ser esta la variable que mejor explicó la variabilidad de la biomasa del follaje y de las ramas, en un estudio realizado para la estimación de la biomasa de la copa para árboles en pie de *Pinus caribaea*. Por su parte, Onyekwelu (2004) encontró que para el caso de *G. arbórea* en Nigeria, las predicciones de biomasa foliar lograron un buen nivel al utilizar solamente el dap y no aumentaron en calidad al incluir la altura total del árbol. Sin embargo, es importante considerar que en ese estudio se utilizaron rodales con alto nivel de ocupación (1.275 a 837 ár/ha para plantaciones entre 5 y 21 años de edad), lo cual pudo implicar un menor desarrollo de copas en relación con el que hubiese ocurrido en plantaciones con menor ocupación. Fuwape et ál (2001) también encontraron que la biomasa del follaje representaba aproximadamente el 3% de la biomasa total en el caso de *Gmelina arbórea*, *Nauclea diderrichii* y *Leucaena leucocephala* en Nigeria.

En este estudio se encontró que tanto el diámetro de copa como la profundidad de copa son significativos y mejoran el comportamiento estadístico de las regresiones. Los estudios de biomasa recientes están fundamentalmente orientados a la estimación de la biomasa total, sin importar mucho el aporte relativo de los componentes, puesto que se busca un indicador para el pago por los servicios ambientales que se pueden obtener de una plantación forestal y que usualmente están directamente correlacionados con la biomasa presente. Sin embargo, estos estudios pueden tener una aplicación limitada si se utilizan sistemas de producción con árboles diferentes a las plantaciones forestales cerradas, tales como los cercos vivos, potreros arbolados o sistemas agroforestales de índole diverso, en los cuales la forma de los árboles y sus relaciones alométricas son diferentes debido al espacio para crecer que tiene cada árbol en este tipo de sistemas.

El hecho de no existir una correlación significativa entre la biomasa de las ramas y la biomasa de follaje para ninguna de las tres especies en este estudio, es un indicador de que no hay una proporcionalidad directa entre estos dos componentes, dado que una mayor biomasa de ramas no implica necesariamente una mayor biomasa del follaje, pues usualmente el follaje en especies como las acá estudiadas (de relativamente rápido crecimiento) ocupa principalmente la parte final de las ramas, donde tiene un mejor acceso a la luz solar directa. Por otra parte, el aumento de tamaño de las ramas no está siempre acompañado por un

aumento del follaje sino usualmente con un aumento en la longitud de las mismas o con la aparición de ramificaciones menores.

Otro factor que afecta la biomasa de las ramas está relacionado con la Teoría de la Autonomía de las Ramas, que sostiene que los flujos de carbohidratos de una rama son en gran medida independientes de las características del árbol al cual pertenece mientras que la luz sea el principal factor limitante del crecimiento (Sprugel 2002). Los estudios de Sprugel y otros estudios (Henriksson 2001, Lacoite et ál. 2004) muestran también que la teoría es un poco más compleja, pues el mismo nivel de sombra parcial recibido por una rama puede producir diferentes resultados de crecimiento dependiendo de si el nivel de sombra es recibido por todas las ramas o solo por una (crecerá menos si la sombra es exclusiva), indicando que el árbol direcciona sus flujos energéticos hacia direcciones favorables. Todo esto implica una mayor dificultad para correlacionar la biomasa de las ramas con la biomasa de los fustes.

4.2.5 Biomasa aérea total

Se presentan los valores observados de los diferentes componentes para los árboles de las tres especies medidos en el estudio (Cuadros 16 – 18).

Cuadro 16. Distribución de pesos observados por componentes y porcentaje en relación al total para Bombacopsis quinata (los pesos y porcentajes de follaje son estimados)

Árbol	Peso (t)						
	Follaje	%	Ramas	%	Fuste	%	Total
1	0,003	0,79	0,017	4,28	0,383	94,93	0,404
2	0,005	0,62	0,136	18,07	0,612	81,31	0,753
3	0,005	0,85	0,101	15,81	0,532	83,34	0,638
4	0,004	0,57	0,097	13,53	0,616	85,91	0,717
5	0,006	0,58	0,051	5,31	0,907	94,11	0,963
6	0,003	0,63	0,027	5,09	0,506	94,28	0,536
7	0,001	0,33	0,024	7,95	0,275	91,72	0,300
8	0,006	0,56	0,070	6,94	0,935	92,50	1,011
9	0,003	0,59	0,036	6,85	0,480	92,56	0,519
10	0,004	0,77	0,050	9,40	0,477	89,83	0,531
11	0,006	0,68	0,163	17,91	0,740	81,40	0,910
12	0,007	1,18	0,131	21,68	0,467	77,14	0,605
13	0,006	0,34	0,076	4,20	1,728	95,46	1,810
14	0,003	0,42	0,081	10,74	0,666	88,83	0,750

Cuadro 17. Distribución de pesos observados por componentes y porcentaje en relación al total para *Cordia alliodora*

Árbol	Peso (t)						
	Follaje	%	Ramas	%	Fuste	%	Total
1	0,018	2,60	0,049	7,07	0,627	90,34	0,694
2	0,016	3,13	0,046	8,84	0,457	88,03	0,520
3	0,023	3,34	0,033	4,83	0,627	91,83	0,683
4	0,027	5,58	0,039	8,00	0,422	86,42	0,489
5	0,012	3,60	0,030	9,07	0,287	87,33	0,328
6	0,013	1,67	0,051	6,71	0,702	91,62	0,766
7	0,008	1,72	0,036	7,76	0,415	90,52	0,458
8	0,012	1,71	0,067	9,23	0,646	89,07	0,725
9	0,014	2,41	0,099	17,01	0,470	80,58	0,583
10	0,008	1,78	0,041	9,30	0,388	88,92	0,437
11	0,008	2,03	0,039	9,32	0,366	88,65	0,413
12	0,005	1,32	0,051	13,98	0,307	84,70	0,363
13	0,014	1,49	0,092	9,51	0,860	89,01	0,966
14	0,011	3,32	0,019	5,69	0,307	90,99	0,337
15	0,016	3,72	0,030	6,91	0,382	89,38	0,428
16	0,025	3,43	0,087	11,85	0,624	84,73	0,737
17	0,014	3,17	0,070	15,66	0,361	81,17	0,444
18	0,007	2,94	0,015	6,21	0,221	90,84	0,244
19	0,012	4,06	0,034	11,42	0,253	84,52	0,299

Cuadro 18. Distribución de pesos observados por componente y porcentaje en relación al total para *Terminalia oblonga*

Árbol	Peso (t)						
	Follaje	%	Ramas	%	Fuste	%	Total
1	0,008	2,65	0,080	26,23	0,218	71,12	0,306
2	0,009	2,07	0,129	29,38	0,300	68,56	0,437
3	0,002	2,74	0,008	10,91	0,060	86,34	0,070
4	0,014	3,68	0,112	29,95	0,248	66,37	0,374
5	0,003	1,04	0,106	32,55	0,216	66,41	0,325
6	0,009	1,53	0,309	54,03	0,254	44,44	0,571
7	0,011	2,21	0,235	46,98	0,254	50,81	0,500
8	0,013	4,32	0,069	23,64	0,209	72,03	0,290
9	0,013	2,90	0,129	28,30	0,314	68,81	0,457
10	0,015	2,35	0,092	14,31	0,535	83,34	0,642
11	0,007	2,98	0,029	12,29	0,202	84,73	0,239
12	0,015	2,18	0,197	28,99	0,467	68,83	0,679
13	0,013	1,98	0,134	20,54	0,504	77,48	0,650
14	0,011	5,46	0,028	14,30	0,159	80,24	0,198
15	0,008	1,52	0,030	5,55	0,494	92,93	0,532
16	0,013	2,44	0,086	16,50	0,424	81,06	0,523
17	0,010	4,13	0,040	16,50	0,194	79,37	0,244
18	0,013	6,30	0,056	27,85	0,132	65,85	0,200
19	0,011	4,55	0,037	15,52	0,189	79,93	0,237
20	0,006	2,12	0,019	6,71	0,261	91,17	0,287

La biomasa promedio por árbol expresada en toneladas fue de 0,746 t para *B. quinata* donde el 88,8% de esta biomasa pertenece al fuste, 10,56% a las ramas y el 0,64% al follaje. La relación para *C. alliodora* sobre 0,522 t de biomasa total por árbol fue: 87,82% de fuste; 9,39% de ramas y 2,79% de follaje. El promedio total en toneladas de biomasa de *T. oblonga* fue de 0,388 t, de las cuales el 73,99% pertenece al fuste; 23,05% a ramas y 2,96% a follaje.

Todos los resultados promedio son coherentes con lo reportado en otros estudios de biomasa. Onyekwelu (2004) encontró 84% de la biomasa en fustes; 13% en ramas y 3% en follaje para plantaciones de *G. arborea* entre 5 y 21 años de edad; Fuwape et ál. (2001), en un estudio realizado en rodales coetáneos de 20 años de *G. arborea* y *Nauclea diderichii*, encontró 76% de la biomasa en fustes en *G. arborea* y 79% en *Nauclea diderrichii*, 21% y 18% de la biomasa en ramas respectivamente y 3% de biomasa de follaje para ambas especies. A su vez señala que fueron valores similares a los obtenidos para *Leucaena leucocephala*. Por su parte, Martínez et ál. (2007), encontró en plantaciones de *Hevea brasiliensis* que el 3,8% del total de la biomasa del árbol es del follaje y Muñoz et ál. (2005), en plantaciones de *Pinus radiata* que el 1,4% del total de la biomasa está representada por el follaje.

Como ya se mencionó en este trabajo en el apartado sobre el FEB, el acá empleado es un método para calcular la biomasa total arriba del suelo que requiere conocer la biomasa del fuste. Con el fin de obtener un modelo que relacione la biomasa aérea total con variables más empleadas y fáciles de medir, se ajustaron los siguientes tres modelos para el cálculo de la biomasa aérea total y como parámetro de elección se utilizaron los valores de correlación (Cuadro 19):

$$bat = a * dap^b \quad (29)$$

$$bat = a + b * dap^2 * ht \quad (30)$$

$$bat = a + b * dap^2 \quad (31)$$

donde:

bat = biomasa aérea total

dap = diámetro a la altura del pecho

ht = altura total

Cuadro 19. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo de biomasa total en las tres especies del estudio

Modelo		<i>Bombacopsis quinata</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
bat=a*dap ^b	(29)	0,6698	0,8451	0,9014
bat=a+b*dap ² *ht	(30)	0,8440	0,9088	0,8499
bat=a+b*dap ²	(31)	0,6627	0,8464	0,9057

bat= biomasa total; dap= diámetro a la altura de pecho en m; ht= altura total del árbol en m. Modelo de mejor ajuste sombreado

El modelo (30) seleccionado para la estimación de la biomasa total de *B. quinata*, indica que el 71% de la variación de la biomasa total es explicada por el dap y la ht. El modelo resultante fue:

$$bat = -0,05119 + 0,28951 * dap^2 ht$$

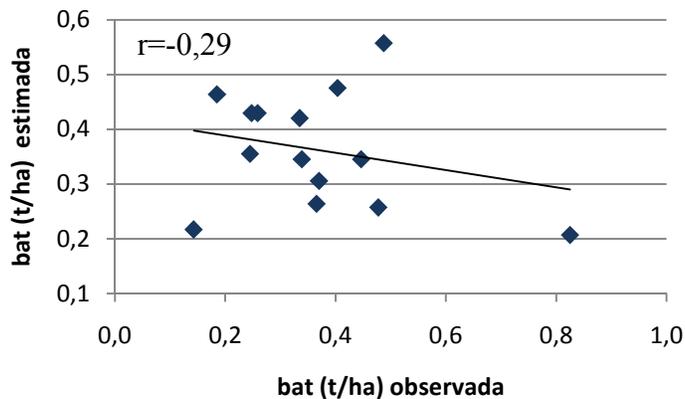


Figura 22. Biomasa aérea total observada vs biomasa aérea total estimada con el modelo de mejor ajuste para *Bombacopsis quinata*.

El valor de $r = -0,29$, lo que indica que no existe ninguna correlación. Con base en el comportamiento de este modelo, se sugiere es estimar la biomasa de cada uno de los componentes (fuste, ramas y follaje) con los modelos indicados e este estudio y hacer la sumatoria para obtener la biomasa aérea total de *Bombacopsis quinata*.

El modelo seleccionado para estimar la biomasa total para *C. alliodora*, fue el mismo que en el caso de *B. quinata*, siendo el modelo (30) el de mejor correlación: los resultados explican en un 83% la magnitud de la asociación entre las variables dap y ht y la biomasa total arriba del suelo. El modelo es:

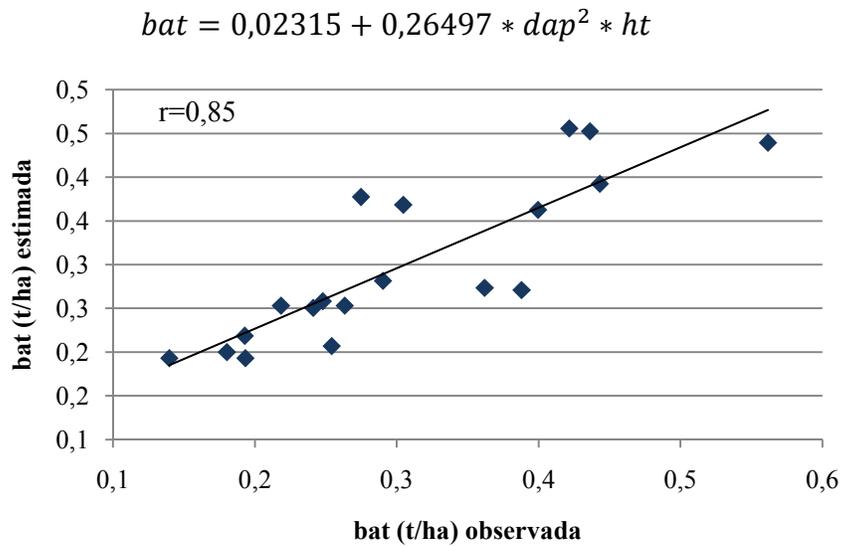


Figura 23. Biomasa aérea total observada vs biomasa aérea total estimada con el modelo de mejor ajuste para *Cordia alliodora*.

En el caso de *T. oblonga*, el modelo de mejor ajuste fue el (31) con un r^2 (0,75) donde la variable *dap* es la que mejor se relaciona y no una combinación con la *ht* como fue el caso de las otras dos especies de éste estudio. El modelo es:

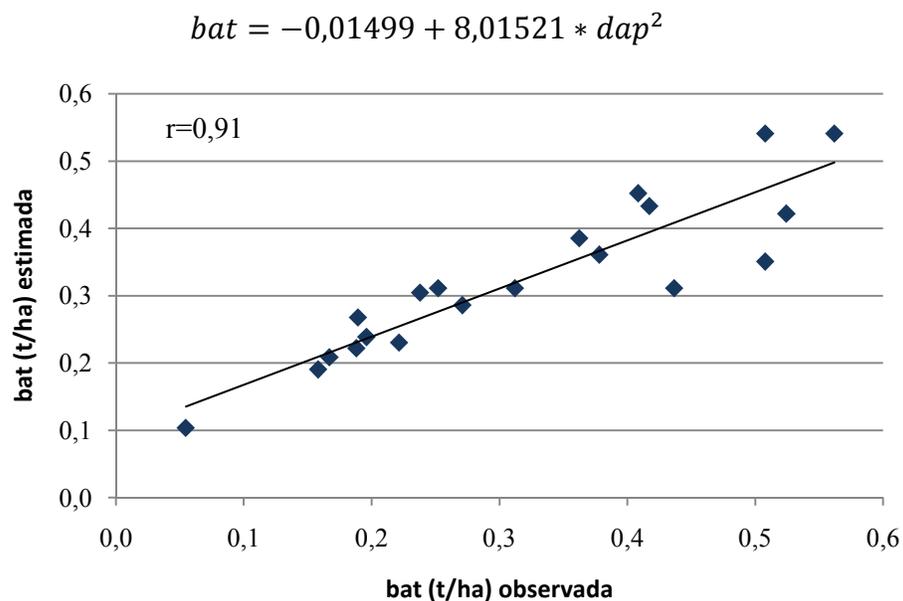


Figura 24. Biomasa aérea total observada vs biomasa aérea total estimada con el modelo de mejor ajuste para *Terminalia oblonga*.

Los resultados indican que las variables de dap y ht son las que mejor se relacionan con la biomasa total en el caso de *B. quinata* y *C. alliodora* y dap exclusivamente en el caso de *T. oblonga*.

En el caso de diez especies nativas de Costa Rica (ninguna de ellas considerada en este trabajo) estudiadas por Montero y Montagnini (2001), se encontró que para las diez especies el mejor ajuste se logró considerando únicamente el dap como variable independiente. Sin embargo, en este estudio solo se consideraron árboles de una misma edad y condiciones de crecimiento homogéneas (igual espaciamiento inicial, edad y programa de raleos), lo cual pudo influir seguramente en el ajuste de los modelos, dado que la ocupación del rodal no fue un factor variante e el estudio.

Muchos otros estudios han logrado resultados similares para varias especies, tales como *Gmelina arborea*, *Leucaena leucocephala*, *Gliricidia sepium* (Fuwape 1997), *Gmelina arborea* (Onyekwelu 2004), *Nauclea diderrichii* (Fuwape et ál. 2001), *B. quinata* (Kanninen y Pérez 2001) y *Tectona grandis* (Buvanewaran et ál. 2006). En estos estudios, la biomasa aérea por hectárea tuvo una alta correlación con el dap o con una combinación de dap y ht. Sin embargo, es probable que la relación entre el dap y ht con la biomasa total no sea tan alta en otros sistemas productivos en los cuales los árboles desarrollan más libremente sus copas, tales como potreros arbolados o cercos vivos. Los estudios anteriormente citados fueron desarrollados en plantaciones puras y densas de las especies mencionadas. Con el avance en la implementación de pagos por servicios ambientales, este tipo de sistemas gana importancia, y por esto resulta importante desarrollar métodos de estimación adecuados para los mismos.

Es importante tener en cuenta que el crecimiento de cada especie no solo depende de su genética. Además de esta, existe un conjunto de factores que limitan o influyen en su desarrollo (tales como luz solar, agua, nutrientes, temperatura, O₂, y CO₂, entre otros). Por ejemplo, *C. alliodora*, se comporta de manera notoriamente diferente en un sistema agroforestal (SAF) debido a que esta especie es favorecida por sombra en su estado juvenil, pero posteriormente necesita de espacios abiertos para tener un mejor desarrollo (Valdivieso 1997). Este estudio señala también, que *C. alliodora* en los SAF en linderos puede ver afectado su desarrollo por el nivel freático alto, aunque se tenga la sombra adecuada. Otras consideraciones se deben tener en cuenta en los SAF, como por ejemplo la aplicación de fertilizantes al cultivo agrícola que pueden favorecer o limitar el crecimiento de la especie, aún

cuando los niveles de sombra de la especie sean ideales. Valdivieso (1997) concluye que el factor más importante es la competencia, tanto intra-específica como inter-específica, representada por el amplio rango de densidades de plantación y por la vegetación colindante. La competencia no siempre se relaciona con el contacto de copas sino que puede estar ocurriendo entre las raíces por los nutrientes del suelo.

No es posible en este estudio explicar de manera clara el origen de la gran variabilidad en porcentajes de biomasa de ramas (entre el 4,2 y el 18,1% para *B. quinata*, 4,8 y 17,0% para *C. alliodora* y 5,5 y 54,0% para *T. oblonga*) y de follaje (entre el 0,3 y el 1,82 para *B. quinata*, 1,3 y 5,6% para *C. alliodora* y 1,0 y 6,3% para *T. oblonga*) observados, pero es probable que esta variación tenga relación con el historial de manejo de los árboles y el espacio de crecimiento disponible para cada uno. No se encontró en los estudios de biomasa analizados un análisis sobre la variabilidad de las observaciones, pero sí se observa, como era de esperar, que los ajustes de las regresiones para biomasa de ramas ($r^2=0,46$ para *Tectona grandis* (Pérez y Kanninen 2005); $r^2=0,55$ para *G. arborea* (Fuwape 2001); para biomasa de follaje $r^2=0,69$ para *T. grandis* (Pérez y Kanninen 2005) y $r^2=0,55$ para *G. arborea* (Fuwape 2001), son menores o mucho menores que los obtenidos para biomasa de fustes pues, como ya se mencionó, las ramas de los árboles en plantaciones representan más el historial de manejo del rodal, que el desarrollo propio del árbol, en especial cuando se realizan podas y/o raleos en este.

4.3 Biomasa aérea a nivel de parcela

Con los modelos seleccionados a nivel de árbol individual en el muestreo destructivo, se estimó, esta vez a nivel de parcela, la biomasa de los componentes fuste, ramas y follaje. Estos valores se utilizaron posteriormente para analizar la relación de la biomasa con la ocupación del rodal (Cuadros 20 – 22). Esta relación será calculada y discutida en las siguientes secciones.

Cuadro 20. Biomasa total aérea de Bombacopsis quinata estimada con los modelos de mejor correlación

No. Parcela	N/ha	D/ha (m)	Dcopa/ha (m)	H(m)	Pcopa/ha (m)	G (m ² /ha)	Vtc (m ³ /ha)	Bfuste (t/ha)	Brar (t/ha)	Bfor (t/ha)	Batr (t/ha)
1	120	0,23	7,40	12,7	5,60	4,99	29,53	12,7	2,94	0,33	15,97
2	200	0,34	8,50	15,5	7,40	18,16	167,93	72,21	18,67	1,14	92,02
4	200	0,29	7,70	21,4	6,30	13,21	168,77	72,57	13,10	0,85	86,52
5	200	0,33	6,70	20,8	8,20	17,11	218,1	93,78	19,17	1,08	114,03
6	200	0,38	7,20	22,2	7,60	22,68	317,8	136,65	26,36	1,40	164,41
3	240	0,32	9,60	17,3	6,60	19,3	198,94	85,54	17,74	1,22	104,51
7	280	0,33	8,40	24,5	7,70	23,95	365,14	157,01	23,89	1,51	182,41
8	280	0,33	8,10	23,2	6,70	23,95	344,13	147,98	25,63	1,51	175,12

Valores promedio de: N = Número de individuos; D= diámetro a la altura de 1,30 m; Dcopa = diámetro de la copa; H= altura total; Pcopa = profundidad de copa; G = área basal; Vtc = volumen total con corteza; Bfur = biomasa del fuste; Brar = biomasa de ramas; Bfor = biomasa del follaje; Batr = biomasa total.

Cuadro 21. Biomasa total aérea de Cordia alliodora estimada con los modelos de mejor correlación

No. Parcela	N/ha	D/ha (m)	Dcopa/ha (m)	H (m)	Pcopa/ha (m)	G (m ² /ha)	Vtc (m ³ /ha)	Bfur (t/ha)	Brar (t/ha)	Bfor (t/ha)	Batr (t/ha)
4	228	0,29	13,89	22,5	7,70	15,06	187,8	99,53	14,94	3,99	118,46
5	228	0,31	13,71	22,9	7,60	17,21	218,04	115,56	17,59	4,29	137,44
6	245	0,31	14,23	24,0	7,50	18,49	245,43	130,08	18,69	4,67	153,43
3	320	0,26	14,07	16,8	7,90	16,99	159,19	84,37	15,42	4,62	104,41
2	360	0,29	13,36	17,2	8,30	23,78	227,39	120,52	23,61	5,85	149,98
1	440	0,27	14,43	15,9	8,19	25,19	223,15	118,27	23,01	6,50	147,78
7	620	0,23	13,78	21,0	4,80	25,76	302,37	160,25	23,63	8,38	192,27
8	620	0,25	14,38	22,0	4,90	30,43	372,78	197,57	29,86	9,25	236,67

Valores promedio de: N = Número de individuos; D= diámetro a la altura de 1,30 m; Dcopa = diámetro de la copa; H= altura total; Pcopa = profundidad de copa; G = área basal; Vtc = volumen total con corteza; Bfur = biomasa del fuste; Brar = biomasa de ramas; Bfor = biomasa del follaje; Batr = biomasa total.

Cuadro 22. Biomasa total aérea de Terminalia oblonga estimada con los modelos de mejor correlación

No. Parcela	N/ha	D/ha (m)	Dcopa/ha (m)	H(m)	Pcopa/ha (m)	G (m ² /ha)	Vtc (m ³ /ha)	Bfur (t/ha)	Brar (t/ha)	Bfor (t/ha)	Batr (t/ha)
5	400	0,15	5,70	12,8	4,50	7,07	52,38	39,29	16,76	2,73	58,78
4	440	0,13	4,70	10,7	2,90	5,84	37,82	28,36	16,07	2,57	47,01
1	520	0,19	4,50	17,2	10,10	14,74	140,81	105,61	27,35	4,61	137,56
2	560	0,19	4,50	16,2	2,60	15,88	143,15	107,36	32,87	5,06	145,29
3	660	0,15	5,60	14,3	3,20	11,66	95,79	71,84	22,57	4,35	98,76

Valores promedio de: N = Número de individuos; D= diámetro a la altura de 1,30 m; Dcopa = diámetro de la copa; H= altura total; Pcopa = profundidad de copa; G = área basal; Vtc = volumen total con corteza; Bfur = biomasa del fuste; Brar = biomasa de ramas; Bfor = biomasa del follaje; Batr = biomasa total.

4.3.1 Profundidad de copa

Para analizar la relación existente entre la profundidad de la copa y las variables de área basal, altura total y edad, se correlacionaron 7 modelos (los mismos utilizados para el diámetro de la copa). Como criterio de decisión se utilizó la correlación más alta (Cuadro 23).

$$Pcopa = a + b * H \quad (33)$$

$$Pcopa = a + b * G \quad (34)$$

$$Pcopa = a + b * G + c * H \quad (35)$$

$$Pcopa = a + b * H + c * T \quad (36)$$

$$Pcopa = a * G^b * H^c \quad (37)$$

$$Pcopa = a * G^b \quad (38)$$

$$Pcopa = a * H^b * T^c \quad (39)$$

donde:

$Pcopa$ = Profundidad de copa

H = altura total

G = área basal

T = edad del rodal

Cuadro 23. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo de la profundidad de copa con el G , H y T

Modelo		<i>Bombacopsis quinata</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
$Pcopa=a+b*H$ (33)		0,5101	0,4010	0,5653
$Pcopa=a+b*G$ (34)		0,6639	0,6213	0,3401
$Pcopa=a+b*G+c*H$ (35)		0,6713	0,8259	0,8735
$Pcopa=a+b*H+c*T$ (36)		0,5870	0,4052	0,7121
$Pcopa=a*G^b*H^c$ (37)		0,6818	0,7802	0,8692
$Pcopa=a*G^b$ (38)		0,6817	0,5632	0,3458
$Pcopa=a*H^b*T^c$ (39)		0,5880	0,4365	0,7193

$Pcopa$ = profundidad de copa; G = área basal en m^2 ; T = Edad; H = altura total en m. Modelo de mejor ajuste sombreado.

En las tres especies los modelos que incluyeron tanto área basal y/o la altura total tuvieron buenos resultados (modelo (38) para *B. quinata* y (35) para las restantes). Sin embargo, se observa que los valores de correlación de los modelos que solo tomaron como variable el área basal no difieren de forma notoria, lo que indica que el área basal es en realidad la variable que mejor explica la profundidad de la copa. Por otra parte, el muy bajo

valor del parámetro c para la altura (0,00055) indica el bajo aporte de esta variable en la estimación de la profundidad de copa. El modelo es:

$$P_{\text{copa}} = 4,22944 * G^{0,17782}$$

Tanto para *C. alliodora* como para *T. oblonga*, los resultados de las correlaciones indican que el modelo (35) es el más indicado para estimar los valores de profundidad de copa. Para el caso de *C. alliodora*, el 68% de la variación en la profundidad de la copa es explicada por área basal y la altura. El modelo es:

$$P_{\text{copa}} = 16,38767 - 0,19422 * G - 0,25045 * H$$

La profundidad de copa de *T. oblonga* y su variación fue explicada en un 76% por el área basal y la altura. El modelo para esta especie es:

$$P_{\text{copa}} = -24,08772 - 1,55261 * G + 3,22229 * H$$

Para las tres especies, las variables más explicativas de la profundidad de copa son el área basal y la altura. No se encontraron estudios similares sobre profundidad de copa en relación con la ocupación del rodal contra los cuales se pudieran contrastar los resultados. Sin embargo, en un estudio sobre las relaciones entre la cobertura arbórea en potreros y la producción bovina en fincas ganaderas en el trópico seco en Costa Rica realizado por Restrepo (2002), se encontró que en los potreros con densidades medias de árboles (14% de cobertura de copas) los árboles presentaron una mayor profundidad de copa que en aquellos potreros con densidades altas (27%) y bajas (7%). En los tres tipos de potreros, *Cordia alliodora* fue la especie más común.

Es de suponer que tanto el marco de plantación como la ocupación del rodal y el manejo (principalmente las podas) tienen un efecto sobre la profundidad de copas y por tanto en la distribución de biomasa por componentes, aunque no fue posible modelar claramente este efecto en el presente estudio debido a la homogeneidad de las plantaciones (sistemas de producción) considerados.

4.3.2 Diámetro de copa

Para comprobar si existe alguna relación entre el área basal, la altura y la edad con el diámetro de la copa, se correlacionaron los mismos modelos utilizados para la profundidad de copa. El parámetro de selección fue el valor con más alta correlación (Cuadro 24).

Cuadro 24. Coeficientes de correlación lineal entre el valor observado y el valor estimado por los distintos modelos para el cálculo del diámetro de copa con el G, H y T

Modelo	<i>Bombacopsis quinata</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
Dcopa=a+b*H (33)	0,1395	0,1452	0,3762
Dcopa=a+b*G (34)	0,3024	0,2553	0,4753
Dcopa=a+b*G+c*H (35)	0,5934	0,2581	0,5353
Dcopa=a+b*H+c*T (36)	0,5648	0,6588	0,3843
Dcopa=a*G ^b *H ^c (37)	0,5962	0,2540	0,4485
Dcopa=a*G ^b (38)	0,3254	0,2428	0,3725
Dcopa=a*H ^b *T ^c (39)	0,5499	0,6797	0,3164

Dcopa= diámetro de copa; G= área basal en m²; T= Edad; H= altura total en m. Modelo de mejor ajuste sombreado

En cada caso se obtuvo un modelo diferente. Para *B. quinata* la mejor correlación continua siendo para las variables área basal y altura total que explican en un 36% la variabilidad en el diámetro de la copa. El modelo (37) para la estimación del diámetro de la copa es:

$$Dcopa = 15,24528 * G^{0,20363} * H^{-0,41430}$$

En el caso de *B. quinata*, los parámetros de las variables indican que a mayor área basal se tiene un mayor diámetro de copa mientras que a mayor altura, el diámetro de copas es menor. Por su parte, Pérez y Kanninen (2002) encontraron, para la misma especie, una relación del diámetro de copa con el área basal y la altura, y también en este caso el parámetro para el área basal fue positivo y negativo para la altura. También señalan que es difícil la estimación del diámetro de copa en esta especie debido a que su desarrollo está fuertemente influenciado por la densidad de la plantación y por la calidad del sitio, al igual que la producción de follaje.

El comportamiento para *C. alliodora* fue diferente, pues la variable edad resultó correlacionar mejor, junto con la altura para estimar el diámetro de la copa, quizás debido a la autopoda de esta especie. El modelo (39) con un r² (0,45) queda así:

$$D_{copa} = 27,78621 * H^{-0,11278} * T^{-0,14996}$$

En *C. alliodora*, los parámetros de las variables indican que el diámetro de copa disminuye con la altura y la edad, lo cual probablemente se deba a la autopoda que presenta la especie. El área basal no resultó significativa como variable para explicar el diámetro de copa, probablemente por la misma razón. En un estudio desarrollado de copas para tres especies en plantaciones pura y mixtas, Menalled et ál. (1998) encontraron que *C. alliodora* desarrolló un mayor diámetro de copa en plantación mixta con *Cordia odorata* y *Hyeronima alchorneoides*, aunque es de notar que el efecto pudo ser debido a la muy alta densidad (2,887 ár/ha), que en el caso de la plantación pura desembocó rápidamente en rodales sobre ocupados, pero en el caso de las plantaciones mixtas, permitió un mayor espacio para crecer a *C. alliodora*, debido al menor crecimiento de *H. alchorneoides*.

El modelo (35) para la estimación del diámetro de la copa en *T. oblonga*, en función del área basal y la altura fue el que presentó la más alta correlación. El modelo es:

$$D_{copa} = 4,13461 - 0,17117 * G + 0,19345 * H$$

Como ya se mencionó, los resultados de las correlaciones para *B. quinata* y *T. oblonga*, indican que las variables área basal y altura son las que mejor predicen el diámetro de la copa. Estos resultados se pueden respaldar con los resultados obtenidos por Rodríguez et ál. (2003) que indican que la densidad de la plantación y el manejo de los rodales se verá reflejado en la estructura de las copas.

4.3.3 Ocupación y tamaño de copa

Para analizar la posible influencia del área basal en la distribución de la biomasa en los diferentes componentes del árbol, se calculó el coeficiente de correlación entre el área basal y el diámetro y la profundidad de la copa (Cuadro 25).

Cuadro 25. Coeficientes de correlación lineal entre el área basal con el diámetro de copa y del área basal con la profundidad de copa

Área basal vs.:	<i>Bombacopsis quinata</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
Dcopa	0.28952	0.25505	-0.47585
Pcopa	0.65615	-0.62061	0.33982

Dcopa= diámetro de copa; Pcopa= profundidad de copa.

Como se observa, los coeficientes de correlación fueron variados, de bajos a moderados, tanto positivos como negativos, lo cual muestra que la interacción entre estas variables no es simple y abrupta. En el caso de *T. oblonga*, las muestras representaron un estrecho rango de áreas basales (entre 7 y 11 m²/ha), lo cual dificulta el análisis de correlación entre el área basal y las copas. En el caso de *C. alliodora*, el rango de áreas basales fue más amplio (entre 15 y 30 m²/ha), y podría afirmarse que la profundidad de copa disminuye con el aumento del área basal. Sin embargo, la realidad es que con frecuencia, el tamaño de las copas, tanto en diámetro como en profundidad, es influenciado por las podas y los raleos, siendo difícil la modelación de un estado actual del rodal sin contar con datos que representen adecuadamente el historial del manejo del mismo.

En un amplio estudio con *Pinus radiata* en Nueva Zelanda, García (1990) diferencia los conceptos de cerramiento y ocupación y señala que dos rodales con los mismos indicadores de fustes (igual ocupación) pueden diferir en cerramiento si uno de ellos fue recientemente raleado o podado y debido a esto, presentar diferentes tasas de crecimiento. Los efectos de las podas y los raleos en los rodales resultan complejos y diferentes entre ellos, lo que dificulta la modelación o correlación de los tamaños de copa con los indicadores clásicos tales como el área basal, la densidad de árboles o la altura.

4.3.4 Ocupación y biomasa aérea

Para establecer si la densidad del rodal influye en los valores de biomasa aérea se correlacionaron las variables área basal con los valores de cada componente. Al igual que con la estructura de la copa, se hizo la correlación del área basal con la biomasa del fuste, de ramas y follaje (Cuadro 26).

Cuadro 26. Coeficientes de correlación lineal entre el área basal con la biomasa de las ramas, área basal con la biomasa de fuste y área basal con biomasa de follaje

Área basal vs.:	<i>Bombacopsis quinata</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
Bfor	-	0.95331	0.98426
Bfur	0.94639	0.83660	0.99565
Brar	0.97993	0.98250	0.97343

Bfor= biomasa del follaje, Bfur= biomasa del fuste y Brar= biomasa de ramas.

Para las tres especies se encontró una alta correlación, siempre positiva entre el área basal y los componentes aéreos del árbol (fuste, ramas y follaje). Adicionalmente, se analizó la relación entre el área basal y los valores en porcentaje de la biomasa aérea de cada componente (Figuras 25 – 27).. En *B. quinata*, se presenta una leve disminución del porcentaje de biomasa en ramas a medida que se aumenta el área basal, aunque esta disminución fue afectada en el estudio por los árboles en cercas vivas, que presentan una mayor proporción de biomasa de ramas. *T. oblonga* presenta una disminución de porcentaje de biomasa en ramas y follaje mayor que *B. quinata*. En el caso de *C. alliodora*, los resultados del estudio muestran una especie que tiende a conservar una proporción de copa constante, con porcentajes de biomasa de ramas y biomasa de follaje similares en diferentes niveles de área basal.

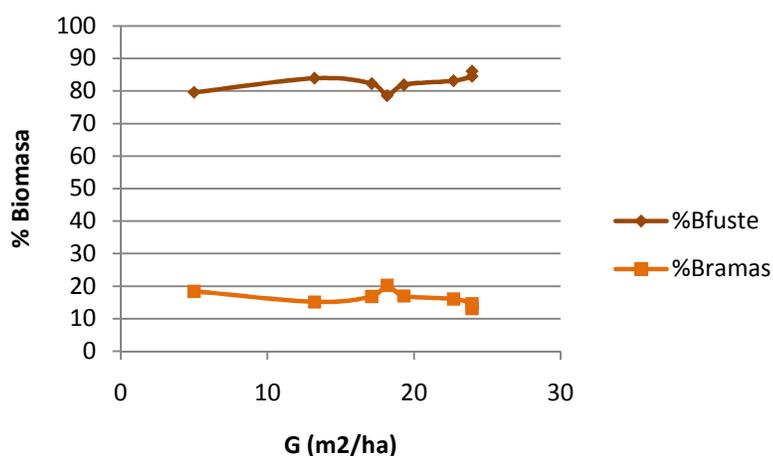


Figura 25. Relación del área basal con los porcentajes de biomasa de fuste y ramas para *Bombacopsis quinata*.

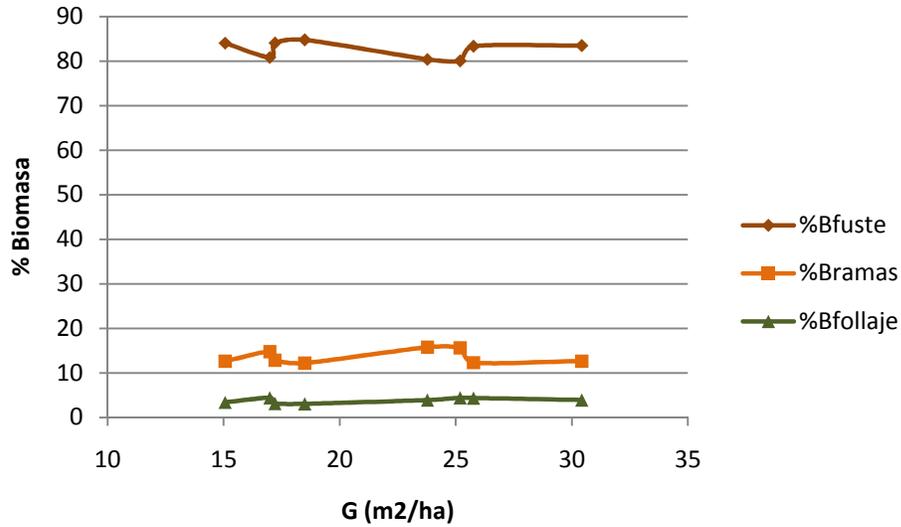


Figura 26. Relación del área basal con los porcentajes de biomasa de fuste, ramas y follaje para *Cordia alliodora*.

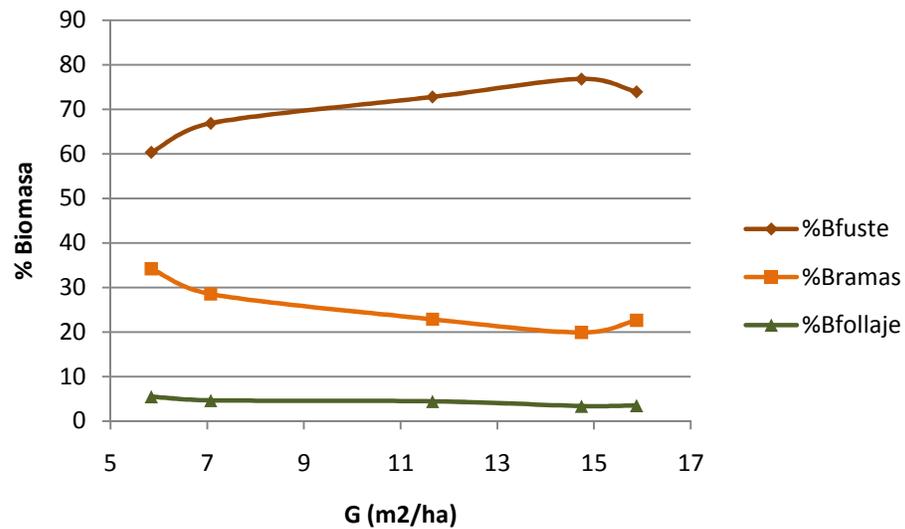


Figura 27. Relación del área basal con los porcentajes de biomasa de fuste, ramas y follaje para *Terminalia oblonga*.

Los valores de biomasa para cada componente se comportaron de manera similar en las tres especies en relación al área basal. Se observa que la biomasa del fuste representa el mayor porcentaje de la biomasa total (como es normal en el caso de especies forestales), seguida por la biomasa de las ramas y en mucha menor proporción la biomasa del follaje.

En las densidades bajas se presenta una tendencia de aumento de la biomasa del follaje y de las ramas, pero en la medida en que aumenta la densidad del rodal, las copas disminuyen el crecimiento contrario a lo que pasa con la biomasa del fuste, la cual va aumentando, lo que afecta la proporción entre estos componentes.

5 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Si bien es posible que la arquitectura de los árboles pueda tener relación con la biomasa aérea total y por componentes de las diferentes especies, en este estudio se encontró que los factores relacionados con el manejo y la silvicultura, tales como la ocupación del sitio son más importantes que el grupo arquitectónico al que pertenece una especie para efectos de la distribución de biomasa por componentes. En el caso de plantaciones forestales cerradas con especies caracterizadas por un fuste principal y una baja proporción de ramas y follaje en relación con el fuste.

En general, los resultados de estimación de biomasa en los diferentes componentes resultó en la selección de modelos similares en *B. quinata* y *C. alliodora*, mientras que los modelos seleccionados para *T. oblonga* fueron un tanto diferentes, situación que podría tener relación con la mayor proximidad entre los modelos arquitectónicos de D'Aubreville (*B. quinata*) y Prévost (*C. alliodora*) entre sí que con el modelo de Kwan-Koriba (*T. oblonga*). En este estudio no fue posible encontrar ejemplares de otras especies que pudieran ser empleados para muestreos destructivos. Con un rango de individuos de diferentes edades y tamaños.

Es probable que la arquitectura de los árboles tenga mayor utilidad práctica para la estimación de biomasa total y por componentes en el caso de otros sistemas de producción forestal, tales como los potreros arbolados, las plantaciones lineales, los árboles aislados y en general los sistemas agroforestales, donde se emplea un mayor conjunto de especies con mucha mayor variación en su arquitectura y donde se expresa más libremente ésta.

Se recomienda la realización de estudios similares a este, contemplando otras especies que representen modelos arquitectónicos contrastantes, tales como los modelos de Leewenberg (al cual pertenecen *Tabebuia rosea* y *Schizolobium parahybum*), Scarrone (*Cassia siamea* y *Carapa guianensis*), Roux (*Trema micrantha*, *Cananga odorata*) y Champagnat (*Andira inermis*, *Gliricidia sepium*), entre otros y especialmente utilizadas en otros sistemas de producción forestal de importancia para proyectos de mitigación del cambio climático u otros servicios ambientales tales como árboles aislados, cercos vivos y sistemas agroforestales.

Solo un estudio de magnitud mucho mayor que el presente, o una serie de estudios coordinados que recopilen información sobre biomasa en diferentes modelos arquitectónicos podría probar si la noción de modelo arquitectónico es válida como factor de agrupación o

diferenciación para la construcción de modelos genéricos de biomasa o para aplicar modelos desarrollados para una especie a otra especie perteneciente al mismo modelo arquitectónico con un buen margen de confianza.

Es posible utilizar modelos para cálculo de biomasa desarrollados mediante métodos destructivos para el cálculo de biomasa total o por componentes a nivel de rodal, sin considerar el efecto que pueda tener la ocupación del rodal en la distribución de la biomasa entre los componentes del árbol (fuste, ramas y follaje), especialmente si las estimaciones han de ser empleadas para pagos por servicios ambientales, donde usualmente lo que se requiere es una estimación de la biomasa total en un momento dado en un ecosistema. Sin embargo, si se requieren estimaciones más detalladas sobre la distribución de la biomasa por componentes, por ejemplo para estudios de ciclaje de nutrientes o para la estimación de cosechas, es importante tener en cuenta no solo el tamaño de los individuos en términos de diámetro y/o altura, sino también las variables de densidad u ocupación del rodal, dada la estrecha relación entre esta última y la distribución de la biomasa en los diferentes componentes (fuste, ramas, follaje). En el caso de modelos de flujo de carbono en ecosistemas forestales, tales como el modelo CO2Fix, la distribución de la biomasa por componentes resulta esencial dada la diferente tasa de reciclaje de fustes, ramas y follaje, especialmente este último, que en muchas especies (como *B. quinata*), puede tener unos ciclos anuales.

Se logró establecer un FEB para cada una de las especies del estudio, lo que permitirá hacer estimaciones más precisas de la biomasa arriba del suelo para éstas especies. Sin embargo, es preferible el uso de modelos alométricos para la estimación de la biomasa total dado que el FEB no es constante para diferentes edades y tamaños de los individuos.

Por las mismas razones limitantes mencionadas en el caso de los modelos arquitectónicos, sólo fue posible disponer de árboles para tala en rodales planeados para raleos, sin la posibilidad de escoger árboles según su tamaño o condiciones específicas. Por esta razón, los resultados de este estudio deben considerarse preliminares y aplicables en principio sólo a las condiciones de rodales que representan. Dado el estrecho margen de tamaños de los árboles muestreados, las correlaciones resultantes fueron relativamente débiles en comparación con lo reportado generalmente en estudios de biomasa.

Al realizar estudios sobre biomasa para proyectos de pago por servicios ambientales, es importante tener en cuenta que en la gran mayoría de las especies forestales utilizadas en

reforestación, el fuste es el principal componente de almacenamiento de carbono, representando usualmente al menos el 70% de la biomasa aérea total del árbol, mientras que el aporte por ramas y por follaje es mucho menor (21% y 9%, respectivamente). Dada esta distribución relativa del carbono en los componentes del árbol, es preferible enfocar los esfuerzos principalmente en la estimación de carbono en fustes que en los otros componentes, al menos desde el punto de vista de la acumulación de carbono en la biomasa. Los componentes minoritarios, tales como ramas o follaje, pueden ser estimados de manera conservadora mediante modelos genéricos o valores por defecto según el tipo de plantación, tal como recomienda la Guía de Buenas Prácticas del IPCC (2004).

6 BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, L; Louman, B; Galloway, G. 2001. Regeneración de especies arbóreas después del huracán Mitch, en bosques manejados de la costa Norte de Honduras. *Revista Forestal Centroamericana*. 2001:61,65.
- Alder, D. 1998. Tree volume estimation methods for forest inventory in Quintana Roo. Denis Alder (Consulting) Ltd. Forest biometrics and management information systems. Quintana Roo, MX. 21 p.
- Arias, D; Camacho, P. sf. Validación del Índice de Densidad del Rodal para el manejo de plantaciones forestales de *Tectona grandis* en el trópico. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Centro de Investigación en Integración Bosque Industria (CIIBI), 6 p.
- Barasorda, M. 1977. Estudio de distribución horizontal y densidad en bosques de *Nothofagus glauca* (Phill.) Krasser. Tesis Ing. Forestal. Chile, Universidad de Chile. 238 p.
- Badle, C. 1997. Dynamics of leaf and canopy development *In* Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forest E.K. Sadanandan Nambiar, A.G. Brown (Ed). Australian Centre for International Agricultural Research, Au. P 169-204.
- Barthélémy, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309 – 323.
- Barthélémy, D; Edelín, C; Hallé, F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. En: Holm-Nielsen L.B. y Balslev H. Eds. Tropical forest. Botanical dynamics, speciation and diversity. Academic Press, London. P 89-100.
- Barthélémy, D; Blaise, F; Fourcaud, F; Nicolini, E. 1995. Modélisation et simulation de l'architecture des arbres: bilan et perspectives. *Revue Forestiere de France* 47: 71-96.
- Blaise, F; Barczy, J; Jaeger, P; Dinouard, P; de Reffye, P. 1998. Simulation of the growth of plants. Modelling of metamorphosis and spatial interactions in architecture and development of plants. In: *Cyberworlds*. ds. T.L. Kunii y A. Luciani, P. 81 – 109.
- Boshier, D; Lamb, A. 1999. *Cordia alliodora*: genetics and tree improvement. Tropical Forestry Paper. No. 36. Oxford Forestry Institute, Oxford, UK. 105 p.

- Brown S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forest. Department of Natural Resources and Environmental Sciences. University of Illinois, Urbana, Illinois, USA. 165 p.
- Brown S; Lugo, A. 1984. Biomass of tropical forests: A new estimate based on forest volumes. *Science*. 223: 1290-1293.
- Bruning, E. 1975. *Ecología y Silvicultura de Bosques Tropicales Húmedos: Formación y Manejo*. Traducción de Miguel Musalem. Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicios en Bosques. Chapingo. Texcoco, México. Consultado 25 nov. 2006. Disponible en www.rmportal.net/library/I/A/2/a/documentos-tecnicos/dt34.pdf.
- Burgos, J. Nieves, H. Buitrago, E. 2004. Evaluación de los niveles de remoción de CO₂ efectuada por plantaciones de caucho *Hevea brasiliensis* Mull. Arg. en Colombia. Colciencias – Universidad Distrital “Francisco José de Caldas”. Bogotá, Colombia. 50 p.
- Buvaneswaran, C; George, D; Pérez, S; Kanninen, M. 2006. Biomass of teak plantations in tamil nadu, India and Costa Rica compared. *Journal of Tropical Forest Science* 18(3): 144-146.
- Castillo, R. 1993. *Geología de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica. CR. 309 p.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1984. Normas para la investigación silvicultural de especies para leña. Proyecto leña y fuentes alternas de energía. Ed. E Mora. Turrialba, CR, 115 p. (Serie Técnica no. 1). Clutter, JL; Fortson, JC; Peinar, LV; Brister, GH; Bailey, RL. 1984. *Timber management: A quantitative approach*. New Cork. 333p.
- Chaves, S. 1989. Factores limitantes en el crecimiento de teca (*Tectona grandis* L. F.) en la zona de Puntarenas, Costa Rica. *Guía Agropecuaria*, CR 7(14):64-66.
- CIFAP-Veracruz (Centro de Investigaciones Forestales y Agropecuarias de Veracruz). 1989. *Catálogo de Tecnología Disponible del CIFAP-Veracruz*. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Unidad de Matemáticas aplicadas del CIFAP-VER. Veracruz, Veracruz, MX.

- CFN (Congreso Forestal Nacional, CR),(Tercer, 1997, San José, Costa Rica). 1997. Ecuaciones de volumen preliminares para *Tectona grandis*. Camacho, P; Madrigal, T. San José, CR, Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE). 4 p.
- Cordero, J; Boshier, D. 2003. *Bombacopsis quinata* un árbol maderable para reforestar. Tropical Forestry Papers 39: 1-181.
- Córdova, A. 2002. Estimación de biomasa y carbono para *Pinus oocarpa* Schiede, *P. maximinoi* H.E. Moore y *P. caribaea* Morelet. Var hondurensis en algunos bosques naturales de Guatemala. Tesis Lic. Ing. Agr. Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala. 61 p.
- Davis, K. 1966. Forest management: regulation and valuation. 2a Ed., McGraw-Hill Book Company, NY. 519 p.
- Dawkins, H. 1958. The Management of Natural High-forest with Special reference to Uganda (en línea). Oxford, Inglaterra. s.e. No. 34. Imperial Forestry. Institute. Consultado 14 ene. 2007. Disponible en <http://www.rmportal.net/library>.
- Del Valle, J; González, H. 1987. Rendimiento y crecimiento del cerezo (*Alnus jorullensis*) en la región central andina. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal (CONIF). Medellín, CO. 47 p.
- Díaz, T; Ramón, A. 1991. Rendimiento y crecimiento del *Pinus occidentalis* en la República Dominicana. Tesis Ing. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 147 p.
- Echeverry, A; Henricus, M. 2001. Desarrollo arquitectónico de tres especies de *Acacia*. Boletín de la Sociedad botánica de México no. 69:7-14.
- Fenrmann, L; Kleinn, Ch. 2006. General considerations about the use of allometric equations for biomass estimation on the example of Norway. Forest Ecology and management 236(2006):412-421.
- Fuwape, J. 1997. Biomass yield and energy value of some fast-growing multipurpose trees in Nigeria. Biomass and Bioenergy 12(2): 101-106.

- Fuwape, J; Onyekwelu, J; Adekunle, V. 2001. Biomass equations and estimation for *Gmelina arborea* and *Nauclea diderrichii* stands in Akure forest reserve. *Biomass and Bioenergy* 21: 401-405.
- Flores, E. 1994. Surá: *Terminalia oblonga*. Árboles y semillas del Neotrópico no. 3: 85-110.
- Flores, E; Obando, G. 2003. Árboles del Trópico Húmedo: importancia socioeconómica. Cartago, CR. Tecnológica de Costa Rica. 920 p.
- FORDA (Forestry Research and Development Agency) and JICA (Japan International Cooperation Agency). 2005. Manual of Biomass Survey and Analysis. 23 p.
- Galloway, G. 2005. Silvicultura de Plantaciones (2007, Turrialba, CR).2005. El manejo forestal: la poda, el raleo y el manejo de rebrotes, conceptos básicos. Galloway, G. Turrialba, CR. 36 p.
- Galván, O. 2003. Efecto de la iluminación de la copa sobre el crecimiento de *Pentaclethra macroloba* y *Goethalsia meiantha* e implicaciones para la silvicultura de los bosques tropicales húmedos. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 67 p.
- García, O. 1990. Growth of thinned and pruned stands. In: James, R. N., Tarlton, G. L. (Eds.), *New Approaches to Spacing and Thinning in Plantation Forestry: Proceedings of a IUFRO Symposium, Rotorua, New Zealand, 10-14 April 1989*. Ministry of Forestry, FRI Bulletin No. 151.
- Ginrich, S. 1967. Measuring and evaluating stand density in upland hardwood forests in the central Status. *Forest Science*, 13: 38-53.
- Godin, C; Guédon, Y; Costes, E; Carglio, Y. 1997. Measuring and analyzing plants with AMAPmod Software. CSIRO, AU. P. 53 -84.
- Gutiérrez, V; Silva, J; Arias, J; Castello, L. s.f. Información técnica para el procesamiento industrial de 134 especies maderables de Bolivia. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la alimentación – FAO. La Paz, BO. 372 p.
- Hallé, F. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson. Paris. 198 p.
- Hallé, F; Oldeman P; Tomlinson, P. 1978. *Tropical trees and forests*. Springer Verlag, Berlín. 442 p.

- Hernández, L. 2001. Densidad de Biomasa aérea en bosques extensos del Neotrópico húmedo. Caso de la Cuenca del río Caura, Venezuela (en línea). *Revista Forestal Iberoamericana*. 1(1): 15-22. Consultado 2 feb 2007. Disponible en <http://www.revforiberoamericana.ula.ve>.
- Henricus, M. 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la Península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (071):45-57.
- Henriksson, J. 2001. Differential shading of branches or whole trees : survival, growth, and reproduction. *Oecologia* 126(4): 482-486
- Husch, B. 1982. *Forest Mensuration*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York. 402 p.
- Husch, B; Miller, C; Beers, T. 1993. *Forest Mensuration*. Krieger Publishing Company, Third. Edition Malabar, Florida. 120 p.
- PCC. (Intergovernmental panel On Climate Change). 2004. *Good Practice guidance for Land Use, Land Use Change and Forestry*. Eds. J Penman; M Gytarsky; T Hiraishi; T Krug; D Kruger; R Pipatti; L Buendia; K Miwa; T Ngara; K Tanabe; Fabian Wagner. IGES. Hayama, JP. 595 p.
- IUFRO (Unidad Internacional de Organizaciones de Investigación Forestal, AT). 2000. *Terminology of Forest Management*. World Series 9:1-106.
- Jerez, M; Vincent, L; Moret, Y; González, R. 1998. Regímenes de espaciamiento inicial y aclareo en plantaciones de Teca (*Tectona grandis* L.f.) en Venezuela. *Revista Forestal venezolana* 42(1): 41-50.
- Jiménez, F. 2002. Árboles y arbustos forrajeros de la Región Maya – Tzotzil del norte de Chiapas. México. Universidad Autónoma de Yucatán. ME. 163 p.
- Jiménez, M; Rojas, F; Rojas, V; Rodríguez, L.2002. Árboles maderables de Costa Rica: ecología y silvicultura. INBIO (Instituto Nacional de Biodiversidad). Editorial Tecnológica de Costa Rica. CR. 361 p.
- Jenik, J. 1978. ENIK. Root and roots systems in tropical trees: Morphologic and ecologic aspects. En: P.B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge. P. 323-349.

- Johnson P; Morales, R. 1972 A review of *Cordia alliodora* (Ruiz y Pav.) Oken. Turrialba, 22 (2): 210 – 220.
- Jourdan, C. Michaux, M. Ferrière F. 2000. Root system architecture and gravitropism in the oil palm. *Annals of Botany* 85: 861-868.
- Justiniano, M; Pariona, W; Nash, D. 2002. Ecología y silvicultura de especies menos conocidas. Verdolago amarillo, *Terminalia oblonga* (Ruiz & Pavón) Steudel, Combretaceae. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible Bolfor, Santa Cruz, BO. 42 p.
- Kane, M; Ureña, H; Dvorak, W; Atehortúa, C. 1993. The potential of *Bombacopsis quinata* as a commercial plantation species. *Forest Ecology and Management* 56:99-112.
- Kanninen, M; Pérez, L. 2001. Wood specific gravity and aboveground biomass of *Bombacopsis quinata* plantations in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* no. 165:1-9.
- King, D. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal Tropical Ecology*. 12: 25-44.
- Laclau, P. 2001. En el Noreste de la Patagonia. Cambio climático y forestación (en línea). INTA, San Martín de los Ángeles, Ar. 253 p. Consultado 4 feb 2007. Disponible en <http://www.inta.gov.ar/ediciones/idia/forest/bosques01.pdf>.
- Lacointe, A; Deleens, E; Ameglio, T; Saint-Joans, B; Lelarge, C; Vandame, M; Song, C; Daudet, F. 2004. Testing the branch autonomy theory; a $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$ double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant, Cell and Environment* (2004)27, 1159-1168.
- Lagos, O; Vanegas, S. 2003. Impacto del aprovechamiento forestal en la biomasa y carbono de bosques naturales de Nueva Quezada, Río San Juan. Tesis Msc. Managua, NI, Universidad Centroamericana. 108 p.
- Lee, G. 2002. Estudio preliminar para la estimación de biomasa y cuantificación de carbono para *Vochysia guatemalensis*, *Calophyllum brasiliense* y *Cybistax donnell-smithii* en bosques naturales de Guatemala. Tesis Lic. Ing. Arg. Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala. 75 p.

- Lema, T; Parra, R. 1995. Ecuaciones de crecimiento, conicidad y de volumen para las plantaciones de las Empresas Publicas de Medellín. Convenio Universidad Nacional de Colombia - EEPMM. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellin. Medellín, CO 79 p.
- Little, D; Supriati, K; Petheram, R. 1989. Mineral composition of Indonesian forages. Trinidad. Tropical Agriculture 66:33-37.
- López, D; Soto, L; Jiménez, G; Hernández, S. 2003. Relaciones alométricas para la predicción de biomasa forrajera y leña de *Acacia pennatula* y *Guazuma ulmifolia* en dos comunidades del norte de Chiapas, México. Interciencia. Caracas, Ve, Asociación Interciencia, Junio, 28(006): 334-339.
- López, M. 2002. Estimación de carbono y biomasa de bosques secundarios y plantaciones forestales en el noroccidente de Ecuador. Gesellschaft fur Technische Zusammenarbeit – GTZ. Quito, EC. 32 p.
- Mäkela, A. 1986. Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height grown in trees. J. Theor. Biol. 123:103-120.
- Martinez, R; Rojo, G; Martínez, G; Mata, J. 2007. Análisis del crecimiento y producción de látex en plantaciones forestales comerciales de hule (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) en el estado de Oaxaca, México. Revista de la Sociedad, Cultura y Desarrollo sustentable 3(2): 565-578.
- Menalled, F; Kelty, M; Ewel, J. 1998. Canopy development in tropical tree plantations. A comparison of species mixtures and monocultures. Forest ecology and Management 104(1): 249-263.
- Miller, J. 1985. Systematics of the genus *Cordia* (Boraginaceae) in Mexico and Central America. 686 p.
- Monroy, C; Návar, J. 2004. Ecuaciones de aditividad para estimar componentes de biomasa de *Hevea brasiliensis* Mull. Arg., en Veracruz, México. Madera y Bosques 10(2):29-43.
- Montero, M; Kanninen, M. 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.

- Montero, M; Kanninen, M. 2005. *Terminalia amazonia*; ecología y silvicultura. Serie Técnica (339): 32 p.
- Montero, M; Montagnini, F. 2001. Modelos alométricos para la estimación de biomasa de diez especies nativas en plantaciones en la región Atlántica de Costa Rica. Centro agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE. Revista Recursos Naturales y Ambiente, no: 45.
- Morataya, R. 1996. Desarrollo de modelos de predicción para peso de follaje y volumen de albura: aplicación de la Teoría del Modelo Vascular (TMV) e implicaciones en el manejo, en *Tectona grandis* L. y *Gmelina arborea* Roxb., Hojanca, Guanacaste, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 140 p.
- Muñoz, C; Cancino, J; Espinosa, M. 2005. Analysis of aboveground biomass in a mature stand of *Pinus radiata*. Bosque 26 (3):33-44.
- Navarro, C; Martínez, H. 1992. El Pochote *Bombacopsis quinata* en Costa Rica Guía Silvicultural para el Establecimiento en Plantaciones. Informe Técnico (Serie Técnica) no. 142:1-41.
- Onyekwelu, J. 2004. Above-ground biomass production and biomass equations for even-aged *Gmelina arborea* (ROXB) plantations in south-western Nigeria. Biomass and Bioenergy 26: 39-46.
- Ortiz, M. 1993. Técnicas para la estimación del crecimiento y rendimiento de árboles individuales y bosques. Cartago Costa Rica, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 71 p.
- Pérez, D. 1998. Desarrollo de escenarios de crecimiento con base en la relación de la composición y la estructura de copa en la productividad en plantaciones de *Tectona grandis* y *Bombacopsis quinata* en Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 182 p.
- Pérez, D; Kanninen, M. 2002. Wood specific gravity and aboveground biomass of *Bombacopsis quinata* plantations in Costa Rica. Forest Ecology and Management 165 (2002) 1-9.
- Pérez, D; Kanninen, M; Ugalde, L. 2003. Stand growth scenarios for *Bombacopsis quinata* plantations in Costa Rica. Forest Ecology and Management 174 (2003) 345-352.

- Pérez, D; Kanninen, M. 2005. Hacia el manejo sostenible de la Teca (*Tectona grandis*) en Centroamérica. CIFOR (Centro Internacional de Investigación Forestal), Bogor, ID. 10 p.
- Precious Woods, CR. 2007. Corporate Brochure (en línea). Liberia, CR. Consultado 5 ago. 2007. Disponible en <http://www.preciouswoods.com>.
- Puntieri, J; Bartélémy, D; de Reffye, P; Brion, C. 1995. Análisis, modelización y simulación de la arquitectura de las plantas. En: Avances y aplicaciones en la región andino-Patagónica, P. 547 -573.
- Reineke, L. 1933. Perfecting a stand density index for even-aged forests. *Tour. Agric. Res.* 46:627-38.
- Restrepo, C. 2002. Relaciones entre la cobertura arbórea en potreros y la producción bovina en fincas ganaderas en el trópico seco, Cañas, Costa Rica. Tesis. Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 102 p.
- Reyes, G; Brown, S; Chapman, J; Lugo, E. 1992. Wood densities of tropical tree species. United States Department of Agriculture. Southern Forest Experiment Station. New Orleans, Louisiana. 98 p.
- Rodríguez, R; Espinosa, M; Real, P. 2003. Using the 3-PG in the analysis of productivity of radiata pine plantations under different silvicultural regimes. *Bosque Valdivia* 24 (1):35-45.
- Rojas, A. 2003. Ordenación forestal práctica. Ed Gente Nueva Ltda. Ibagué, Colombia. 167 p.
- Salazar, R. 1989. Guía para la investigación silvicultural de especies de uso múltiple. Turrialba, CR, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE. 194 p. (Boletín Técnico no. 20).
- Salazar, R; Soihet, C; Méndez, J. 2000. *Terminalia oblonga* (Ruiz & Pav.) Steud. Manejo de semillas de 100 especies forestales de América Latina. Catie, Turrialba, CR. Manual Técnico 1(41): 55-56.
- Schlegel, B; Gayoso, J; Guerra, J. 2002. Medición de la capacidad de captura de carbono en bosques de Chile y promoción en el mercado mundial. Manual de procedimientos de muestreo de biomasa forestal. Universidad Austral de Chile. Valdivia, CL. 26 p.

- Shinozaki, W; Yoda, K; Hozumi, K; Kira, T. 1964. A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory I Basic analysis. *Journal Ecology* 14:97-105.
- Somarriba, E; Beer, J. 1987. Dimensions, volumes and growth of *Cordia alliodora* in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management* 1987:113-126.
- Somogyi, Z; Cienciala, E; Muukkonen, P; Lehtonen, A; Weiss, P. 2006. Indirect methods of large scale forest biomass estimation. *European Journal of Forest Research* feb. 2006: 11 p.
- Sprugel, D. 2002. When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. *Tree Physiology* 22:1119-1124.
- Synnott, T. 1990. Manual de Procedimiento de Parcelas Permanentes para Bosque Húmedo Tropical. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Serie de Apoyo Académico N° 12. Costa Rica, 103 p.
- Tourn, G; Barthélémy, D; Grosfeld, J. 1999. Una aproximación a la arquitectura vegetal: conceptos, objetivos y metodología. *Boletín de la sociedad argentina de Botánica* 34: 85 - 99.
- Ureña, H. 1999. Ceiba Roja, *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand: establecimiento y manejo de una especie tropical. Monterrey Forestal, CO. 100 p.
- Valdivieso, R. 1997. Crecimiento de Laurel (*Cordia alliodora* (Ruiz y Pavón) Oken) como componente maderable de sistemas agroforestales en Talamanca, Costa Rica y Changuinola, Panamá. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 70 p.
- Vallejo, A. 2000. Plan de Ordenación de Monterrey Forestal. A. Vallejo. Colombia, s.e. 16 p.
- Vallejo, A. 2008. Ocupación del rodal y crecimiento. Turrialba, CR, Catie, Grupo cambio Global. (Comunicación personal).
- Vélez, F. 1994. Manejo silvicultural de plantaciones de ciprés (*Cupressus lusitanica* Mill.) con base en la densidad del bosque. Medellín, s.e. 47 p.
- Vidal, A; Benítez, J; Rodríguez, J; Carlos, R; Gra, H: 2003. Estimation of crown biomass for standing tres of *Pinus caribaea* var. *caribaea*. In the forest integrated enterprise "La Palma" in the Pinar del Río province, Cuba. *Quebracho* 11.60-66.

- Wadsworth, F. 2000. Producción Forestal para América Tropical. Departamento de agricultura de los Estados Unidos. Washington, US. 512 p.
- Waring, R. 1981. Efficiency of tree crowns and sternwood production at different canopy leaf densities. *In Forestry* 54 (2):129-137.
- Watzlawick, L; Sanquetta, C; de Mello, A; Arce, J. 2001. Ecuaciones de biomasa aérea en plantaciones de *Araucaria angustifolia* en el sur del estado de Paraná, Brasil. *In Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la captura de Carbono en Ecosistemas Forestales* (2001, Valdivia, CL). Valdivia, CL. 10 p.
- Zhang, Y. 1997. Physiologically based simulation model for loblolly pine. Georgia, Athens, GA: University of Georgia, 127 p.

7 ANEXOS

Anexo 1. Descripción de los modelos arquitectónicos según clasificación de Hallé

1. Árboles monocaules

Son los árboles no ramificados, cuyos ejes vegetativos giran sobre un solo eje, formado por un solo meristemo. Los ejes pueden llevar meristemas laterales, pero estos normalmente no funcionan. Todos los modelos descritos a continuación fueron tomados del trabajo de Hallé y Oldemán 1970.

1.1 Modelo de Holttum

Especies arborescentes o herbáceas que son a la vez monocaules y monocárpicas. La aparición de una inflorescencia terminal corresponde a la última diferenciación del meristema apical. Este meristema se sexualiza y deja de funcionar (Cuadro A-1). La elaboración de un aparato vegetativo de gran dimensión y destinado a desaparecer después de una floración, no es una buena solución. Por eso este modelo es poco frecuente y poco competitivo.

Cuadro A- 1 Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo Holttum

Familia	Género	Especie
Agavaceae	<i>Agave</i> <i>Fourcroya</i>	
Bromeliaceae		<i>Puya raimondii</i> Harms
Musáceae		<i>Ensete edule</i> Bruce ex Horan <i>Corypha umbraculifera</i> L <i>Arenga saccharifera</i> Labill
Palmae	<i>Plectocomia</i>	<i>Metroxylon salomonense</i> (Warb.) Becc
Boraginaceae	<i>Echium</i>	
Lobeliaceae	<i>Lobelia</i>	
Rutaceae	<i>Spathelia, Sohnreyia</i>	

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

1.2 Modelo de Corner

Especies arborescentes de inflorescencias laterales. La sexualidad no detiene el crecimiento. Existen variaciones debidas a la posición de las inflorescencias (entre las hojas, en el tronco y en la base del tronco (Cuadro A-2).

Cuadro A- 2. Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo de Corner

Familia	Especie
Cyateaceae	<i>Alsophila australis</i> R.
Cycadaceae	<i>Cycas circinales</i> L.
Liliaceae	<i>Nolina recurvata</i> Helms.
Anacardiaceae	<i>Trichoscypha ferruginea</i> Enlg
Araliaceae	<i>Brassaia palmata</i> Decne & Planch
Capparidaceae	<i>Euadenia eminens</i> Hook. F
Euphorbiaceae	<i>Pycnocomia angustifolia</i> Prain
Flacourtiaceae	<i>Phyllobotryum soyauxianum</i> Baill
Meliaceae	<i>Guarea Richardiana</i> A. Juss.
Moraceae	<i>Ficus theophrastoides</i> Seem.
Ochnaceae	<i>Campylospermum</i> sp.
Rubiaceae	<i>Pentagonia Gigantifolia</i> Ducke
Sapindaceae	<i>Chytranthus Manganotti</i>
Sapotaceae	<i>Delpydora macrophylla</i> Pierre
Simaroubaceae	<i>Brucea antidysenterica</i> J.F. Mill
Sterculiaceae	<i>Theobroma mariaae</i> (Mart.) K. Schum.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2. Árboles ramificados

El aparato vegetativo aéreo es edificado por más de un meristemo y comprende más de un eje. Ejes vegetativos equivalentes, con estructura segmentada y ortotrópicos. Entre la clasificación de los modelos ramificados, se presentan tres subgrupos. Primero está el grupo *ramificado sin diferenciación de ejes*. Los cuatro modelos a continuación descritos pertenecen a este grupo.

2.1 Modelo de Tomlinson

Cada segmento se origina de manera subterránea, a partir de la base del segmento precedente y el segmento tiene su propio sistema radicular. Resulta del desarrollo repetitivo de ejes ortótropos equivalentes. Las inflorescencias pueden ser terminales o laterales; el crecimiento puede ser continuo o rítmico. Puede derivarse del modelo de Holttum o del modelo de Corner (Cuadro A-3).

Cuadro A- 3. Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo de Tomlinson

Familia	Especie
Palmae	<i>Raphia gigantea</i> A. Chef.
	<i>Euterpe oleracea</i> Mart.
	<i>Phoenix</i> sp.
Musaceae	<i>Musa sapientum</i> L.
	<i>Musa paradisiaca</i> L.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.2 Modelo de Chamberlain

Estructura segmentada lineal, cada segmento da origen a sólo un segmento hijo, los segmentos surgen en la parte superior, por debajo de la inflorescencia terminal y son monocárpico. Este modelo se deriva del de Holttum por repetición lineal hendida (Cuadro A-4).

Cuadro A- 4 Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Chamberlain

Familia	Especie
Euphorbiaceae	<i>Jatropha multifida</i> L.
Bignoniaceae	<i>Oroxylon indicum</i>
Loganiaceae	<i>Potalia amara</i> Abul.
Sapindaceae	<i>Talasia elephantipes</i>
Verbenaceae	<i>Clerodendron paniculatum</i> L.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.3 Modelo de Leeuwenberg

Formado por ejes ortótopos equivalentes con crecimiento determinado por la producción de una inflorescencia terminal. La ramificación produce varios ejes equivalentes y a su vez ortótopos, con crecimiento determinado. La ramificación está relacionada con la inflorescencia, teniendo lugar desde la floración, y en posición distal, debajo de la inflorescencia, excepto en los ejes juveniles donde puede haber ramificación sin inflorescencia. En estos casos el meristemo terminal generalmente deja de funcionar (Cuadro A-5).

Cuadro A- 5 Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Leeuwenberg

Familia	Especie
Liliaceae	<i>Aloe dichotoma</i> L
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i> L.
Araliaceae	<i>Didymopanax morototoni</i> (Aubl.) Decae. & Planch.
Boraginaceae	<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. &Schult
Melastomaceae	<i>Miconia plukenetii</i> Naudin.
Rubiaceae	<i>Cephaelis tomentosa</i> (Aubl.) Vahl
Sapindaceae	<i>Pseudima frutescens</i>
Solanaceae	<i>Solanum atropurpureum</i> Schrank.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.4 Modelo de Schoute

Estructura segmentada, donde el final del crecimiento de cada segmento no es debido a la sexualidad, la cual es lateral. Es un modelo excesivamente raro en la naturaleza, su estructura es ramificada tridimensional. El meristema edificador de cada segmento desaparece por alguna razón y es reemplazado por dos meristemas laterales que edifican dos brazos. Debido a la rareza ya mencionada sólo se encuentra *Hyphaene thebaica* Mart.

El segundo grupo lo componen 14 modelos cuya característica es poseer *ejes vegetativos diferenciados*. En estos ejes ocurre una modificación del funcionamiento del genoma, aparecen en un orden constante y presentan una especialización funcional. La principal diferenciación ocurre entre el **tronco** y las **ramas**. El tronco conserva principalmente el rol arquitectural y constituye el sistema central de comunicación y transporte. Las ramas en principio asumen el papel de la fotosíntesis y la formación de órganos sexuales. Los elementos para la clasificación son:

- Modo de crecimiento: continuo o rítmico.
- Estructura del tronco: monopódico o simpódico.
- Estructura y comportamiento de las ramas: ortotrópicas o plagiotrópicas.
- Posición de los órganos sexuales (inflorescencias): terminales o laterales.

2.5 Modelo de Kwan-Koriba

Estructura segmentada, segmentos monocárpicos. Segmentos inicialmente idénticos, secundariamente diferenciados en tronco y ramas, éstas plagiotrópicas por aposición. Filotaxia

espiralada sobre el arreglo de ejes, cercano al modelo de Leeuwenberg, del cual se deriva por aparición de un desequilibrio entre segmentos inicialmente idénticos, tardíos, aleatorios y reversibles (Cuadro A-6).

Cuadro A- 6 Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Kwan-Koriba

Familia	Especie
Apocinaceae	<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson
Bombacaceae	<i>Ochroma lagopus</i> Sw.
Euphorbiaceae	<i>Hura crepitans</i> L.
Lecythidaceae	<i>Combretodendron africanum</i> (Welw. Ex Benth. & Hook. F.9 Exell
Sterculiaceae	<i>Octolobus heteromerus</i> K. Schum.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.6 Modelo de Prévost

El tronco es un simpodio de ejes con crecimiento determinado. Generalmente los ejes terminan en una bola de parénquima. Estructura con segmentos monocárpicos diversamente especializados. La diferenciación aparece de golpe, desde las primeras etapas los segmentos del tronco y los de las ramas son morfológica y funcionalmente diferentes. Ramas plagiotrópicas por aposición. Filotaxia espiralada sobre el arreglo de los ejes (Cuadro A-7).

- Cercano al modelo de Kwan-Koriba, pero los segmentos de tronco y ramas tienen orígenes diferenciados.
- Cercano al modelo de Leeuwenberg, se deriva por repetición lineal indefinida, los segmentos epicótilos constituyen los segmentos del tronco.

Cuadro A- 7 Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo Prévost

Familia	Especie
Acanthaceae	<i>Thomandersia anacoreta</i>
Apocynaceae	<i>Alstonia angustiloba</i> Miq.
Boraginaceae	<i>Cordia tetrandra</i> Aubl.
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia pulcherrima</i> Wild.
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.7 Modelo de Fagerlind

Tronco monopódico, cuyo crecimiento rítmico confiere a las ramas una disposición verticilada o subverticilada. Ramas con estructura segmentada, plagiotrópicas por aposición. Segmentos con una filotaxia generalmente espiralada, siempre monocárpicas (Cuadro A-8).

- Existe un meristemo aéreo con funcionamiento indefinido.
- Se deriva del modelo de Prévost por funcionamiento indefinido del meristemo epicótilo: el tronco articulado es reemplazado por un tronco monopódico, edificado por un meristemo ortotrópico tan durable como el árbol mismo.
- Modelo adoptado por la mayor parte de las especies arborescentes actuales.

Cuadro A- 8 Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo de Fagerlind

Familia	Especie
Bombacaceae	<i>Quararibea sp.</i>
Clusiaceae	<i>Tovomita plumierii</i>
Malpighiaceae	<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L) DC.
Melastomataceae	<i>Miconia sp.</i>
Rubiaceae	<i>Rothmannia longiflora</i> Salisb.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.7 Modelo de Petit

Tronco monopódico con crecimiento continuo, sobre el cual se insertan las ramas de manera continua o difusa. Las ramas tienen una estructura segmentada, plagiotrópica por aposición. Los segmentos tienen una filotaxia generalmente espiralada, excepcionalmente dística, siempre monocárpicas. Difiere del modelo de Fagerlind en que las ramas se reparten sobre el tronco de manera no verticilada sino difusa o continua, porque el meristemo edificador no tiene un funcionamiento rítmico sino continuo (Cuadro A-9).

Cuadro A- 9 Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Petit

Familia	Especie
Annonaceae	<i>Fusea longifolia</i> Aubl.
Euforbiaceae	<i>Tetrorchidium didymostemon</i> (Baill) Pax &K. Hoffm.
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i> L.
Rubiaceae	<i>Massularia acuminata</i> (G. Don) Bullock es Hoyle

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.8 Modelo de Rauh

Esta arquitectura se define por los siguientes atributos: el tronco se dispone en forma monopodial. Es un eje ortótropo con filotaxis espiralada, en que el crecimiento es de rítmico a indefinido. La ritmicidad del sistema meristemático se manifiesta en la formación de una yema apical, que al desarrollarse alcanza al árbol adulto. El ritmo de funcionamiento del meristemo apical es endógeno, pero modulado por el medio ambiente.

La ramificación es igualmente rítmica. Las ramas largas (macroblastos) aparecen en pseudovercillos en la parte subterminal de las unidades de crecimiento, así como el tronco, del cuál ellas son homólogas, son monopódicas, ortótropas, de crecimiento rítmico indefinido y con filotaxis espiralada. Los sexos (conos y amentos) aparecen lateralmente, en general sobre los últimos ejes, no bloqueando el crecimiento de los ejes vegetativos (Cuadro A-10).

Cuadro A- 10 Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo de Rauh

Familia	Especie
Apocynaceae	<i>Couma guianensis</i>
Bombacaceae	<i>Eriotheca sp.</i>
Burseraceae	<i>Tetragastris altísima</i> Aubl.
Euphorbiaceae	<i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. Ex A. Juss) Mull Arg.
Moraceae	<i>Cecropia surinamensis</i> Miq.
Melastomataceae	<i>Henriettella patrisiana</i> (DC.) Naudin
Tiliaceae	<i>Chistiana africana</i>

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.9 Modelo de McClure

Consta de dos tipos de ejes. Los tallos son ortótropos y se originan por ramificación basal; apicalmente representan ramas plagiótropas. Ambos tipos de ejes tienen un crecimiento determinado y un alto grado de preformación. Esto último significa que en la yema ya están formadas todas las partes de los ejes antes del crecimiento en extensión. Ecológicamente significa que durante la extensión, es decir, al “poner en su lugar” al eje, no puede haber ajustes mayores en la organización del mismo.

2.10 Modelo de Scarrone

Arquitectura caracterizada por un tronco ortótropo con crecimiento rítmico, formado pseudovercillos de ramas ortótropas y simpodiales por substitución, con inflorescencias

terminales. Este modelo difiere del Leeuwenberg por la adquisición de un funcionamiento helicoidal indefinido, estos tienen un tronco monopólico y crecimiento rítmico (Cuadro A-11).

Cuadro A- 11 Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Scarrone

Familia	Especie
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.
Apocynaceae	<i>Thevetia peruviana</i> (Pers.) K. Schum.
Melastomataceae	<i>Tocota guianensis</i>
Meliaceae	<i>Carapa guianensis</i> Aubl.
Sapindaceae	<i>Aesculus pavia</i> L.
Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i> Aubl.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.11 Modelo de Stone

Se forma por un tronco ortótropo con crecimiento continuo y ramas ortótropas, simpodiales por sustitución. Las inflorescencias son terminales.

2.12 Modelote Attims

Se forma por un eje principal ortótropo, con crecimiento y ramificación continua, y ramas también ortótropas. Las inflorescencias son laterales. Este modelo se diferencia en que los meristemas están compuestos por dos ejes aéreos, no por un funcionamiento rítmico (Cuadro A-12).

Cuadro A- 12 Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Attims

Familia	Especie
Casuarinaceae	<i>Casuaria equisetifolia</i>
Clusiaceae	<i>Garcinia gnetoides</i> Hutch. & Dalziel
Caesalpiaceae	<i>Dipteryx odorata</i> Aubl.
Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora racemosa</i> G. Mey.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.13 Modelo de Aubreville

Arquitectura caracterizada por un tronco monopódico ortótropo con crecimiento rítmico y filotaxia en espiral o decusada. Este tronco lleva pseudoverticilos de ramas simpodiales, cada una constituida por ejes mixtos plagio-ortótropos, con floración lateral. Este

modo de formación de una rama plagiótropa por ejes de crecimiento indeterminado se denomina plagiotropía por aposición (Halle et ál. 1978) (Cuadro A-13).

Cuadro A-13 Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Aubreville

Familia	Especie
Bombacaceae	<i>Pachira acuatica</i>
Combretaceae	<i>Terminalia pamea</i> DC.
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus pseudopaniculatus</i>
Euphorbiaceae	<i>Macaranga populifolia</i> (Miq.) Mull. Arg.
Flacourtiaceae	<i>Pangium edule</i> Reinw.
Lauraceae	<i>Ocotea rodiaei</i>
Malpighiaceae	<i>Byrsonima spicata</i> (Cav.) DC.
Moraceae	<i>Pourouma minor</i> Benoist
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum taiense</i> Aubrév. & Pellegr. <i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A. Chef.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.14 Modelo de Nozeran

Arquitectura caracterizada por un tronco ortótropo, simpodial, donde cada eje del simposio muestra crecimiento determinado, generalmente en una bola de parénquima y en posición apical un verticilo de ramas plagiótropas: la plagiotropía está establecida por la posición de las hojas, no por aposición o substitución. El crecimiento de los dos tipos de ejes puede o no ser rítmico. Las ramas pueden ser simpódicas o monopódicas. La posición de la inflorescencia no influye en el modelo. El *Theobroma cacao* L. de la familia Sterculiaceae es el caso más representativo de este tipo de modelo.

2.15 Modelo de Roux

Arquitectura determinada por un tronco ortótropo monopólico con crecimiento continuo, las ramas son plagiótropas y están insertadas continuamente. La posición de la inflorescencia no es determinante para la clasificación de este modelo (Cuadro A-14).

Cuadro A- 14 Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Roux

Familia	Especie
Annonaceae	<i>Xylopi aethiopicak</i> (Dunal) A. Rich.
Apocynaceae	<i>Alyxia ruscifolia</i> R. Br.
Bombacaceae	<i>Durio zibethinus</i> Rumph. Ex Murray
Celastraceae	<i>Goupia glabra</i> Aubl.
Dypterocarpaceae	<i>Hopea odorata</i> Roxb.
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus discoideus</i> (Baill.) Mull. Arg.
Flacourtiaceae	<i>Casearia bracteifera</i> Sagot
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L.f.
Lecythidaceae	<i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.
Moraceae	<i>Perebea gianenesis</i>
Polygonaceae	<i>Coccoloba latifolia</i> Lam.
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum subnudum</i> Baker
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i> L.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.16 Modelo de Cook

Es igual al modelo de Roux, pero las ramas son filiformes, es decir, que parecen hojas compuestas; tiene un crecimiento determinado sin formar simposios. El tronco es un monopodio ortótropo y filotaxia espiralada (Cuadro A-15).

Cuadro A-15 Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo de Cook

Familia	Especie
Annonaceae	<i>Drepananthus sp.</i>
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus muellerianus</i> (Kuntze) Exell
Flacourtiaceae	<i>Ryania speciosa</i> Vahl
Moraceae	<i>Castilloa elastica</i> Cerv.
Rubiaceae	<i>Pouchetia africana</i> A. Rich. Ex DC.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.17 Modelo de Massart

Arquitectura caracterizada por un tronco monopólico ortótropo, con crecimiento rítmico y filotaxia en espiral o decusada. Este tronco lleva pseudoverticilios de ramas plagiótropas. Este modelo tiene mucha similitud con el modelo de Nozeran, pero se diferencia

por el funcionamiento indefinido del ápice ortótropo: el tronco articulado es reemplazado por un tronco monopólico y crecimiento rítmico. También presenta similitud con el modelo Rauh, del cual se diferencia por las ramas plagiótropas (Cuadro A-16).

Cuadro A- 16 Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo de Massart

Familia	Especie
Apocynaceae	<i>Aspidosperma sp.</i>
Aquifoliaceae	<i>Ilex aquifolium L.</i>
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra (L.) Gaertn.</i>
Euphorbiaceae	<i>sapium aucuparium Jacq.</i>
Clusiaceae	<i>Platonia insignis Mart.</i>
Lauraceae	<i>Ocotea guianensis Aubl.</i>
Lecythidaceae	<i>Couratari stellana</i>
Myristicaceae	<i>Virola melinonii (Benoist) A.C. Sm.</i>
Sterculiaceae	<i>Theobroma grandiflora</i>

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

El tercer grupo lo forman las especies con *ejes vegetativos mixtos*, compuesto por tres modelos y cuyas características son:

2.18 Modelo de Mangenot

El meristemo apical produce primero una parte basal vertical, luego una parte distal horizontal horizontal, muchas veces relacionada con cambios en su filotaxia, de espiral a dística, y de hojas pequeñas a grandes. La superposición indeterminada de tales ejes, al nivel de la transición de vertical a horizontal, construye la arquitectura del árbol, con el tronco formado por el encadenamiento sucesivo de las partes próximas verticales de cada uno de los ejes. Las ramas resultan de las partes distales horizontales de cada eje (Cuadro A-17).

Cuadro A- 17 Lista de algunas especies con arquitectura del modelo Mangenot

Familia	Especie
Annonaceae	<i>Guatteria sp.</i>
Clusiaceae	<i>Vismia ferruginea Kunth</i>
Melastomataceae	<i>Maieta guianensis Aubl.</i>
Rubiaceae	<i>Canthium orthacanthum Robyns</i>

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.19 *Modelo Champagnat*

Definido por la superposición de ejes mixtos ortótopos. Las partes distales se vuelven péndulas y forman las ramas. Las partes próximas forman un tronco simpódico (Cuadro A-18).

Cuadro A- 18. Lista de algunas familias y especies con arquitectura del modelo de Champagnat

Familia	Especie
Apocynaceae	<i>Lochnera rosea</i> (L.) Rchb. Ex K. Schum.
Bignoniaceae	<i>Crescencia cujete</i>
Boraginaceae	<i>Cordia macrostachya</i> (Jacq.) Roem. & Schult.
Caprifoliaceae	<i>Sambucus nigra</i> L.
Euphorbiaceae	<i>Alchornea cordifolia</i> (Schumach. & Thonn. In CF. Schumacher) Mull. Arg.
Papilionaceae	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.
Meliaceae	<i>Guarea guara</i> (Jacq.) P. Wilson
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

2.20 *Modelo de Troll*

Se define por ejes plagiótopos. La arquitectura está constituida por la sobreposición continua de estos ejes. Los ejes principales construyen parte del tronco y parte de una rama; la parte próxima crece erecta. La parte distal del eje forma la rama con o sin crecimiento determinado, y con ejes laterales en general sin formar una parte basal erecta. Los ejes aéreos de plagiotropía, con crecimiento horizontal, filotaxia dística o tendencia a disposición dística y las flores se forman cuando el árbol adulto (Cuadro A-19).

Cuadro A- 19 Lista de algunas familias, géneros y especies con arquitectura del modelo de Troll

Familia	Especie
Annonaceae	<i>Annona muricata</i> L.
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia tricaudata</i> Lem.
Combretaceae	<i>Strephonema pseudocola</i> A. Chev.
Euphorbiaceae	<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit.
Flacourtiaceae	<i>Banara guianensis</i> Aubl.
Clusiaceae	<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.
Lecythidaceae	<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.
Cesalpinaceae	<i>Bauhinia</i> sp.

Fuente: Halle y Oldeman (1970).

