

Instituto Tecnológico de Costa Rica

Escuela de Ingeniería Forestal

Tesis de grado

**Determinación de la fracción de carbono y peso específico básico
de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales
del Corredor Biológico Osa, Costa Rica**

Marcela Navarro Ceciliano

Cartago, Costa Rica
2011



Instituto Tecnológico de Costa Rica

Escuela de Ingeniería Forestal

**Determinación de la fracción de carbono y peso específico básico
de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales
del Corredor Biológico Osa, Costa Rica**

Tesis para optar por el grado de Licenciada en Ingeniería Forestal.

**Elaborado por
Marcela Navarro Ceciliano**

Cartago, Costa Rica
2011

Determinación de la fracción de carbono y peso específico básico de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica

Marcela Navarro Ceciliano

RESUMEN

Se realizó un muestreo de madera de cuatro especies forestales (*Apeiba tibourbou*, *Guatteria amplifolia*, *Hyeronima alchorneoides* y *Tetrathylacium macrophyllum*) en cuatro diferentes estadios sucesionales (5-15 años, 15-30 años, mayor a 30 años y bosques primarios) en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica. Se determinó el peso específico básico (PEB) y fracción de carbono (FC) de cada especie. Respecto el PEB, se encontró que para *Apeiba tibourbou* fue de 0,18, para *G. amplifolia* de 0,41, para *H. alchorneoides* de 0,55 y para *T. macrophyllum* de 0,54; además el PEB presentó diferencias significativas entre especies y solo una *G. amplifolia* presentó diferencias de PEB entre estadios sucesionales. En lo que corresponde a FC se encontró que para *Apeiba tibourbou* fue de 0,40, *G. amplifolia* de 0,49, *H. alchorneoides* de 0,51 y *T. macrophyllum* de 0,48; por otro lado, la FC no presentó diferencias significativas entre estadios sucesionales y únicamente *Apeiba tibourbou* mostró diferencias significativas de FC respecto a las demás especies. Existe una correlación entre el PEB y la FC en solo una especie, *T. macrophyllum*. El PEB y la FC cambian levemente conforme aumenta el estadio sucesional, pero sin seguir una tendencia clara. El PEB permite agrupar los estadios sucesionales en 2 grupos distintos (el más joven, de 5 a 15 años y el resto de los estadios). El PEB y la FC son características intrínsecas de las especies, por lo que se deben tomar en consideración cuando se pretenda calcular el almacenamiento de carbono de una especie en particular.

Palabras clave: peso específico básico, fracción de carbono, estadios sucesionales, Corredor Biológico Osa.

Determination of carbon content and specific gravity of four forest species in different successional stages of Corredor Biológico Osa, Costa Rica

Marcela Navarro Ceciliano

ABSTRACT

A wood sampling of four forestry species (*Apeiba tibourbou*, *Guatteria amplifolia*, *Hyeronima alchorneoides* and *Tetrathylacium macrophyllum*) has been executed in four different successional stages (5-15 years, 15-30 years, over 30 years and primary forest) at the biological corridor Osa, Costa Rica. The specific gravity (SG) and carbon content (CC) of each species had been determined. In reference to the SG, it was found that *A. tibourbou* had an amount of 0,18; *G. amplifolia* 0,41; *H. alchorneoides* 0,55 and the *T. macrophyllum* 0,54; moreover, the SG presented significant differences between species and only one *G. amplifolia* presented differences between successional stages. In regard to CC, it was found that *A. tibourbou* had an amount of 0,40; *G. amplifolia* 0,49; *H. alchorneoides* 0,51 and the *T. macrophyllum* 0,48. On other side, the CC presented significant differences between successional stages and *A. tibourbou* showed only significant differences of CC in comparison to the others species. There is a correlation between SG and CC of just one species, the *T. macrophyllum*. The SG and CC change slightly according to an increase in the successional stage, thus it does not follow a clear tendency. The SG allows grouping the successional stages in two different groups (the youngest from 5 to 15 years, and the rest of the stages). The SG and the CC are intrinsic characteristics of species, for it must be taken into consideration whenever is intended to calculate the storage of carbon of a particular species.

Keywords: specific gravity, carbon content, successional stages, Corredor Biológico Osa.

ACREDITACIÓN

Esta tesis fue aceptada por el Tribunal evaluador de la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica y aprobada por el mismo como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura.

Determinación de la fracción de carbono y peso específico básico de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica

Miembros del Tribunal Evaluador

Roger Moya Roque, Ph.D.
Director de Tesis

Edgar Ortiz Malavassi, Ph.D.
Lector

Braulio Vílchez Alvarado, Msc
Lector

Marcela Navarro Ceciliano
Estudiante

DEDICATORIA

A mi familia, donde cada miembro,
a su manera, me dio su apoyo incondicional en
cada momento de mi vida

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por darme todo...

A mi familia, por simplemente ser mi familia

A Roger Moya y todos los compañeros y compañeras del CIIBI, por todos estos años que me permitieron trabajar a su lado y descubrir el valor de hacer las cosas bien

A Braulio Vílchez, por su consejo, paciencia, amistad y confianza en el transcurso de mi formación y de éste proyecto

A todos los profesores y funcionarios de la Escuela de Ingeniería Forestal, por contribuir a mi formación académica

A los compas de forest, en especial a Heileen, por estar ahí en las buenas, las malas y las peores...

A ese "je ne ce qua", que ha estado los últimos meses dándome apoyo en todas las áreas imaginables

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	i
ABSTRACT.....	ii
ACREDITACIÓN.....	iii
DEDICATORIA	iv
AGRADECIMIENTOS.....	v
ÍNDICE GENERAL.....	vi
ÍNDICE DE UADROS.....	viii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	ix
ÍNDICE DE ANEXOS.....	x
INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVOS.....	3
Objetivo general	3
Objetivos específicos.....	3
HIPÓTESIS.....	4
REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
Efecto invernadero y cambio climático.....	5
Protocolo de Kyoto y la Convención sobre Cambio Climático.....	7
En el marco de la Política <i>Carbono Neutral</i>	8
El papel de los bosques	10
Peso específico básico y fracción de carbono de la madera, determinación e importancia.....	11
Descripción de Especies	14
<i>Apeiba tiborbou</i> Aubl. (Tiliaceae).	14
<i>Guatteria amplifolia</i> Triana & Planch (Annonaceae).....	14
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemao (Euphorbiaceae).....	14
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i> Poepp. & Endl. (Flacourtiaceae).	14
METODOLOGÍA	15
Sitio de estudio.....	15
Selección de especies.....	17
Muestreo	18

Determinación del peso específico básico de la madera	19
Determinación de la fracción de carbono.....	21
Preparación de las muestras	21
Determinación de la fracción de carbono.....	22
Análisis de datos	24
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	25
PESO ESPECÍFICO BÁSICO	25
Peso específico básico promedio	25
Efecto del diámetro en el peso específico básico por especie	27
Diferencia y tendencia del peso específico básico entre diferentes estadios sucesionales.....	30
FRACCIÓN DE CARBONO	34
Fracción de carbono promedio	34
Efecto del Diámetro en fracción de carbono por especie	36
Diferencia y tendencia de la fracción de carbono entre diferentes estadios sucesionales.....	38
Tendencia de la fracción de carbono por estadio sucesional.....	41
Influencia del peso específico básico sobre la fracción de carbono	43
Análisis Multivariado de Clúster.....	45
CONCLUSIONES	50
RECOMENDACIONES	51
BIBLIOGRAFÍA	52
ANEXOS.....	60

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Ubicación de las PPM en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica	17
Cuadro 2. Categorías de peso específico básico para la clasificación de la madera (adaptado de Barcenás 1985.....)	21
Cuadro 3. Peso específico básico de la madera de cuatro especies forestales en bosques secundarios y primarios tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	25
Cuadro 4. Peso específico básico de la madera en cuatro estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	31
Cuadro 5. Fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en bosques secundarios y primarios tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	34
Cuadro 6. Fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	39
Cuadro 7. Significancia del peso específico básico y el contenido de carbono sobre cuatro especies forestales y cuatro distintos estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Los Mogos, Bahía Chal, Río Piro y Matapalo y Península Osa, Costa Rica.	16
Figura 2. Posición de extracción de la muestra del árbol.	18
Figura 3. Efecto del diámetro a 1,30 m del suelo sobre el peso específico de cuatro especies forestales en cuatro distintos estadios sucesionales de bosques secundarios y primarios tropicales del corredor Biológico Osa, Costa Rica.	28
Figura 4. Peso específico promedio de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios sucesionales diferentes en bosques tropicales en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.	32
Figura 5. Efecto del diámetro a 1,30 m del suelo sobre el contenido de carbono de cuatro especies forestales en cuatro distintos estadios sucesionales de bosques tropicales del corredor Biológico Osa, Costa Rica.	37
Figura 6. Contenido de carbono promedio de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios sucesionales diferentes en bosques tropicales en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica	42
Figura 7. Efecto del peso específico sobre el contenido de carbono de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa.....	43
Figura 8. Número de individuos muestreados por especie según su clase diamétrica en bosques tropicales del Corredor Biológico Osa.....	44
Figura 9. Análisis de vinculación respecto al peso específico básico de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa.....	47

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Análisis de covarianza (ANCOVA) para el peso específico básico en función de las especies y prueba de Tukey para un alfa de 0,05.	60
Anexo 10. Análisis de covarianza (ANCOVA) del contenido de carbono para <i>T. macrophyllum</i> en función del estadio sucesional del bosque.	63
Anexo 2. Análisis de covarianza (ANCOVA) del peso específico básico para <i>A. tibourbou</i> en función del estadio sucesional del bosque.	60
Anexo 3. Análisis de covarianza (ANCOVA) del peso específico básico para <i>G. amplifolia</i> en función del estadio sucesional del bosque y pruebas de Tukey para un alfa de 0,05.	61
Anexo 4. Análisis de covarianza (ANCOVA) del peso específico básico para <i>H. alchorneoides</i> en función del estadio sucesional del bosque.	61
Anexo 5. Análisis de covarianza (ANCOVA) del peso específico básico para <i>T. macrophyllum</i> en función del estadio sucesional del bosque.	61
Anexo 6. Análisis de varianza para el contenido de carbono en función de las especies y prueba de Tukey para un alfa de 0,05.	62
Anexo 7. Análisis de covarianza (ANCOVA) del contenido de carbono para <i>A. tibourbou</i> en función del estadio sucesional del bosque.	62
Anexo 8. Análisis de covarianza (ANCOVA) del contenido de carbono para <i>G. amplifolia</i> en función del estadio sucesional del bosque.	62
Anexo 9. Análisis de covarianza (ANCOVA) del contenido de carbono para <i>H. alchorneoides</i> en función del estadio sucesional del bosque.	63

INTRODUCCIÓN

El mundo entero actualmente es consciente de la amenaza que representa el cambio climático para todas las actividades del ser humano, cambio derivado del efecto invernadero. Debido a ello, con la firma del Protocolo de Kyoto se decidió que todos los países firmantes (de los cuales 39 correspondían a países desarrollados), debían comprometerse a reducir sus emisiones de gases de efecto invernadero a la atmósfera (Moura-Costa 2001).

Por su parte, en la Convención Marco de la Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC), 115 naciones se reunieron para asumir un compromiso voluntario para reducir sus emisiones (Moura-Costa 2001).

Parte de las estrategias para limitar el cambio climático, están enfocadas en el uso del suelo y la cobertura forestal. Ello se refleja en el interés por el estudio de las aéreas boscosas y su capacidad de ser o no sumideros de carbono (Rojo-Martínez, Jasso-Mata y Velásquez-Martínez 2003). Otra estrategia propuesta, es la que pretende que países desarrollados, inviertan en proyectos para limitar el cambio climático en países en vías de desarrollo, de esta forma los primeros obtienen certificados de carbono, que prueban su colaboración a la gran empresa (Leonard y Locatelli 2001).

Otro punto a considerar, es la declaración de país *carbono neutral* que pretende alcanzar Costa Rica para el 2021 (ENCC 2008). Para lograr esta meta se deben considerar tanto aspectos políticos como ambientales; la combinación de ambos, pretende mejorar la gestión de los recursos naturales, sin dejar de lado el crecimiento económico del país.

Los bosques (sin importar el estado de desarrollo), son una alternativa para contrarrestar el cambio climático, ya que son sistemas dinámicos que constantemente absorben CO₂, que según Sarasíbar (2006), es el principal gas de efecto invernadero. De aquí su importancia dentro de las tácticas para enfrentar el cambio climático.

La dificultad que se enfrenta en este punto, consiste en la búsqueda de estrategias fiables y sencillas para evaluar las existencias de carbono en estos bosques, ya que aún no se han elaborado directrices para su medición (Schoene 2002).

Este trabajo pretende determinar y comparar el peso específico básico y la fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales distribuidas en cuatro distintos estadios sucesionales en la zona sur de Costa Rica y, de esta manera, aportar información que permita establecer la verdadera capacidad de almacenamiento de carbono de algunas especies presentes en los bosques secundarios y primarios costarricenses.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la fracción de carbono y peso específico básico en cuatro especies forestales (*Apeiba tibourbou*, *Guatteria amplifolia*, *Hyeronima alchorneoides* y *Tetrathylacium macrophyllum*) en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa.

Objetivos específicos

- Establecer la correlación entre el diámetro a 1,30 m del suelo con el peso específico básico y la fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa.
- Establecer la correlación entre estadio sucesional y el peso específico básico y la fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales del Corredor Biológico Osa.
- Establecer la relación entre el peso específico básico y fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

HIPÓTESIS

Para la realización del estudio, se han de considerar distintas hipótesis. Estas giran alrededor de la indagación de la existencia de diferencias significativas del peso específico básico y fracción de carbono de la madera, de las cuatro especies forestales ubicadas en los distintos estadios sucesionales de los bosques tropicales del Corredor Biológico Osa. El segundo nivel de estudio, corresponde a determinar la influencia del diámetro a 1,30 m del suelo, estadio sucesional y especie, sobre el peso específico básico y fracción de carbono. Por último se pretende a determinar la correlación entre peso específico básico y fracción de carbono de la madera de las cuatro especies forestales seleccionadas.

REVISIÓN DE LITERATURA

Efecto invernadero y cambio climático

El cambio climático comprende una variación significativa del estado general del clima en el planeta (IPCC 2007), éste se conoce con el nombre de “calentamiento global”; su ritmo, extensión e impactos a nivel regional aún no se han determinado con precisión. El efecto invernadero se ha catalogado como lo responsable del cambio climático (IPCC 2007; Seppänen 2002).

En principio el efecto invernadero, es el fenómeno responsable de mantener la vida tal y como se conoce en el planeta, ya que los gases que se encuentran naturalmente en la atmósfera, se encargan de dejar entrar la radiación solar y dejar dentro del planeta cierta proporción de la misma, lo que garantiza temperaturas y condiciones favorables para mantener la vida. (Amador 2003; Sarasíbar 2006). Se ha catalogado que el fenómeno descrito anteriormente, ha sido alterado por las actividades antropogénicas, y por consiguiente, es el culpable del cambio climático.

El proceso de industrialización y el empleo excesivo de ciertas tecnologías para generar energía (uso de carbón y combustibles fósiles) (Sarasíbar 2006), así como las transformaciones de los ecosistemas, en particular la deforestación (Leonard y Locatelli 2001), han provocado el excesivo aumento en la atmósfera de los gases de efecto invernadero (GEI), que se encargan de evitar el escape de la radiación solar, provocando un aumento en la temperatura del planeta (Sarasíbar 2006).

Entre los GEI producidos se destacan el metano, el óxido nítrico, los clorofluorocarbonos y el más importante de todos, el dióxido de carbono (Sarasibar 2006; Seppänen 2002). Se estima que la concentración de CO₂ en la atmósfera ha aumentado un 25% desde que inició la era de la industrialización (Leonard y Locatelli 2001), además los procesos industriales, actualmente, emiten un 84% del CO₂ mundial (PNUMA 2003).

Las consecuencias del cambio climático son variadas, y muchas de ellas potencialmente desastrosas, entre las que se destacan:

- Daños a los ecosistemas: el aumento de la temperatura provocaría el colapso de ecosistemas. Los bosques tienden a morir y con la descomposición y quema de madera, se produce más CO₂, lo que incrementaría aún más el calentamiento (Sempere y Riechmann 2000). También provocará, la extinción de especies y cambios en el comportamiento de animales (Medina 2009; Sempere y Riechmann 2000).
- Elevación del nivel del mar: el calentamiento global, provocará una elevación de unos 5 mm anuales del nivel del mar (por dilatación térmica de las aguas y la fusión de hielos y glaciares). Ésta elevación causa erosión, salinización de los territorios expuestos y pérdida de parte del territorio de muchos países (Sempere y Riechmann 2000; Hansen 2004).
- Alteraciones climáticas y escasez de alimentos: habrá afectación directa sobre la producción agrícola industrial, ya que significará una alta reproducción y proliferación de plagas y enfermedades. La escasez de alimento significaría problemas en los países más pobres del planeta (Sempere y Riechmann 2000). Los bajos recursos financieros y la desigualdad, haría que el acceso a la alimentación básica, estuviese fuera del alcance (Martens, Slooff y Jackson 1998).

- Incremento de las catástrofes *naturales*: estas son las consecuencias más notorias del cambio climático al que se enfrenta la humanidad. Ejemplo de ello lo son huracanes y oleadas de calor, que se han aumentado en cantidad e intensidad (Parry, Canziani y Palutikof 2008).

Estos cambios van en aumento, y se debe hacer algo con el fin de revertirlos o al menos reducir su intensidad,

Protocolo de Kyoto y la Convención sobre Cambio Climático

El mundo ha tomado conciencia sobre la necesidad de tomar medidas para limitar las consecuencias ambientales del desarrollo humano. Por ello, se llevó a cabo el Protocolo de Kyoto, donde 39 países se comprometieron a reducir las emisiones de GEI (Medina 2009). El objetivo primordial de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre los Cambios Climáticos, es la estabilización de las concentraciones de gases con efecto invernadero a nivel mundial, hasta un punto en el que se prevengan los efectos *peligrosos* para el clima y, exige concretamente, que se logre dentro de un marco cronológico prudencial (Martens; Slooff y Jackson 1998).

Entre las estrategias que se decidieron implementar luego de la conferencia, son las que corresponden a los llamados Mecanismos de Desarrollo Limpio (MDL). Una de las estrategias consiste en el asocio de países industrializados y no industrializados, donde los primeros financiarían distintos proyectos en los países no desarrollados, para contribuir al control y limitación del cambio climático. A cambio, quienes se dediquen a financiar dichos proyectos, obtendrán Certificados de Reducción de Emisión (CRE), que funcionarán para contabilizar las contribuciones de los países a reducir los efectos de cambio climático, y por ende, cumplir los objetivos de la Convención. Para implementar este MDL y los demás que se proponen, se deben afrontar numerosas dificultades relativas a los escenarios de referencia, la medición de las emisiones y cláusula de pérdida de cobertura (Leonard y Locatelli 2001).

En el marco de la Política *Carbono Neutral*

Costa Rica, durante el gobierno comprendido entre el 2006 y 2010, decidió adquirir un compromiso ambicioso: proponer al país alcanzar un gran reto para el 2021, el cual consiste en lograr la *carbono neutralidad*. La decisión tomada ahora sugiere muchos desafíos, que empiezan por la implementación de políticas que encaminen a este rumbo (ENCC 2008).

Ahora bien, ¿en qué consiste la *carbono neutralidad*? El concepto es el siguiente: la *carbono neutralidad* se obtiene cuando la suma de las emisiones y la captura de carbono, arrojan un valor neutral (equivalente a 0), ello sin comprometer el desarrollo económico del país ni el medio ambiente (ENCC 2008).

Para Costa Rica, la declaración unilateral de *carbono neutral*, significa la implementación de mecanismos de mercado que fomenten una reconversión tecnológica, una serie de políticas dirigidas a los sectores de energía, el manejo de desechos y al sector tierra (apuntando a la mejora de la capacidad de fijación de carbono y el control de la deforestación). En este último punto, es donde se ve la oportunidad para el sector forestal de tener un mayor protagonismo, con la creación de un mercado local de servicios ambientales (Obando 2008).

Se sugiere que como parte de los aspectos a tomar en consideración, para implementar estrategias para alcanzar la *carbono neutralidad*, se prevean los problemas con el manejo de recursos forestales actuales (deforestación, tala y comercio ilegal de madera, ineficiencia industrial, desabastecimiento de madera, rentas bajas por parte de los pagos de servicios ambientales). Un aspecto más a tomar en cuenta, es un eventual déficit de créditos de carbono que impidan alcanzar la *neutralidad* (Obando 2008). Por ello, se debe pensar en estos argumentos previamente a la implementación de cualquier estrategia.

Uno de los puntos fuertes del país, es la posesión de bosques (de diferentes estadios de sucesión) y tierras con aptitud forestal; además; como lo menciona Obando (2008), se cuenta con una amplia experiencia en temas relacionados a la silvicultura tropical; ambos son un gran apoyo para el inicio de la aplicación de estrategias integrales para llegar a ser *carbono neutrales*.

El papel de los bosques

Actualmente se ha reconocido el papel esencial de los bosques en el cambio climático, ya que se trata de ecosistemas forestales que pueden absorber cantidades significativas de dióxido de carbono (CO₂). Como producto de este hecho, en las últimas décadas ha surgido un interés considerable por incrementar la fracción de carbono en la vegetación terrestre mediante la conservación forestal (Moutinho *et al* 2005; Osnaya y Fernández 2004), la reforestación, la agroforestería y otros métodos de manejo del suelo, un gran número de estudios han demostrado el gran potencial que poseen los bosques y los ecosistemas agrícolas para almacenar carbono (Osnaya y Fernández 2004).

Otras características de los bosques, a tomar en cuenta en lo que corresponde a cambio climático son las siguientes:

- Cuando se destruyen y se degradan, son una fuente de dióxido de carbono.
- Resultan muy afectados por el cambio climático (variaciones en los ecosistemas).
- Los bosques manejados de forma sostenible, proporcionan un servicio ambiental singular al eliminar el CO₂ de la atmósfera (Schoene 2002), y almacenarlo en productos de madera, y a la vez dan paso a nuevas plantas que absorberán carbono nuevamente.

La región ocupada por bosques tropicales en el mundo, abarca una superficie de alrededor de 16,5 millones de km², aproximadamente el 11% del total de la superficie terrestre. Entre las características de estas zonas, se destaca la existencia de bosques húmedos tropicales, que se ubican en altitudes menores a 1300 msnm, lluvias de más de 1500 mm/año, temperaturas que van desde los 0 a los 24°C (en promedio de 18°C). Estas características tan especiales, hace que los bosques tropicales tengan un continuo crecimiento y producción de plantas (Vílchez y Rojas 2006). Estas constantes transformaciones significan una oportunidad valiosa para insertar los bosques dentro de las estrategias y mecanismos para el frenado del cambio climático.

En el caso de Costa Rica, el último bosque lluvioso tropical que posee corresponde a la Península de Osa. Esta zona ha sido muy degradada por las grandes variaciones antropogénicas que ha sufrido, estas se caracterizan por los cambios del uso de la tierra, que van desde la actividad agropecuaria hasta la turística. Por estas extensas intervenciones y consecuencias ocasionadas, han llevado al Estado a tomar la decisión de preservar el área y prohibir las labores de manejo en el bosque (Barrantes *et al* 1999).

Actualmente, estas áreas se están recuperando, por lo que representan una oportunidad para ser integradas a los MDL y procesos de investigación, que determinen su estado de avance con la recuperación y restauración.

Peso específico básico y fracción de carbono de la madera, determinación e importancia

El peso específico básico (PEB) de la madera es una medida de la cantidad de materiales, que cierta especie forestal destina a la construcción de los elementos destinados a dar sostén y fuerza al árbol (Bruce y Wiemann 2010).

Dicha variable, se determina a partir del volumen verde y el peso seco de una muestra de madera. El volumen se determinada básicamente por dos formas:

- El método unidimensional, que consiste en medir las dimensiones de la muestra, la que posee una forma geométrica tridimensional conocida.
- El método de desplazamiento del agua (principio de Arquímedes), donde el peso medido del agua desplazada es igual al volumen de la muestra; esto porque el agua tiene una densidad de 1 g/cm^3 , lo cual establece una equivalencia de: $1 \text{ g} = 1 \text{ cm}^3$ (Serway y Faughn 2001).

En cuanto al PEB, éste debe ser medido en seco por medio de una balanza analítica. Luego se hace la relación masa/volumen, para obtener el dato de PEB (Chave 2005).

Esta propiedad dato ha sido estudiado principalmente porque se considera como la más importante de la madera, ya que tiene un efecto sobre el rendimiento y calidad de los productos maderables finales. Además, en las últimas décadas el peso específico básico, es importante para estimar la biomasa total de un rodal (Chave *et al* 2006; Valencia y Vargas 1997) y de un bosque (Detienne y Chanson 1997 citados por Woodcock 2000). Es también una propiedad que posee una amplia variación entre y dentro de especies, así como un fuerte control genético, por lo que es posible manipularla a este nivel (Valencia y Vargas 1997).

Igualmente se caracteriza por estar relacionada con la cantidad de carbono que puede almacenar una especie en particular, ya que cuanto mayor es el PEB de la madera de ésta, mayor cantidad de carbono es capaz de almacenar, si se compara con una especie de bajo PEB, como una pionera (Moura-Costa 2001). Ello se ve reflejado también en el tipo de bosque que se estudie, ya que si se trata de un bosque secundario joven, las especies a encontrar en éste serán de tipo efímero (heliófitas), con las características de poseer crecimientos rápidos y PEB bajos (Asquith 2002).

Por otro lado, distintos autores, utilizan un factor porcentual para determinar la fracción de carbono (FC), que se aplica a la biomasa por hectárea que se encuentre en el sitio de interés. Así, Ramírez *et al* (1997), asumieron un 50% de FC en su estudio; Ortiz (1997) utilizó un FC de 45% en bosques secundarios en Costa Rica. Brown *et al* (1986) asumieron uno de 50%. Goudriaan (1992), establece que la FC varía entre un 45 y 50% (todos citados por Rojo-Martínez, Jasso-Mata y Velásquez-Martínez 2003). A grandes rasgos, se dice que la FC de la madera de las coníferas está entre un 50 y 53%, mientras que las especies de hoja ancha (o latifoliadas) varían entre 47 y 50% (IPCC 2001); se debe destacar, que no se precisa la metodología que fue utilizada para la determinación de estas proporciones de carbono. El valor más usado es el de 50%, ya que se afirma que la mitad de la biomasa seca de cualquier organismo, corresponde a carbono (Woodcock y Shier 2003; Smith *et al* (1993) citados por Bautista-Hernández y Torres-Pérez 2003)), Éstas leves diferencias, asociadas a al alto costo que ha significado este análisis, ha llevado a generalizar la FC de 0,50 (o 50%), lo que ha asegurado un grado de precisión aceptable (Gutiérrez y Lopera 2001).

Vaccaro *et al* (2003), mencionan que los bosques secundarios son áreas que tienen un gran potencial para ser utilizadas como sitios de almacenaje de carbono, ya que, conforme transcurren los años la biomasa aumenta, y con ella el carbono almacenado. Chacón *et al* (2007), en su respectivo trabajo acerca de diversidad arbórea y almacenaje de carbono en áreas fragmentadas (Atlántico de Costa Rica), hallaron que los bosques secundarios así como los ribereños, almacenan más carbono que las pasturas. En general, los bosques contribuyen al frenar el cambio climático global, y que tienen influencia sobre el ciclo global del carbono y almacenan grandes cantidades de carbono en la vegetación y suelo (Brown 1997).

Por todo lo anterior, resulta de gran importancia definir las relaciones que existen entre los estadios sucesionales de un bosque, las especies forestales del mismo, el PEB de la madera de estas especies y su FC; por lo que se hace necesario, además, aplicar métodos simples y precisos para la estimación de la FC en el sitio de estudio.

Descripción de Especies

Apeiba tiborbou Aubl. (Tiliaceae).

Árbol de 5 a 20 m de altura. Se distribuye desde México a Sur América. En Costa Rica se encuentra solo en la vertiente pacífica desde bosques húmedos a secos. En la Península de Osa se ubica en llanuras costeras y serranías, desde los 0 a los 200 msnm (Quesada *et al* 1997).

Guatteria amplifolia Triana & Planch (Annonaceae).

Árbol de 5 a 20 m de altura. Se distribuye desde Costa Rica a Sur América. En Costa Rica solo en el Pacífico sur. En la Península en llanuras costeras y serranías, desde los 0 a los 650 msnm (Quesada *et al* 1997).

Hyeronima alchorneoides Allemao (Euphorbiaceae).

Árbol de 15 a 50 m. se distribuye desde México a Brasil. En Costa Rica se encuentra en ambas vertientes, específicamente en la Península de Osa, se halla en zonas costeras, llanuras costeras y serranías, desde los 10 a 250 msnm (Quesada *et al* 1997).

Tetrathylacium macrophyllum Poepp. & Endl. (Flacourtiaceae).

Arbusto o árbol de 2,5 a 12 m de altura. Se distribuye desde Costa Rica hasta Sur América, en Costa Rica solo en la costa pacífica. En la Península de Osa se ubica en llanuras costeras serranías desde los 0 a 650 m (Quesada *et al* 1997).

METODOLOGÍA

Sitio de estudio

El sitio de muestreo se ubica en la Península de Osa, en el sur de Costa Rica. Kappelle *et al* (2002), citado por Morales (2010), describe los tipos de clima de esta área. El clima en general es muy húmedo y cálido; la época seca es corta (aproximadamente 35 días), la temperatura media anual varía entre los 23 y 27 °C; en cuanto a la precipitación media anual, ésta varía entre 3420 y 6840 mm y época seca se prolonga de enero a marzo, característica del Parque Nacional Corcovado.

El muestreo fue realizado en 14 parcelas permanentes de monitoreo (PPM) pertenecientes al proyecto Línea Base de Estudio de la Biodiversidad, Servicios Ambientales y Valores para la Conservación de Bosques Secundarios y Maduros en el Corredor Biológico Osa (Biodiversidad de Osa). En estas parcelas se procedió a muestrear un total de 64 árboles con el fin de determinar su peso específico básico (PEB) y fracción de carbono (FC).

A continuación se detalla la ubicación de las parcelas muestreadas:

Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Los Mogos, Matapalo y Río Piro, Península de Osa, Costa Rica.

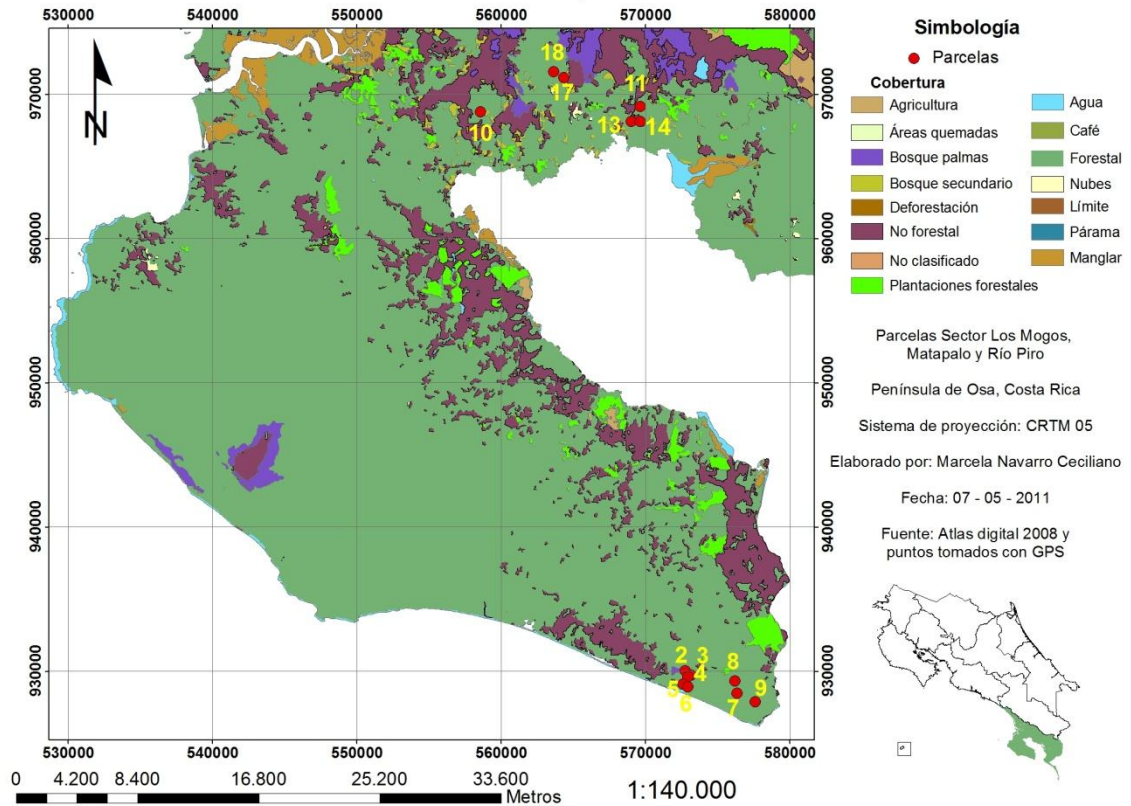


Figura 1. Ubicación de Parcelas Permanentes de Monitoreo en el Sector de Los Mogos, Bahía Chal, Río Piro y Matapalo y Península Osa, Costa Rica.

Los estadios sucesionales, a saber, son los siguientes:

- Estadio 1 (Bloque 1): potreros recientemente abandonados (5-15 años).
- Estadio 2 (Bloque 2): bosque secundario joven (15-30 años).
- Estadio 3 (Bloque 3): bosque secundario maduro (> 30 años).
- Estadio 4 (Bloque 4): bosque primario.

El cuadro 1 se muestra algunas características de las PPM seleccionadas.

Cuadro 1. Ubicación de las PPM en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica

Estadio sucesional (años)	Núm. parcela	Núm. Individuos muestreados	Sector	Sitio
5-15	7	2	Matapalo	Bert Kaslteter
5-15	14	5	Matapalo	Elvin Campos
5-15	17	9	Los Mogos	Alfonso Méndez
15-30	5	3	Río Piro	Sendero Terciopelo
15-30	9	3	Matapalo	Lapa Ríos
15-30	18	10	Los Mogos	Alfonso Méndez
>30	4	2	Río Piro	S. Los Higuerones Sec.
>30	6	4	Río Piro	Sendero Piro
>30	11	10	Los Mogos	Elvin Campos
Primario	2	2	Río Piro	Laguna Silvestre
Primario	3	1	Río Piro	S. Los Higuerones Pri.
Primario	8	3	Matapalo	Finca Manuel Ramírez
Primario	10	8	Bahía Chal	Servicentro Río Claro
Primario	13	2	Los Mogos	Por definir

Fuente: Adaptado de Morales 2010, Ortega 2010.

Selección de especies

Para la selección de especies, se procedió a analizar las bases de datos del proyecto Biodiversidad de Osa (Ortega 2010), con el fin de determinar cuáles especies poseían un comportamiento generalista respecto a los estadios sucesionales a estudiar. Las especies que siguieron el comportamiento fueron:

- *Apeiba tibourbou*
- *Gatteria amplifolia*
- *Hyeronima alchorneoides*
- *Tetrathylacium macrophyllum*

Muestreo

Para realizar el muestreo, se decidió usar una metodología no destructiva, con lo cual se pretendió causar el menor daño a los árboles. Las muestras fueron extraídas por medio del uso de un barreno para madera, marca Pressler. Las mismas corresponden a cilindros que rondan diámetros de 5 mm y un largo que varía entre los 3 y 12 cm; esta variación se debe a los diámetros a 1,30 m del suelo presentados por los árboles, que en algunos casos era menor a 10 cm, lo cual no permitía extraer muestras más grandes sin ocasionar daños a los árboles.

La extracción se realizó en árboles con diámetro a 1,30 m del suelo entre los 7,60 y 75,00 cm, y aproximadamente, a la misma altura del suelo. Para la extracción, el barreno fue colocado formando un ángulo de 90° con el árbol (figura 2). Se extrajeron en total 2 muestras de cada individuo, la primera con posición norte (N) y la otra dirigida al este (E).



Figura 2. Posición de extracción de la muestra del árbol.

Con el fin de conservar las muestras frescas y no variar su contenido de humedad durante el transporte, estas se colocaron dentro de cilindros de papel y bolsas plásticas cerradas herméticamente, y puestos dentro de una hilera. El material fue correctamente rotulado.

Luego de extraer las muestras, la perforación dejada en el árbol fue tapada con una cera especial o con una pieza de madera del mismo diámetro del orificio, para así evitar el ingreso de patógenos, además de facilitar la cicatrización de la herida.

En total se extrajeron 4 muestras por especie en cada estadio sucesional, siguiendo la información ofrecida por el cuadro 1.

Determinación del peso específico básico de la madera

Se determinó el PEB de dos muestras de madera por individuo muestreado (nombradas como N y E), para lo cual, fue necesario calcular el volumen de las mismas; por lo que se procedió a medir el diámetro de cada muestra en tres puntos distintos (para luego obtener un promedio de diámetros y el radio de las muestras), y el largo de la misma, ello se llevó a cabo con un micrómetro marca Mitutoyo de 150 mm (0,1 precisión). Se utilizó este método por tratarse de piezas pequeñas y por tener una forma conocida (cilindro), la cual facilitó la determinación el volumen. Luego, los datos por individuos fueron promediados.

Luego se realizó el cálculo del volumen de la muestra, considerándola un cilindro perfecto, para lo cual se utilizó la siguiente fórmula:

$$V_v = [\pi \times r^2] \times l$$

Donde:

V_v : volumen verde (cm³)

r : radio promedio de la muestra (cm)

l : largo de la muestra (cm)

Una vez obtenido este dato, las muestras fueron secadas al 0% de contenido de humedad a una temperatura de 103°C por 24 horas, luego se determinó su peso con una balanza analítica (0,0001 precisión). El peso específico básico (PEB) de la madera se calculó como sigue:

$$PEB = \frac{P_0}{V_v}$$

Donde:

PEB : peso específico básico

P_0 : peso seco (0% Contenido Humedad)

V_v : Volumen verde (cm³)

Para clasificar la madera, se utilizaron las categorías de PEB detalladas por Barcenás (1985); las mismas se especifican en el siguiente cuadro:

Cuadro 2. Categorías de peso específico básico para la clasificación de la madera (adaptado de Barcenás 1985)

Peso Específico Básico	Clasificación
$\leq 0,20$	Extremadamente liviana
0,20-0,25	Excesivamente liviana
0,25-0,30	Muy liviana
0,30-0,36	Liviana
0,36-0,42	Moderadamente liviana
0,42-0,50	Moderadamente pesada
0,50-0,60	Pesada
0,60-0,72	Muy pesada
0,72-0,86	Excesivamente pesada
$\geq 0,86$	Extremadamente pesada

Determinación de la fracción de carbono

Preparación de las muestras

Cada muestra fue sometida a un proceso de eliminación de extractivos previo a la determinación de la FC, ya que se estableció que los mismos pueden afectar los valores de FC a determinar, ya que no son parte de la madera, y los mismos tienden a aumentar considerablemente el calor de la combustión (Kumar *et al* 2010), generando datos erróneos para efecto de este estudio.

Los extractivos corresponden a materiales solubles en disolventes neutros. Estos no son considerados parte de la estructura de la madera, por lo que deben ser removidos antes del análisis químico.

Los extractivos fueron separados de la madera, llevando a cabo la metodología propuesta por ASTM (D 1105 – 96). Ésta metodología sugiere utilizar etanol-benceno para extraer ceras, grasas, algunas resinas y gomas de la madera; además usar agua caliente para extraer taninos, gomas, azúcares, almidones y otros materiales que proporcionan color a la madera (ASTM 2001). Se utilizan 427 ml de tolueno por cada litro de etanol, y la extracción se extiende por 4 horas. Al usar agua caliente, ésta se hace por medio de baño maría, lo cual se extiende por 1 hora.

Determinación de la fracción de carbono

Para determinar la fracción de carbono (FC), se procedió a secar las muestras a las cuales se les eliminó los extractivos, para a continuación molerlas y secarlas nuevamente a 0% CH. De cada uno de los individuos muestreados, se realizaron 3 pruebas, ello principalmente porque los protocolos químicos indican que deben hacerse tres pruebas, de las cuales dos siempre van a ser homogéneas y la última puede que varíe, así que ésta se descarta, y luego se procede a promediar los datos. El método utilizado fue el de calorimetría descrito por Eduarte y Segura (1998) citados por Cubero y Rojas (1999), este se basa en dos principios:

- Ley universal de la termodinámica, que asevera que en cualquier proceso que involucra un cambio en los niveles de energía naturales, se puede llevar a cabo y no altera la energía del universo.

- Ley de Hess, establece que una reacción ocurre por una serie de etapas, el cambio calórico (ΔH) para esta es igual a la suma de todos los cambios de entalpia ocurridos en cada una de esas etapas particulares. De esta forma se pueden calcular los cambios de energía que son difíciles de medir en forma directa.

La cantidad de energía total (kilojulios/kilogramo), fue medida con la utilización de un calorímetro de Parr y siguiendo los procedimientos de la A.S.T.M (1973) citado por Cubero y Rojas (1999), para combustibles sólidos; el valor obtenido, fue transformado a moles de carbono potencial fijado, utilizando la relación de moles (g/peso molecular); y con el peso inicial de la muestra, se obtuvo finalmente la fracción de carbono fijado.

La utilización de una pastilla de ácido benzoico en una de las pruebas de calorimetría, pretende determinar el poder calórico del equipo y separarlo del que generado por las muestras de madera.

El procedimiento, involucró la siguiente fórmula:

$$FC = \left[\left(\frac{\left(\frac{6318}{P_{\text{ác. b.}} * T_{\text{ác. ben.}}} * T_m \right) 4,1868}{4,5 * 10^5} \right) * 12,0107 \right] \div P_m$$

Donde:

FC: fracción de carbono

$P_{\text{ác. ben.}}$ = Peso del ácido benzoico (g)

$T_{\text{ác. ben.}}$ = Temperatura del ácido benzoico ($^{\circ}\text{C}$)

P_m = Peso de la muestra (g)

T_m = Temperatura de la muestra ($^{\circ}\text{C}$) (Adaptado de Cubero y Rojas 1999).

Análisis de datos

Diferentes tipos de análisis estadístico fueron aplicados para analizar los resultados de FC y PEB. Para determinar la existencia de diferencias significativas en los parámetros analizados (FC y PEB) entre las cuatro especies en estudio y los diferentes estadios sucesionales, se procedió a realizar un análisis de covarianza (ANCOVA), donde las especies y los estadios sucesionales fueron las variables independientes, la FC y PEB las variables de respuesta y el diámetro a 1,30 m del suelo la covariable. Para conocer la diferencia entre medias de los parámetros analizados, se aplicó la prueba de Tukey, con un nivel de confianza del 95%.

El segundo análisis estadístico aplicado, consistió en un análisis de regresión aplicado a las observaciones de FC y PEB con el diámetro y estadios sucesionales, así como un análisis de regresión entre la FC y PEB. Este tipo de análisis se aplicó con el fin de establecer el grado de correlación entre las variables analizadas. Finalmente se aplicó un análisis multivariado tipo Clúster, con el objetivo de establecer el comportamiento de los diferentes estadios sucesionales y determinar cuáles estadios poseían o no similitud, considerando las variables evaluadas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

PESO ESPECÍFICO BÁSICO

Peso específico básico promedio

El cuadro 3 muestra los valores promedio de peso específico básico (PEB) de las cuatro especies forestales estudiadas. El PEB promedio obtenido varía entre 0,18 y 0,55, los cuales corresponden a las especies *A. tibourbou* y *H. alchorneoides* respectivamente. El mínimo obtenido (0,11) también corresponde a *A. tibourbou*; el máximo, por su parte, (0,68) pertenece a la especie *H. alchorneoides*.

La especie que presenta más variación de PEB, es *A. tibourbou*, con un 23,79%. El análisis de varianza mostró que solo las especies *H. alchorneoides* y *T. macrophyllum* no mostraron diferencia significativa entre ellas. Las demás especies mostraron diferencias significativas de PEB entre ellas.

Cuadro 3. Peso específico básico de la madera de cuatro especies forestales en bosques secundarios y primarios tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Especie	n	Promedio	Mínimo	Máximo	CV (%)
<i>Apeiba tibourbou</i>	16	0,18 ^A	0,11	0,27	23,79
<i>Guatteria amplifolia</i>	16	0,41 ^B	0,32	0,48	12,02
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	16	0,55 ^C	0,40	0,68	15,41
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	16	0,54 ^C	0,44	0,62	8,80

CV: Coeficiente de variación.

Las medias con letras iguales, no presentan diferencias significativas. Determinado a un nivel de confianza del 95%.

La madera de *A. tibourbou*, con el valor más bajo de PEB y utilizando los rangos de clasificación propuestos por Barcenas (1985), se clasifica, de extremadamente liviana a excesivamente liviana. En tanto que al comparar estos valores con otros estudios, se observa que los valores del presente estudio son similares a otros estudios. Por ejemplo, Chudnoff (1984) reporta un rango de PEB que varía de 0,12 a 0,27 para árboles distribuidos en América tropical (norte de América del Sur, las Antillas, sur de México, América Central y sur de Brasil y Perú), rango que incluye los valores obtenidos en el presente estudio.

El valor de PEB promedio encontrado más alto, fue hallado en *H. alchorneoides*, la cual, según Barcenas (1985), se clasifica como madera pesada. Así mismo este valor es ligeramente diferente a otros estudios realizados en esta especie. Por ejemplo, OFI/CATIE (2003) reporta un rango entre 0,59-0,86 y Flores-Vindas y Obando-Vargas (2003) indican un rango que varía entre 0,76 a 0,89. En ambos casos, los rangos no incluyen el valor encontrado en este estudio. No obstante en un estudio realizado por Butterfield *et al* (1993), en la estación biológica La Selva (Costa Rica) se encontró un valor similar al del presente estudio (0,52).

Finalmente *T. macrophyllum* y *G. amplifolia*, los valores de PEB promedio encontrados permiten clasificar estas especies como pesada y moderadamente liviana, respectivamente, según los criterios de Barcenas (1985). Un aspecto importante a resaltar es que en la literatura no fue posible encontrar estudios de estas especies, por lo que no es posible comparar los valores con otros estudio similares. No obstante en el caso de otros géneros de la familia flacourtiacea a la pertenece *T. macrophyllum*, presentan especies con PEB altos, como lo son *Casearia corymbosa* (0,67); *Casearia tremula* (0,74); *Xylosma intermedium* (0,77); *Lunania mexicana* (0,58) y *Pleuranthodendron lindenii* (0,68) (Barajas-Morales 1987); lo cual es consistente con el valor promedio de PEB obtenido para *T. macrophyllum*.

Los bajos valores de PEB encontrados en *A. tibourbou*, y *G. amplifolia* pueden ser explicado por el hecho de que dichas especies son clasificadas como heliófitas durables (Morales 2010; Sanchún y Gonzáles 2006). Estas son llamadas también especies pioneras o efímeras, se caracterizan por colonizar claros en el bosque y áreas deforestadas (Lamprecht 1990) y tener altas tasas de crecimiento (Asquith 2002). Este comportamiento en bosques da como resultado la producción de madera con PEB bajos (Asquith 2002); por ende, el PEB de ambas especies es explicado por esta condición.

Efecto del diámetro en el peso específico básico por especie

La figura 3, muestra el efecto del diámetro medido a 1,30 m del suelo sobre el PEB de las especies estudiadas.

El análisis de regresión mostró que solamente las especies *A. tibourbou* y *T. macrophyllum* fueron afectadas significativamente ($\alpha < 95\%$) por el desarrollo del diámetro a 1,30 del suelo (Figura 3a y 3d). En el caso de *A. tibourbou* muestra una tendencia lineal de aumento del PEB conforme incrementa el diámetro, obteniendo un coeficiente de correlación (R^2) de 0,50. Por su parte, *T. macrophyllum*, nuevamente presenta una leve tendencia de incremento del PEB conforme aumenta el diámetro de los árboles, pero a diferencia de la anterior especie, ocurre un descenso de esta propiedad a partir de los 15 cm de diámetro.

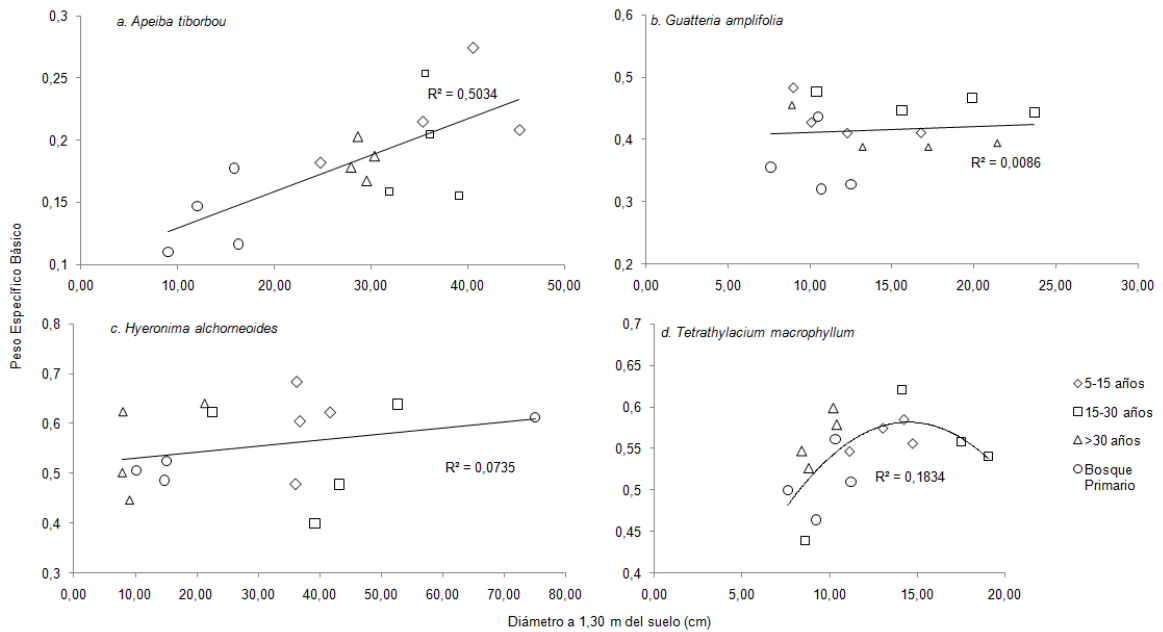


Figura 3. Efecto del diámetro a 1,30 m del suelo sobre el peso específico básico de cuatro especies forestales en cuatro distintos estadios sucesionales de bosques secundarios y primarios tropicales del corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Según Castro *et al* (1993) (citados por Fearnside 1997), en su estudio en la Reserva Forestal de la Compañía Vale do Río Doce (CVRD) en Linhares, Espírito Santo, Brasil, determinaron el nivel de correlación del PEB con la edad y el diámetro a 1,50 m del suelo, de los árboles de una plantación de 17 años de edad, de la especie *Joannesia princeps*, donde concluyeron que la edad del árbol es el factor que más influye sobre el PEB de la madera, mucho más que el diámetro del mismo; esta afirmación explica lo hallado en el presente estudio, ya que las especies analizadas no muestran una correlación significativa entre el incremento del diámetro y el PEB.

Williamson y Wiemann (2010), confirman este comportamiento; dichos autores hallaron que los incrementos radiales del PEB de las especies pioneras de tierras bajas, del Atlántico de Costa Rica, están asociados con la edad del árbol y no con el diámetro de éste. En este caso, se conocía con mucha precisión la edad de cuatro de las áreas de estudio, las dos restantes fueron estimadas por indicadores como la altura del dosel. Así mismo, Woodcock (2000) en un estudio en el sur de la Amazonía Peruana en bosques no intervenidos, encontró solo para una especie (*Pseudolmedia laevis*) de 70 analizadas, una relación positiva entre el PEB y la variación del diámetro, que, asegura, es una respuesta biomecánica de la especie ante la necesidad de dar fortaleza y rigidez al fuste conforme el árbol crece.

Por su parte, Butterfield *et al* (1993) en un estudio sobre *Hyeronima alchorneoides* y *Vochysia guatemalensis*, en la Estación Biológica La Selva, hallaron que el promedio de PEB de ambas especies, en bosque natural, varía con el diámetro de forma positiva, comportamiento similar a las especie *A. tibourbou* (figura 3a). Lo cual no corresponde con lo hallado en este trabajo. Por su parte, Williamsom y Wiemann (2010), aseguran que el diámetro no es un buen indicador del PEB de árboles individuales de especies pioneras de los bosques tropicales húmedos.

A raíz de ésta y las afirmaciones antes descritas, se ve que existen diferentes teorías sobre los factores que influyen sobre el PEB de las especies; quizá ello dependa más de la especie de la que se trate y de sus características biológicas particulares. Por ejemplo, Muller-Landau (2004), analizó el PEB en cuatro sitios distribuidos en la estación biológica La Selva (Costa Rica), isla Barro Colorado (Panamá), la estación biológica Cocha Cashu (Perú) y Kilómetro 41 (Manaos, Brasil); en dicho estudio, se determinó que el PEB no era dependiente de la fertilidad del suelo, temperatura, precipitación y estacionalidad; estas variables tampoco influyen sobre el PEB de las especies, por lo cual se debe estudiar a fondo la biología de las mismas, para establecer realmente que variables que influyen sobre esta característica.

Diferencia y tendencia del peso específico básico entre diferentes estadios sucesionales

El cuadro 4 exhibe los valores estadísticos de PEB correspondientes a cada una de las especies muestreadas en los estadios sucesionales. Las especies *A. tibourbou*, *H. alchorneoides* y *T. macrophyllum*, no ocurren diferencias significativas en los distintos estadios sucesionales de bosque estudiados. En tanto, la especie *G. amplifolia*, es la única que presenta diferencias significativas en el PEB obtenido de los distintos estadios sucesionales. El estadio de 5-15 años no presenta diferencia estadística con el estadio de 15-30 años y con el correspondiente al estadio mayor a 30 años. Por otro lado, en PEB del estadio de 15-30 años, es estadísticamente diferente al estadio mayor a 30 años. Por último, el PEB de los individuos de *G. amplifolia* pertenecientes al bosque primario, presenta diferencias significativas respecto a todos los demás estadios (cuadro 4).

Respecto a los CV obtenidos, la especie con mayor variación de PEB es *A. tibourbou* con 24%, específicamente en el estadio que va de los 15 a 30 años. La que presenta menor variación es *T. macrophyllum* en el estadio de 5-15, con un CV de 3%.

Cuadro 4. Peso específico básico de la madera en cuatro estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Especie	Estadio Sucesional (años)	n	Promedio	Mínimo	Máximo	CV (%)
<i>Apeiba tibourbou</i>	5-15	4	0,22 ^{ns}	0,18	0,27	18,84
	15-30	4	0,19 ^{ns}	0,16	0,25	23,95
	> 30	4	0,18 ^{ns}	0,17	0,20	8,14
	Bosque Primario	4	0,14 ^{ns}	0,11	0,18	22,56
<i>Guatteria amplifolia</i>	5-15	4	0,43 ^{AB}	0,41	0,48	7,99
	15-30	4	0,46 ^A	0,44	0,48	3,52
	> 30	4	0,41 ^B	0,39	0,46	8,09
	Bosque Primario	4	0,36 ^C	0,32	0,44	14,76
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	5-15	4	0,60 ^{ns}	0,48	0,68	14,47
	15-30	4	0,53 ^{ns}	0,40	0,64	21,62
	> 30	4	0,55 ^{ns}	0,45	0,64	17,01
	Bosque Primario	4	0,53 ^{ns}	0,49	0,61	10,45
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	5-15	4	0,56 ^{ns}	0,55	0,58	3,08
	15-30	4	0,54 ^{ns}	0,44	0,62	14,03
	> 30	4	0,56 ^{ns}	0,53	0,60	5,81
	Bosque Primario	4	0,51 ^{ns}	0,46	0,56	7,86

CV: Coeficiente de variación.

^{ns}: no significativo.

Las medias con letras iguales, no presentan diferencias significativas. Determinado a un nivel de confianza del 95%.

Al evaluar la tendencia por estadio sucesional, se observó que, aunque la mayoría de las especies, no presentan diferencias de PEB entre los diferentes estadios sucesionales; algunas especies presentan leves tendencias al variar su PEB conforme aumenta el estadios sucesional del bosque, primordialmente luego del estadio de 15-30 años. La *G. amplifolia* registra también la misma tendencia, pero a partir del primer estadio sucesional (5-15 años). Por sus parte, *H alchorneoides* y *T. macrophyllum* a diferencia de las dos especies anteriores, tienden a aumentar levemente su PEB conforme aumenta la edad del bosque. Sin embargo, en el bosque primario (último estadio sucesional), ambas especies muestran un leve descenso en el PEB.

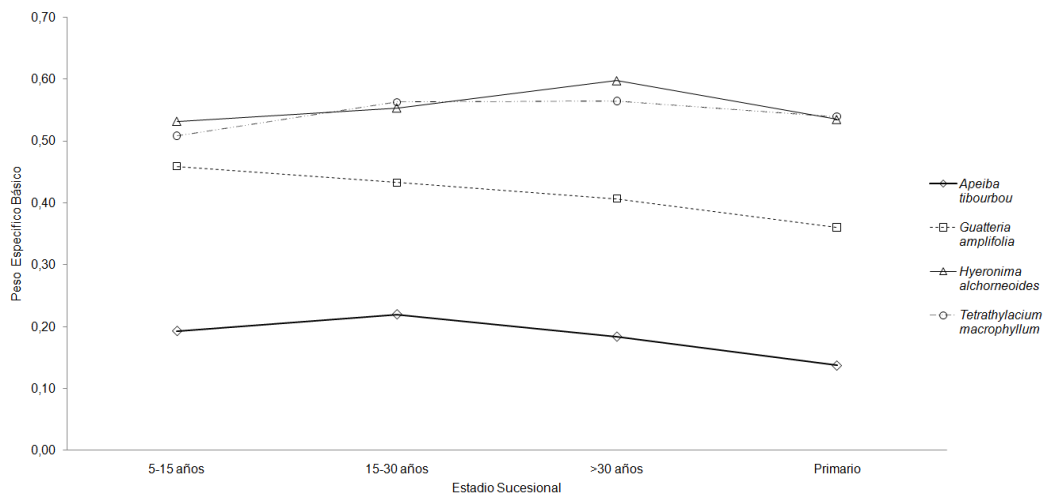


Figura 4. Peso específico básico promedio de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios sucesionales diferentes en bosques tropicales en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

G. amplifolia es la única especie que tiende a variar el PEB en forma significativa a través de los estadios sucesionales (cuadro 4). Dicha diferencia se debe a su condición de especie pionera (heliófita durable), que permite estas variaciones; ya que, como lo asegura Parolin (2002), en su estudio realizado en dos diferentes condiciones de bosque inundable en la Amazonía brasileña, las especies colonizadoras son capaces de crecer en altura rápidamente cuando son jóvenes, y a lo largo del tiempo modifican su PEB hasta alcanzar la estabilidad estructural. Woodcock (2000) también afirma que las variaciones de PEB que se dieron en una de las especies (*Pseudolmedia laevis*) que estudió en la Amazonia peruana, son producto de la relación de los principios biomecánicos, que permiten al árbol hallar refuerzo estructural conforme crece. Williamsom y Wienmann (2010), en su estudio sobre gravedad específica (PEB) en especies pioneras tropicales en Costa Rica, aseguran también que los árboles pioneros del trópico aumentan el PEB a través del radio del tronco conforme éstos crecen en estatura. Así que, *G. amplifolia* puede estar tomando esta tendencia, y presentar modificaciones en su PEB en los distintos estadios sucesionales en donde se halle, hasta encontrar la estabilidad estructural.

Las variaciones de PEB que presentan todas las especies en los distintos estadios sucesionales, también fue reportada por Woodcock (2000), quien, en su estudio en el sur de la Amazonía Peruana, determinó la existencia de diferencias de PEB de las especies, entre distintos tipos de bosque inundable y estadios sucesionales. Dice, además, que el PEB parece elevarse tanto con el aumento del tamaño del árbol (en términos de diámetro), como con el incremento de la edad y estado sucesional del bosque.

Chave *et al* (2006), estudiaron el PEB de un total de 2456 especies, entre angiospermas y gimnospermas, distribuidas naturalmente en el Neotrópico (desde América Central hasta Argentina, incluyendo el Caribe), en el mismo hallaron que la variación del PEB de las especies, se debe en un 74% al género al que pertenecen y, en menor grado, a la familia y al orden. Ésta afirmación, explicaría también, la diferencia encontrada entre el PEB de *G. amplifolia* y las demás especies (cuadro 4), ya que se trata de una situación intrínseca de la misma, más que la intervención de factores externos.

En un estudio realizado por Melo, Martin y Walker (2008), en la Amazonía Central y la Amazonía Brasileña, hallaron que entre la densidad de la madera de los árboles de bosques densos y abiertos, no existen diferencias significativas; a pesar de ello, reconocen que esta afirmación no indica que el PEB de los bosques analizados, tengan una relación estricta entre sí. Ello se ve relacionado con lo que ocurre con las especies analizadas en este estudio, ya que aunque el análisis estadístico realizado, indica que no existen diferencias significativas de PEB entre los estadios sucesionales, la misma muestra variaciones conforme cambia la edad del bosque.

FRACCIÓN DE CARBONO

Fracción de carbono promedio

Los valores de FC promedio para cada una de las especies forestales son presentados en el cuadro 5. Los promedios de FC varían de 0,40 a 0,51, los cuales corresponden, respectivamente, *A. tibourbou* y *H. alchorneoides*. No obstante el valor máximo medido fue encontrado en una muestra de *G amplifolia* (0,64); y el mínimo a un amuestra de *A. tibourbou* (0,21), así mismo fue encontrado la especie *A. tibourbou* es la que presenta más variación de FC (25,78%).

Al establecer las diferencias por el análisis de varianza se encontró que la FC es diferente al resto de las especies en *A. tibourbou*, que además es la especie de menor FC. En tanto que *G. amplifolia*, *H. alchorneoides* y *T. macrophyllum* no presentan diferencias estadísticas entre ellas.

Cuadro 5. Fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en bosques secundarios y primarios tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Especie	Promedio	n	Mínimo	Máximo	CV (%)
<i>Apeiba tibourbou</i>	0,40 ^A	16	0,21	0,48	25,78
<i>Guatteria amplifolia</i>	0,49 ^B	16	0,29	0,64	18,84
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	0,51 ^B	16	0,37	0,62	11,68
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	0,48 ^B	16	0,39	0,56	12,78

CV: Coeficiente de variación.

Las medias con letras iguales, no presentan diferencias significativas. Determinado a un nivel de confianza del 95%.

En relación a las variaciones de la FC, se encontró que *A. tibourbou* es la especie de mayor variación (CV de 25,78%). Dicho resultado puede ser explicado por el hecho que los árboles muestreados presenta una relativa variedad de diámetros. Los individuos que fueron muestreados presentaban un diámetro que variaba de 9,00 y 45,30 cm de diámetro a 1,30 m del suelo.

Como se observa en los valores obtenidos de FC, utilizando la medición del poder calórico, se obtienen cifras próximas al 50% a excepción de *A. tibourbou* que presenta una cifra de solamente del 40%. Dicho comportamiento, coincide por lo menos para 3 especies. Lo establecido por Woodcock y Shier (2003) y, Smith *et al* (1993) citado por Bautista-Hernández y Torres-Pérez (2003), Wenz (1970) citado por Lammlom y Savidge (2003), quienes afirman que aproximadamente el 50% del peso seco de cualquier organismo, está constituido por carbono (es necesario enfatizar que no se detalla la metodología usada para fijar esta proporción). Así mismo, otros estudios, tales como Ramírez *et al* (1997), Ortiz (1997), Browm *et al* (1986) y Goudriaan (1992) (citados por Rojo-Martínez, Jasso-Mata y Velásquez-Martínez 2003), de forma generalizada reportan índices de FC, entre el 0,45 y 0,53, rango que se aproxima a los valores hallados en el presente estudio. En ellos es importante destacar, que no se precisa la metodología utilizada en la determinación de la FC utilizando.

Por otro lado, Kumar *et al* (2010), determinaron la FC de 7 especies forestales utilizadas en la India con el fin de producir leña. El rango obtenido está entre 37,80 y 46,60, siendo el valor más bajo para *Sterculia urens* y el valor más alto para *Acacia nilotica*. Dichos autores, determinaron este valor de FC con el uso del método descrito por Walkley y Black, el cual se basa en la destrucción de la materia orgánica de forma química, con lo que se deja únicamente el carbono orgánico el cual, será posteriormente medido. Así mismo, estos valores de FC se alejan de la media de 0,50 (o 50%) utilizada por otros autores, pero en relación a los valores obtenidos en el presente estudio, la especie *A. tibourbou* se ubica en el rango presentado por Kumar *et al* (2010).

Efecto del Diámetro en fracción de carbono por especie

El análisis de regresión entre la FC y el diámetro a 1,30 m del suelo (figura 5), mostró que, únicamente *H. alchorneoides* presenta una leve tendencia lineal respecto al diámetro (figura 5c), en este caso la FC, tiende a disminuir conforme aumenta diámetro. Sin embargo, a pesar de esta tendencia, se evidencia un bajo coeficiente de correlación ($R^2 = 0,15$). Las demás especies estudiadas (figura 5a, 5b, 5d), no presentan ninguna relación con el desarrollo del diámetro de los árboles.

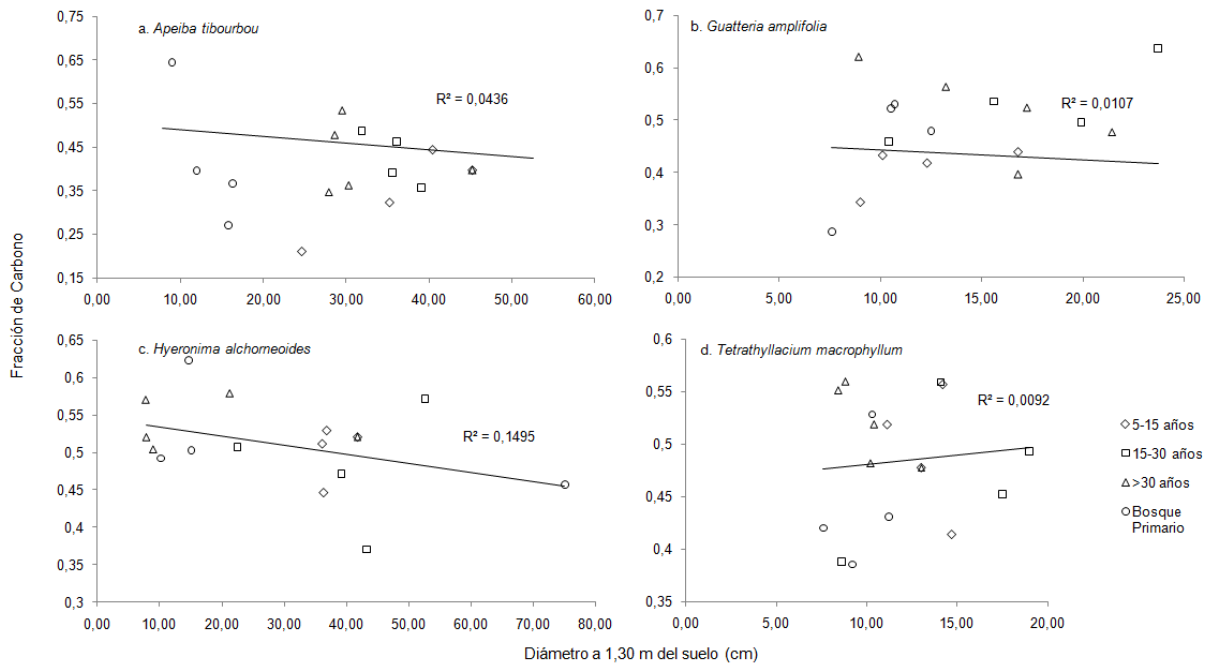


Figura 5. Efecto del diámetro a 1,30 m del suelo sobre la fracción de carbono de cuatro especies forestales en cuatro distintos estadios sucesionales de bosques tropicales del corredor Biológico Osa, Costa Rica.

La baja relación de la FC con el diámetro medido a 1,30 m del suelo, difiere de otros estudios. Por ejemplo, Cubero y Rojas (1999), reportan que existe una tendencia de incremento de la fracción de carbono conforme aumenta la edad de los árboles de plantación de *Gmelina arborea*, *Bombacopsis quinata* y *Tectona grandis*; sin embargo este resultado debe ser tomado con mucha precaución, ya que se trata de edades cortas (valores máximos: 12,12 y 15 respectivamente), ya que el efecto de la FC puede estar influenciado más por la edad del árbol que por el diámetro del mismo. En un estudio de Pimienta de la Torre *et al* (2007), donde se estudió la especie *Pinus cooperi* de plantación (no se indica la edad), afirman que la cantidad de carbono aumenta con el aumento del diámetro de los árboles, pero no su proporción; ésta afirmación coincide con lo presentado en la figura 5.

Por su parte, Loaiza *et al* (2010), afirman, en su trabajo sobre biomasa y las existencias de carbono en *Pinus patula* y *Tectona grandis* en diferentes bosques de Colombia, que ambas especies incrementan la cantidad de carbono conforme la biomasa aumenta, lo que se interpreta a su vez, como el incremento del diámetro y altura de los individuos, conforme crecen.

Clark *et al* (2003), al analizar anualmente la dinámica del carbono en 6 especies forestales (*Minquartia guianensis*, *Lecythis ampla*, *Dipterix panamensis*, *H. alchorneoides*, *Balizia elegans* e *Hymenolobium mesoamericanum*) de un bosque tropical húmedo, durante el periodo comprendido entre 1984 y el 2000, en la estación biológica La Selva, Costa Rica, se halló que la fijación de carbono en el árbol no tiene relación con las variaciones en los incrementos diamétricos anuales, por lo que por este comportamiento se concluyó que el diámetro no se correlaciona de forma positiva con el balance de carbono.

Las afirmaciones anteriores, dejan presumir, que la FC es una característica intrínseca de la especie, y que no depende del diámetro a 1,30 del suelo; lo cual facilita realmente la determinación de la FC, ya que no dependerá de la gran variedad de diámetros de los árboles, que siempre serán parte de los bosques tropicales.

Diferencia y tendencia de la fracción de carbono entre diferentes estadios sucesionales.

El análisis estadístico determinó que no existen diferencias significativas respecto al FC de las cuatro especies analizadas en los distintos estadios sucesionales (Cuadro 6); algo a destacar es que los valores de FC obtenidos en general, van de 0,21 a 0,65.

Respecto a los CV determinados, la especie que presenta la mayor variación de fracción de carbono es *A. tibourbou* con 38,10%, en el estadio sucesional correspondiente a bosque primario. La que presenta menor variación es *H. alchorneoides*, con un CV de 6,73% en el estadio sucesional mayor de 30 años.

Cuadro 6. Fracción de carbono de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Especie	Estadio Sucesional (años)	n	Promedio	Mínimo	Máximo	CV (%)
<i>Apeiba tibourbou</i>	5-15	4	0,34 ^{ns}	0,21	0,44	29,40
	15-30	4	0,42 ^{ns}	0,36	0,49	14,20
	Mayor de 30	4	0,43 ^{ns}	0,35	0,53	21,18
	Bosque Primario	4	0,42 ^{ns}	0,27	0,65	38,10
<i>Guatteria amplifolia</i>	5-15	4	0,41 ^{ns}	0,34	0,44	10,81
	15-30	4	0,53 ^{ns}	0,46	0,64	14,38
	Mayor de 30	4	0,55 ^{ns}	0,48	0,62	11,20
	Bosque Primario	4	0,45 ^{ns}	0,29	0,53	25,15
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	5-15	4	0,50 ^{ns}	0,45	0,53	7,44
	15-30	4	0,48 ^{ns}	0,37	0,57	17,46
	Mayor de 30	4	0,54 ^{ns}	0,50	0,58	6,73
	Bosque Primario	4	0,52 ^{ns}	0,46	0,62	13,91
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	5-15	4	0,49 ^{ns}	0,41	0,56	12,37
	15-30	4	0,47 ^{ns}	0,39	0,56	15,15
	Mayor de 30	4	0,53 ^{ns}	0,48	0,56	6,74
	Bosque Primario	4	0,44 ^{ns}	0,39	0,53	13,90

^{ns}: no significativo

Determinado a un 95% de confianza

El CV obtenido en el estadio sucesional de 5-15 años por *A. tibourbou* (29,40%), puede estar relacionado con el diámetro a 1,30 m del suelo de los individuos muestreados, que varía entre 24,70 a 45,30 cm, que se podrían relacionar con los valores mínimo y máximo de FC de esta especie (cuadro 6).

Como ya se recalzó, ninguna de las especies presenta diferencias significativas entre la FC determinado por estadio sucesional. Esto puede ser explicado porque la variación de la FC aunque se da, es muy leve, y dentro de los estadios sucesionales, no tiene mayor importancia; lo cual indica que la FC no depende del estadio en el que se encuentren las especies. Esto indica, de cierto modo, que la FC es una característica intrínseca de la especie; lo cual facilitaría el cálculo de la cantidad de carbono almacenado por la misma, ya que no hay otros factores que influyan sobre ella. Lammlom y Savidge (2003), encontraron, en su estudio sobre las variaciones de FC de 41 especies forestales norte americanas, que la FC varió dependiendo de la especie (en un rango que va de 0,47 a 0,59). Aseguran además, que ello se explica por el hecho de que cada tipo de madera tiende a ser química y anatómicamente única, por lo que es razonable que cada especie pueda tener un FC característico.

Por esta razón, entre estadios sucesionales ninguna especie varía su FC de manera significativa, porque sencillamente, sigue siendo la misma especie. Senelwa y Sims (1999), estudiaron 12 especies de eucalipto de plantación en Nueva Zelanda, encontraron que las variaciones presentadas por las especies (respecto al contenido de cenizas, de material volátil, de carbón fijo, extractivos orgánicos, de extractivos totales y mayor poder calórico), indicaban que eran genéticamente diferentes, lo cual apoya la hipótesis de que cada especie posee sus propias características a nivel genético.

Por otra parte, Vaccaro *et al* (2003), en su estudio en la Provincia de Misiones (Argentina) en un bosque maduro y 6 sitios con vegetación secundaria, hallaron que el carbono almacenado en la biomasa aumenta conforme pasan los años y los estadios sucesionales cambian. Por lo que se interpreta que, lo que varía con el cambio de estadios sucesionales, es la cantidad de carbono almacenado y no tanto la proporción de carbono de las especies.

Un aspecto importante de destacar de los resultados obtenidos, es que en el presente estudio fueron eliminados los extractivos de la madera. Ragland *et al* (1991), estudiaron las propiedades de 11 maderas duras y 9 livianas por medio de un análisis de combustión, donde se determinó que la FC de las maderas duras era en promedio de 0,50, y para las livianas de 0,53; a raíz de estos resultados, Ragland *et al* (1991) llegaron a la conclusión de que estas diferencias se debían al contenido de lignina y extractivos de la madera. Esta afirmación apunta a que es acertada la decisión de eliminar los extractivos de la madera, ya que alteran la capacidad calórica de la madera, y que, por tanto, la eliminación de los extractivos, elimina también una posible variación y fuente de error de los resultados

Tendencia de la fracción de carbono por estadio sucesional

Aunque la mayoría de las especies, no presentan diferencias significativas entre los diferentes estadios sucesionales, algunas especies muestran leves tendencias al variar su FC conforme aumenta la edad del estadio sucesional.

H. alchorneoides y *T. macrophyllum*, muestran una tendencia de aumento de la fracción de carbono conforme aumenta el estadio sucesional del bosque, aunque la misma muestra un descenso a partir de los 30 años de edad (Figura 6). *A. tibourbou* por su parte, presenta un descenso de la fracción de carbono en el estadio de 15 a 30 años, a partir de ahí, inicia un ascenso en esta variable. Respecto a *G. amplifolia*, ésta varía de forma errática la fracción de carbono en los diferentes estadios sucesionales.

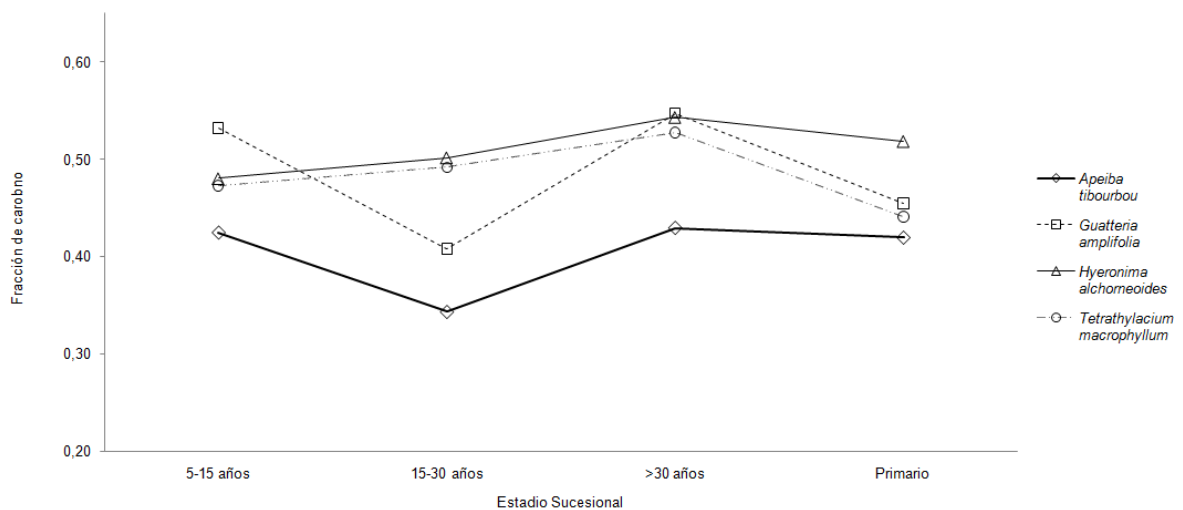


Figura 6. Fracción de carbono promedio de la madera de cuatro especies forestales en cuatro estadios sucesionales diferentes en bosques tropicales en el Corredor Biológico Osa, Costa Rica.

Las pequeñas variaciones de la FC por especie respecto al estadio sucesional en el que se encuentren, no muestran realmente tendencias claras. Existen factores que influyen en la capacidad de absorción de carbono de las plantas en general, y que pueden llegar a afectar la FC de la planta. Por ejemplo, Chazdon y Montgomery (2002) afirman que la ganancia de carbono es dependiente de la tasa fotosintética del individuo en particular, y la misma a su vez depende de una serie de propiedades del individuo (como la disposición de las hojas, el área foliar total y la dinámica foliar). Estas y otras particularidades de las plantas, deben ser objeto de estudio, para determinar su relación con la FC y como podrían llegar a afectar a las especies dependiendo del estadio sucesional donde se encuentren.

Influencia del peso específico básico sobre la fracción de carbono

El análisis de regresión mostró que solamente la especie *T. macrophyllum* fue afectada significativamente ($\alpha < 95\%$) por el PE (Figura 8d) y las otras especies no muestran relación alguna (Figura 8a, 8b y 7c). *T. macrophyllum* muestra que al incrementar el PEB, la FC también aumenta (R^2 de 0,68).

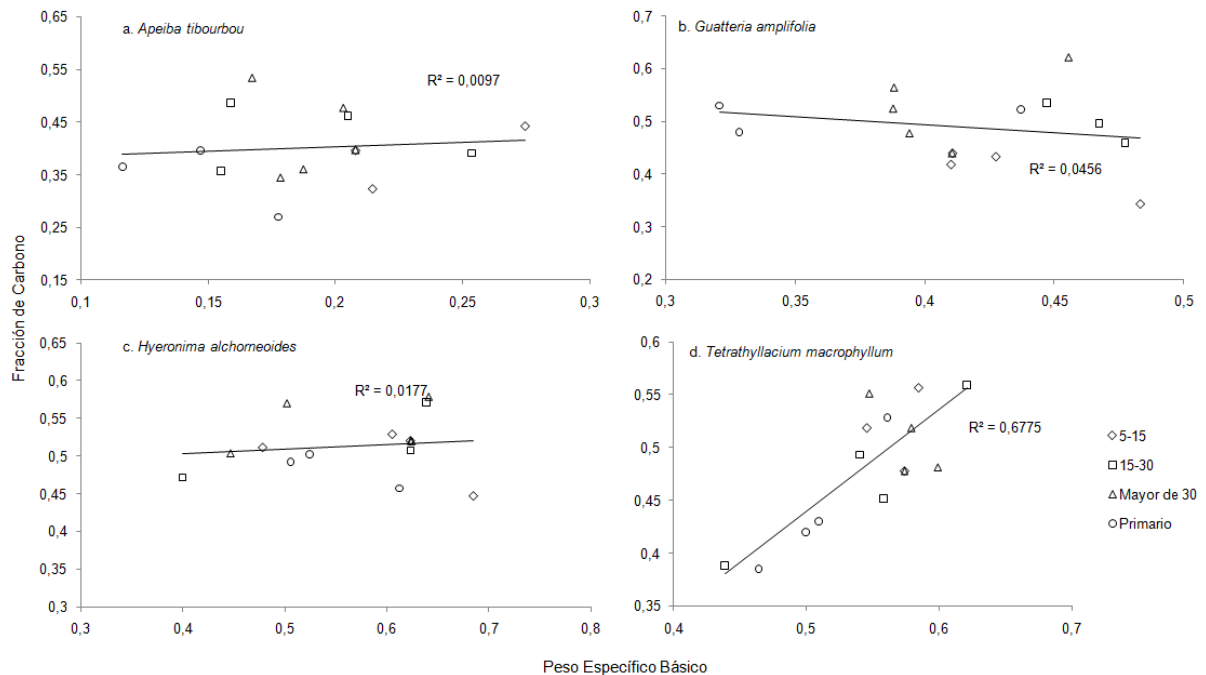


Figura 7. Efecto del peso específico básico sobre la fracción de carbono de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa.

Es importante precisar, que en el caso de *T. macrophyllum* (figura 7d), la correlación del PEB respecto al FC no posee una dependencia directa con el estadio sucesional en el que se encuentre la especie. Lo acá encontrado se relaciona con lo indicado por Kumar *et al* (2009), en un estudio sobre las propiedades e impacto ambiental de 7 especies forestales usadas como leña en la India, afirman que al aumentar el PEB de una especie, su FC también aumenta.

La nula relación entre el PEB y la FC observada en la figura 7a, 7b y 7c, puede estar relacionada con el estado de desarrollo de los individuos muestreados, ya que la mayoría de los individuos muestreados se concentran en ciertas clases diamétricas, por lo que se deja de lado representantes importantes de cada especie (Figura 8b), ya que como se ve en la figura 8a, existen una cantidad más alta de individuos potenciales para muestrear.

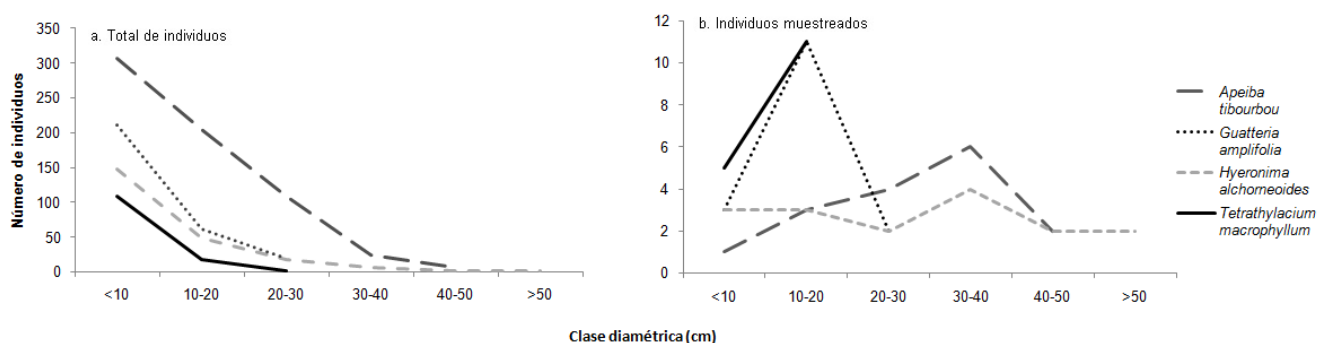


Figura 8. Número de individuos totales y muestreados por especie según clase diamétrica, en bosques tropicales del Corredor Biológico Osa.

En todos los casos, el muestreo consideró individuos de prácticamente todas las clases diamétricas donde se distribuye cada especie, aún así se concentró en una u otra clase (figura 8b); por lo cual, dicho muestreo, dejó de lado algunos individuos que podrían significar diferencias dentro de los valores determinados de PEB y FC, y su correlación, ello debido al estado de desarrollo de los mismos. Por ejemplo, en el caso de *T. macrophyllum*, el diámetro de los individuos muestreados varía entre 7,60 y 19,00 cm, mientras que, el número total de individuos de esta especie, muestra que existen individuos dentro de la categoría diamétrica de 20-30 cm, que no fueron incluidos en el muestreo.

En cuanto a *H. alchorneoides*, la contabilización total de individuos muestra que los mismos se distribuyen hasta la clase diamétrica mayor a 50 cm (donde existen solo dos individuos con valores de 51,90 y 75,00 cm de diámetro y 24 y 29 m de altura total respectivamente), esta distribución deja ver que los individuos de *H. alchorneoides*, aún no han alcanzado la madurez, ya que como lo mencionan Jiménez *et al* (2002) y Quesada *et al* (1997) esta especie puede alcanzar los 50 m de altura; por ende, los individuos hallados en las PPM están a mitad de su desarrollo. En conclusión, los árboles de *H. alchorneoides* muestreados no representan la totalidad de estados de desarrollo de la especie, lo cual, explicaría la nula correlación entre PEB y FC mostrada en la figura 7c.

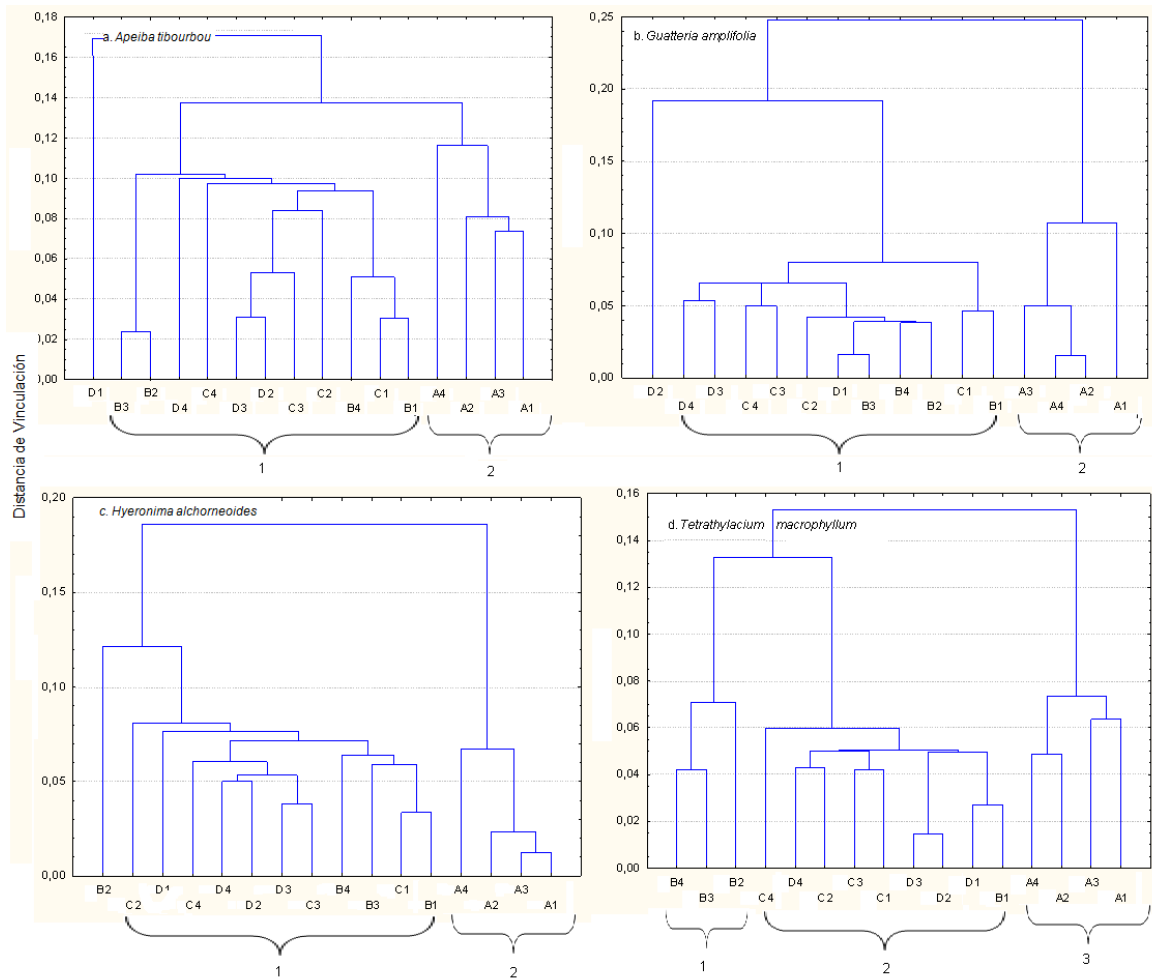
Otro factor no considerado dentro del estudio, que puede ser fuente de error, es la no consideración de las gradientes radiales de PEB en las especies muestreadas. Parolin (2002) en su estudio sobre los gradientes radiales de PEB en árboles de zonas inundables en la Amazonia Central, encontró que PEB varía con la distancia de la médula, lo cual se asocia con las estrategias de crecimiento de los árboles; por su parte, Wiemann y Williamsom (1989), en su trabajo sobre las variaciones de PEB en árboles de 6 bosques tropicales húmedos y 18 secos, hallaron que existe un aumento estadísticamente significativo en el PEB con la distancia de la médula. Estas afirmaciones deberían ser consideradas en próximos estudios, ya que pueden significar variaciones en la capacidad de almacenaje de carbono de especies particulares.

Análisis Multivariado de Clúster

El análisis estadístico de clúster y los árboles de clasificación aplicados a los diferentes estadios sucesionales y realizados en cada una de las especies, considerando el PEB y la FC, mostraron en general que dos grupos pueden ser establecidos (Fig. 9a, 9b y 9c), a excepción de la especie *T. macrophyllum* que permite establecer 3 posibles agrupamientos (figura 9d).

Así mismo, este tipo de análisis confirma que todas las especies estudiadas en el estadio sucesional de 5-15 años presenta condiciones diferentes al resto de los estadios. Las 4 observaciones del estadio sucesional 5-15 años (muestras que inician con A en la figura 9) se separaron completamente del resto de las muestras de los diferentes estadios sucesionales (Figura 9a, 9b, 9c, 9d). Entre tanto, los estadios sucesionales de 15-30 años, mayor a 30 años y el bosque primario, presentan condiciones similares, ya que todos se agrupan en un solo árbol de Clúster (Figura 9a, 9b, 9c,).

En el caso particular de *T. macrophyllum*, como se mencionó anteriormente, muestra tres agrupamientos distintos, un grupo, llamado "3" en la figura 9d, nuevamente agrupa todas las observaciones del estadio sucesional de 5-15 años, pero hay un pequeño grupo, llamado "1" que incluye 3 individuos del estadio sucesional de 15-30 años. En el último grupo, "2", agrupa los individuos de los estadios más viejos (>30 años y bosque primario), sugiriendo que con estos resultados que el estadio de 5-15 años es diferente del resto de los estadios, y que a su vez, el estadio de 15-30 años es diferente al estadio de 15-30 años y el bosque primario.



A: estadio sucesional 5-15 años. B: estadio sucesional 15-30 años. C: estadio sucesional >30 años. D: estadio sucesional Bosque Primario. 1, 2, 3, 4: número de individuo muestreado

Figura 9. Análisis de vinculación respecto al peso específico básico de cuatro especies forestales en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa

Al analizar los dos factores (PEB y FC) de agrupamiento, se encontró que la variable que influye para el agrupamiento, es, en la mayoría de las especies el PEB. Sin embargo, en la especie *G. amplifolia*, se halló que la FC también fue estadísticamente significativo ($\alpha=0,05$) en el agrupamiento (Cuadro 7). Este resultado indica que, en primer lugar, en el estadio sucesional más joven (5-15 años), se agrupan los individuos que poseen un PEB similar, los cuales, por la edad del estadio sucesional, se podría pensar que en este estadio se tiende a originar árboles con los menores PEB en relación al resto de los estadios sucesionales (Cuadro 4). En segundo lugar, en el caso de la especie *T. macrophyllum* se produjeron 3 posibles grupos, lo cual puede ser explicado por el hecho de la edad de los individuos muestreados, más que por la edad del estadio sucesional. Esta especie está incluida en el gremio ecológico de las heliófitas durables, y que la misma tiende a colonizar claros con éxito (Lamprecht 1990) en cualquier momento que estos sean abiertos, como por ejemplo, la caída de un árbol o bien claros dejados en el bosque por aprovechamiento de los mismos; por lo cual no es preciso aseverar que los individuos hayan seguido la secuencia cronológica del estadio donde se encuentran.

Cuadro 7. Significancia del peso específico básico y la fracción de carbono sobre cuatro especies forestales y cuatro distintos estadios sucesionales de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa.

Especie	Variación	Suma de Cuadrados	Grados de Libertad	Cuadrado Medio del Error	F	Probabilidad
<i>A. tibourbou</i>	PEB	0,2795	1	0,1049	37,2968	0,000027**
	FC	0,0056	1	0,1572	0,4999	0,4915 ^{ns}
<i>G. amplifolia</i>	PEB	0,3032	1	0,0809	52,4932	0,000004**
	FC	0,0320	1	0,0936	4,7819	0,0462*
<i>H. alchorneoides</i>	PEB	0,3141	1	0,0952	46,19262	0,000009**
	FC	0,0005	1	0,0530	0,1216	0,7325 ^{ns}
<i>T. macrophyllum</i>	PEB	0,3284	1	0,0916	50,2007	0,000005**
	FC	0,0020	1	0,0553	0,4971	0,4924 ^{ns}

** : Estadísticamente significativo al 99% de confianza

* : Estadísticamente significativo al 95% de confianza

^{ns} : no significativo al 95% de confianza

CONCLUSIONES

- El PEB es distinto entre especies.
- El PEB y FC promedio de cada una de las especies se resumen a continuación:

Especie	PEB	FC
<i>A. tibourbou</i>	0,18	0,4
<i>G. amplifolia</i>	0,41	0,49
<i>H. alchorneoides</i>	0,55	0,51
<i>T. macrophyllum</i>	0,54	0,48

- Únicamente *G. amplifolia* presenta diferencias de PEB entre estadios sucesionales.
- FC difiere entre estadios sucesionales.
- Solo *A. tibourbou* muestra diferencias significativas de FC respecto a las demás especies.
- El PEB y el FC cambian levemente conforme aumenta el estadio sucesional, pero sin seguir una tendencia clara.
- Existe una correlación entre el PEB y el FC de *T. macrophyllum*.
- El PEB agrupa los estadios sucesionales en 2 grupos distintos (el más joven, de 5 a 15 años y el resto de los estadios).
- El PEB y la FC son características intrínsecas de las especies, por lo que se deben considerar cuando se pretenda determinar la cantidad de carbono almacenado por una especie en particular.

RECOMENDACIONES

- Aumentar el número de muestras de madera por especie y estadio sucesional para aminorar las fuentes de error.
- Muestrear todas las clases diamétricas donde estén representados los individuos de las especies de interés, con el fin de que sean representados, en lo posible, todos los estados de desarrollo de la especie.
- Hacer la valoración costo/beneficio antes de llevar a cabo la metodología propuesta, para valorar la viabilidad del mismo.
- Analizar la posibilidad de utilizar métodos más precisos para la determinación de la FC, por ejemplo el uso del Analizador de CHN (CHN Analyzer).

BIBLIOGRAFÍA

Amador, S. 2003. Amenaza de los cambios atmosféricos inducidos por la contaminación ambiental. Serie: Problemas Ecológicos. San José, CR. Editorial de la Universidad de Costa Rica. 238p.

Asquith, N. 2002. Ecología y conservación de bosques neotropicales .Comp. M Guariguata y G Kattan. Cartago, CR. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 691p.

ASTM International. 2001. Standard Test Method for Preparation of Extractive-Free Wood. Technical Association of Pulp And Paper Industry. Standard Method T 12 os-75. Designation: D 1105-96. United States.

Barajas-Morales, J. 1987. Wood specific gravity in species from two tropical forest in Mexico. IAWA 8(2):143-148.

Barcenas, G. 1985. Recomendaciones para el uso de 80 maderas de acuerdo con su estabilidad dimensional. Nota técnica 11. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Laboratorio de Ciencia y Tecnología de la Madera. Xalapa, México. p 14

Barrantes, G; Jiménez, Q; Lobo, J; Maldonado, T; Quesada, M y Quesada, R. 1999. Evaluación de los planes de manejo forestal autorizados en el periodo 1997-1999 en la Península de Osa. Cumplimiento de normas técnicas, ambientales e impacto sobre el bosque natural. Informe para la Fundación Cecropia. S./ S.e. 94p.

Bautista-Hernández, J. y Torres-Pérez, A. 2003. Valoración económica del almacenamiento de carbono del bosque tropical del Ejido Noh Bec, Quintana Roo, México. Revista Chapingo Serie de Ciencias Forestales y del Ambiente 9(1):69-75.

Brown, S. 1997. Los bosques y el cambio climático: el papel de los terrenos forestales como sumideros de carbono. XI Congreso Forestal Mundial. (en línea). TR. Consultado el: 17 may 2011. Disponible en: <http://www.chacaltaya.edu.bo/downloads/bosques.pdf>

- Brown, S; Lugo, A y Chapman, J. 1986. Biomass of tropical tree plantations and its implications for the global carbon budget. *Canadian Journal of Forestry Research*. 16:390-394.
- Butterfield, R.P.; Crook, R. P.; Adams, R.; Morris, R. 1993. Radial variation in wood specific gravity, fibre length and vessel area for two Central American hardwoods: *Hyeronima alchorneoides* and *Vochysia guatemalensis*: natural and plantation-grown trees. *IAWA Journal* 14(2): 153-161.
- Chave, J. 2005. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CTFs sites. Wood density measurement protocol. Lab. Evolution et Diversité Biologique. PAN-AMAZONIA project. Université Paul Sabatier. Toulouse, FR. 6p.
- Chave, J; Muller-Landau, H; Baker, T; Easdale, T; Steege, H y Webb, C. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical species. *Ecological Applications*. 16(6):2356-2367.
- Chazdon, R. L. y Montgomery, R. A. 2002. La adquisición de carbono en las plantas. En: *Biología y conservación de bosques neotropicales*. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 225-250 p.
- Chudnoff, M. 1984. Tropical timbers of the World. Agriculture Handbook 607. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 19 pp.
- Clark, D.; Piper, S.; Keeling, C. y Clark, D. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *PNAS* 100(10): 5852-5857.
- Cubero, J y Rojas, S. 1999. Fijación de carbono en plantaciones de melina (*Gmelina arborea* Roxb.), teca (*Tectona grandis* L.f.) y pochote (*Bombacopsis quinata* Jacq.) en los cantones de Hojancha y Nicoya, Guanacaste, Costa Rica. San José, CR. Tesis Lic. UNA. Heredia, CR. 95 p.

De Castro, F., Williamson, G.B. y de Jesús, R.M., 1993. Radial variation in wood specific gravity of *Joungia princeps*: the roles of age and diameter. *Biotropica*, 25(2): 176- 182.

Estrategia Nacional de Cambio Climático (ENCC). 2008. La Estrategia Nacional de Cambio Climático (ENCC). (en línea). MINAE. Consultado el 01 nov. 2010. Disponible en: <http://www.encc.go.cr/carbono/>

Fearnside, P. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90: 59-87.

Goudriaan, J. 1992. ¿A dónde va el gas carbónico?: el papel de la vegetación. *Mundo científico*. 126(12):687-692.

Gutiérrez, V. y Lopera, G. 2001. Metodología para la cuantificación de existencias y flujo de carbono en plantaciones forestales. (en línea). Simposio Internacional Medición y Monitoreo de la Captura de Carbono en Ecosistemas Forestales. Valdivia, CL. Consultado 18 may. 2010. Disponible en: http://www.uach.cl/procarbono/pdf/simposio_carbono/15_Gutierrez.PDF

Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). 2000. *Apeiba tibourbou* Aubl. (Peine de Mico, Burío, Kura-Kra (Brunka), Kutshin-gró (Térraba)). (en línea). Consultado el 8 abr. 2011. Disponible en: <http://darnis.inbio.ac.cr/FMPro?-DB=UBIpub.fp3&-lay=WebAll&-Format=/ubi/detail.html&-Op=bw&id=1467&-Find>

Hansen, J. 2004. El calentamiento global. *Investigación y Ciencia*. (332):22-31.

Hernández, S; Franco, C y Herrera, C. 2008. Carbono orgánico y materia orgánica encendimientos superficiales de la Bahía Concepción. *Ciencia...Ahora*. mar-set (21): 28-34.

IPCC (intergovernmental Panel on Climate Change). 2001. (en línea). Third assessment report-climate change, The scientific basis: summary for policymakers. A

report of working group I of the Intergovernmental Panel on Climate Change. UNEP-WMO. Consultado el 19 mar 2011. Disponible en: www.ipcc.ch

IPCC (intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Cambio Climático 2007. Informe de Síntesis (en línea). Consultado: 19 oct. 2010. Disponible en: http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_sp.pdf

Jiménez, Q.; Rojas, F.; Rojas, V. y Rodríguez, L. 2002. Árboles maderables de Costa Rica, Ecología y Silvicultura. INBio. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 370p.

Kumar, N. J. L.; Patel, K.; Kumar, R. N. y Kumar, R. 2009. An assessment of Indian fuelwood with regards to properties and environmental impact. Asian Journal on Energy and Environmental 10(02):99-107.

Kumar, R.; Pandey, K.K.; Chandrashekar y Mohan, S. 2010. Effect of tree-age on caloric value and other fuel properties of Eucalyptus hybrid. Journal of Forestry Research 21(4):514-516.

Lammlom, S.H. y Savidge, R.A. 2003. A reassessment of carbon content in Wood: variation within and between 41 North American species. Biomass and Bioenergy 25: 381-388.

Lamprecht, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas – posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido - . Trad. A Carrillo. Eschborn, República Federal de Alemania, GTZ. 335 p.

Loaiza, J.; Rodríguez, J.; Ramírez, M. y Lema, A. 2010. Estimation of biomass and carbon stocks in plants, soil and forest floor in different tropical forests. Forest Ecology and Management 260: 1906-1913.

Locatelli, B y Leonard, S. 2001. Un método para medir carbono almacenado en los bosques de Malleco (Chile). Bois et Forêts des Tropiques. 276(1): 69-80.

- Martens, W; Slooff, R y Jackson, E. 1998. El cambio climático, la salud humana y el desarrollo sostenible. *Revista Panamericana de Salud Pública*. 4(2): 100-105.
- Medina, L. 2009. Calentamiento global antropogénico. *Revista OIKOS*. Jun. 2009. (27): 125-145.
- Melo, E.; Martin, P. y Walker, B. 2008. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. *Forest Ecology and Management* 256: 990-996.
- Morales, M. 2010. Composición florística, estructura, muestreo diagnóstico y estado de conservación de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. Tesis Lic. Cartago, CR. ITCR. 115p.
- Moura-Costa, P. 2001. La Convención sobre el clima y el mercado de contrapartidas de las emisiones de carbono basadas en las actividades forestales. *Unasyuva*. 52(206): 34-40.
- Muller-Landau, H. 2004. Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *BIOTROPICA* 36(1): 20-32.
- Moutinho, P; Santilli, M; Schwartzman, S y Rodríguez, L. 2005. ¿Por qué ignorar la deforestación tropical? Una propuesta de incluir la conservación de los bosques en el Protocolo de Kyoto. *Unasyuva*. 56(222):27-30.
- Obando, G. 2008. Deforestación, desabastecimiento de madera y proclama de carbono-neutralidad. *AMBIENTICO*. Set 2008. (180): 5-7.
- OFI (Oxford Forestry Institute), CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. Cordero, J. & Boshier, D.H. eds. Turrialba, CR. CATIE. pp.
- Ortiz, R. 1997. Costa Rica secondary forest: an economic option for joint implementation initiatives to reduce atmospheric CO₂. Draft paper present for inclusion in the Beijer Seminar in Punta Leona. Costa Rica. 19p.

Ortiz, E y Soto, C. 2008. Atlas Digital de Costa Rica 2008. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal. Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica.

Ortega, M. 2010. Consulta PPM_Osa. (correo electrónico). Cartago, CR. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Proyecto Línea base d estudio de la biodiversidad, servicios ambientales y valores para la conservación de bosques secundarios y maduros en el Corredor Biológico Osa.

Osnaya, P y Fernández, A. 2004. Cambio climático: una visión desde México. Comp. J Martínez y A Fernández. S.L., México. S.e. 525p.

Parry, M; Canziani, O y Palutikof, J. 2008. Conclusiones fundamentales del IPCC en relación con los impactos y adaptaciones al cambio climático. Boletín de la OMM 57(2):78-85.

Parolin, P. 2002. Radial gradients in wood specific gravity in trees of central amazonian floodplains. IAWA Journal 23 (4): 449– 457

Pimienta de la Torre, D., Domínguez, G., Aguirre, O., Javier, F. y Jiménez, J. 2007. Estimación de biomasa y fracción de carbono de *Pinus cooperi* Blanco, en Pueblo Nuevo, Durango. Madera y Bosques. 13(1): 35-46.

Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA). 2003. GEO. América Latina y el Caribe. Perspectivas del Medio Ambiente 2003. D.F, MX. s.d. 277p.

Quesada, F.; Jiménez, Q.; Zamora, N.; Aguilar, R. y Gonzáles, J. 1997. Árboles de la Península de Osa. Heredia, CR. Instituto Nacional de Biodiversidad. 412 p.

Ramírez, O; Gómez, M y Shultz, S. 1997. Vauling the contribution of plantation forestry to the national accounts of Costa Rica from the ecological economics perspective. Beijer Research Seminar. Costa Rica. 28p.

Rojo-Martínez, G; Jasso-Mata, J y Velásquez-Martínez. 2003. Las masas forestales como sumideros de CO₂ ante un cambio climático global. Revista Chapingo. 9(1):57-67.

Sanchún, A. y Gonzáles, J. 2006. Lista de especies arbóreas por gremio ecológico para el Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCVC). Fundación para Desarrollo Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), Dirección de Planificación e Investigación y Desarrollo. Sarapiquí, CR. 22p.

[Sarasíbar, M.](#) 2006. Régimen jurídico del cambio climático. S.L. Editorial Lex Nova. 313p.

Schoene, D. 2002. Evaluación y notificación de las variaciones de las existencias de carbono: ¿una iniciativa concertada? Unasyuva. 53(210): 76-81.

Sempere, J y Riechmann, J. 2000. Sociología y medio ambiente. Madrid, ES. Editorial Síntesis, S.A. 348p.

Senelwa, Z. y Sims, R.E.H. 1999. Fuel characteristics of short rotation forest biomass. Biomass and Bioenergy 17: 127-140.

Seppänen, P. 2002. Secuestro de carbono a través de plantaciones de Eucalipto en el trópico húmedo. Foresta Veracruzana. 4(002):51-58.

Serway, R y Faughn, J. 2001. Física. 5 ed. S.L. MX. Editorial de México. 936p.

Vaccaro, S., Arturi, M., Goya, J., Frangi, J. y Piccolo, G. 2003. Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones, Argentina. Interciencia 28(9):521-527.

Valencia, S y Vargas, J. 1997. Método empírico para estimar peso específico en muestras pequeñas de madera. Madera y Bosques. 3(1):81-87.

- Vílchez, B y Rojas, F. 2006. Búsqueda de atributos de conservación en los bosques remanentes de las fincas de Barca S.A. Informe de consultoría. Cartago, CR. s.e. 82p.
- Wiemann, M.C y Williamson, G. B. 1989. Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *American Journal of Botany* 76(6): 924-928.
- Williamson, B. y Wiemann, M. 2010. Age-Dependent Radial Increases in Wood Specific Gravity of Tropical Pioneers in Costa Rica. *Biotropica* 42(5):590-597.
- Williamson, B y Wiemann, M. 2010. Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany*. 97(3): 519–524.
- Woodcock, D.W. 2000. Wood specific gravity of trees and forests types in the Southern Peruvian Amazon. *Acta Amazonica* 30: 589-599.
- Woodcock, D.W. y Shier, A. D. 2003. Does canopy position affect Wood specific gravity in temperate forest trees? *Annals of Botany* 91:529-5370.

ANEXOS

Anexo 1. Análisis de covarianza (ANCOVA) para el peso específico básico en función de las especies y prueba de Tukey para un alfa de 0,05.

a. ANOVA

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio					
Sucesional	4	1,4498	0,3624	113,80	0,0001
Error	59	0,1879	0,0032		
Total corregido	63	1,6377			

b. Comparación de medias de Tukey

Estadio Sucesional	<i>A. tibourbou</i>	<i>G. amplifolia</i>	<i>H. alchorneoides</i>	<i>T. macrophyllum</i>
<i>A. tibourbou</i>		0,0001*	0,0001*	0,0001*
<i>G. amplifolia</i>	0,0001*		0,0001*	0,0001*
<i>H. alchorneoides</i>	0,0001*	0,0001*		0,4140
<i>T. macrophyllum</i>	0,0001*	0,0001*	0,4140	

Anexo 2. Análisis de covarianza (ANCOVA) del peso específico básico para *A. tibourbou* en función del estadio sucesional del bosque.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio					
Sucesional	4	0,0157	0,0039	3,34	0,0506
Error	11	0,0129	0,0012		
Total corregido	15	0,0286			

Anexo 3. Análisis de covarianza (ANCOVA) del peso específico básico para *G. amplifolia* en función del estadio sucesional del bosque y pruebas de Tukey para un alfa de 0,05.

a. ANCOVA

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio Sucesional	4	0,0245	0,0061	5,28	0,0127
Error	11	0,0128	0,0012		
Total corregido	15	0,0373			

b. Comparación de medias de Tukey

Estadio Sucesional	5-15 años	15-30 años	>30 años	Bosque Primario
5-15 años		0,1127	0,5765	0,0079*
15-30 años	0,1127		0,0310*	0,0012*
>30 años	0,5765	0,0310*		0,0326*
Bosque primario	0,0079*	0,0012*	0,0326*	

Anexo 4. Análisis de covarianza (ANCOVA) del peso específico básico para *H. alchorneoides* en función del estadio sucesional del bosque.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio Sucesional	4	0,0208	0,0052	0,65	0,6415
Error	11	0,0889	0,00881		
Total corregido	15	0,1097			

Anexo 5. Análisis de covarianza (ANCOVA) del peso específico básico para *T. macrophyllum* en función del estadio sucesional del bosque.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio Sucesional	4	0,0165	0,0041	2,56	0,098
Error	11	0,0178	0,0016		
Total corregido	15	0,0343			

Anexo 6. Análisis de varianza para la fracción de carbono en función de las especies y prueba de Tukey para un alfa de 0,05.

a. ANOVA

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Especies	4	0,104	0,026	3,87	0,0074
Error	59	0,3967	0,0067		
Total corregido	63	0,5007			

b. Comparación de medias de Tukey

Estadio Sucesional	<i>A. tibourbou</i>	<i>G. amplifolia</i>	<i>H. alchorneoides</i>	<i>T. macrophyllum</i>
<i>A. tibourbou</i>		0,0311*	0,0005	0,0440*
<i>G. amplifolia</i>	0,0311*		0,2853	0,9143
<i>H. alchorneoides</i>	0,0005*	0,2853		0,2571
<i>T. macrophyllum</i>	0,0440*	0,9143	0,2571	

Anexo 7. Análisis de covarianza (ANCOVA) de la fracción de carbono para *A. tibourbou* en función del estadio sucesional del bosque.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio Sucesional	4	0,0221	0,0055	0,42	0,7877
Error	11	0,1427	0,013		
Total corregido	15	0,1648			

Anexo 8. Análisis de covarianza (ANCOVA) de la fracción de carbono para *G. amplifolia* en función del estadio sucesional del bosque.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio Sucesional	4	0,0563	0,0141	2,27	0,1277
Error	11	0,0683	0,0062		
Total corregido	15	0,1246			

Anexo 9. Análisis de covarianza (ANCOVA) de la fracción de carbono para *H. alchorneoides* en función del estadio sucesional del bosque.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio Sucesional	4	0,0101	0,0025	0,65	0,6375
Error	11	0,0426	0,0039		
Total corregido	15	0,0527			

Anexo 10. Análisis de covarianza (ANCOVA) de la fracción de carbono para *T. macrophyllum* en función del estadio sucesional del bosque.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Promedio de cuadrados	F	Valor crítico de F
Estadio Sucesional	4	0,017	0,0042	1,14	0,3866
Error	11	0,0408	0,0037		
Total corregido	15	0,0578			