

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ  
VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO  
PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON ORIENTACIÓN  
EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**MODELOS ALOMÉTRICOS DE TRES ESPECIES PROMISORIAS DE  
ÁRBOLES NATIVOS EN UNA PLANTACIÓN EN PANAMÁ**

EDWIN ALBERTO HERNÁNDEZ GARCÍA

TESIS PRESENTADA COMO UNO DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL  
GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON ORIENTACIÓN EN  
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

PANAMÁ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

2022

## **DEDICATORIA**

A mis padres, Marta García y Florencio Mendoza; a mis hermanos: Lisbeth y Yoel; a mis sobrinos: Carlos y Marta, por su apoyo incondicional antes, durante y en la finalización de este proyecto académico.

A mi hermano, Q.E.P.D., Carlos René Hernández García.

## **AGRADECIMIENTO**

A la Universidad de Panamá, Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, por la oportunidad de ser parte del programa en Ciencias Biológicas e invertir recursos en el desarrollo de la ciencia y la investigación.

A los distintos coordinadores del programa de Maestría en Ciencias Biológicas con Orientación en Biodiversidad y Conservación (Nidia Sandoval PhD, Enrique Medianeros PhD y Magaly Sánchez de Chial PhD), quienes, desde el inicio del programa, brindaron su apoyo y soporte para avanzar en la carrera académica.

A los profesores del programa de Maestría en Ciencias Biológicas, por contribuir a mi formación académica y profesional. Además, contribuir al crecimiento científico en pro de aportar productos de calidad para el país.

A la Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología e Innovación (SENACYT), por brindar el aporte económico para el desarrollo del programa de Maestría en Ciencias Biológicas y por el acompañamiento durante este proceso.

Al Sistema Nacional de Investigación (SIN), por el apoyo a la ciencia, los investigadores y los estudiantes, en aras de aportar a la generación de investigadores y la construcción de científicos en Panamá.

Al doctor Jefferson S. Hall, director del proyecto Agua Salud, quien me brindó la oportunidad de crear y desarrollar mi proyecto de investigación, gestionó aporte económico mediante el Proyecto Agua Salud para el desarrollo de esta investigación, y brindó su apoyo en la redacción antes, durante y en la finalización la tesis y el manuscrito científico.

A la doctora Katherine Sinacore, postdoctoral del proyecto Agua Salud, quien, desde un principio, estuvo anuente a ayudarme en el aspecto metodológico, el trabajo de campo, y todo el ámbito de procesamiento de muestras y análisis de los datos.

A Adriana Tapia, gerente del proyecto Agua Salud, quien colaboró en el ámbito administrativo y logístico para que se realizase la investigación de manera eficiente, así como su apoyo motivacional durante el proceso de investigación y redacción de la tesis.

Al doctor Omar López, asesor directo de mi trabajo de tesis, quien desde el inicio hasta el final me brindó su apoyo y soporte, en cuanto a la redacción de todos los documentos referentes con el proyecto de tesis, por sus palabras de ánimo y motivación para culminar, con éxito, este trabajo académico.

A Michiel van Breugel, asociado del proyecto Agua Salud por su colaboración en la metodología, análisis estadísticos y sugerencias al trabajo de investigación realizado.

A los técnicos, los estudiantes pasantes y los colaboradores del proyecto Agua Salud, quienes ayudaron en el proceso de muestreo de árboles y la selección de muestras (Guillermo Fernández, Mario Bailón, Miguel Núñez, Carlos Díaz, Roderick Martínez, Victorino Montenegro, Antonio Amaya, Gabriela Quesada, Tamara Ubarte, Carla Pintado, Fiorela Durán, Luis Navarro, María Paulina, Francesca Chiappetta y la Empresa forestal Poda Feliz).

A mis compañeros colegas del programa de Maestría en Ciencias Biológicas, por su gran apoyo y soporte durante el desarrollo del plan académico requerido por la Universidad de Panamá (Kiria J. Bernal López, Luisa G. Collado Mariscal, Indira Quintero P., Kayra Aguilar, José A. Thomas A. y Ángel Sosa).

A los estudiantes de la Universidad de Panamá, Jenifer Fernández, Irving J. Arcia, Aida Carles y Pascal Pichon Marquette (voluntario), quienes colaboraron con el pesaje y el procesamiento de las muestras en el laboratorio.

A Cristina Barber, Daniel Buitrago y Lee Dietterich, estudiantes doctorales, quienes me ayudaron y asesoraron en aspectos estadísticos y sistematización, para llevar a cabo algunos análisis necesarios, así como aportes en la redacción inicial de la tesis.

A los revisores y jurados de este trabajo de investigación (María Sánchez de Stapf PhD y Emilio Mariscal MSc) quienes realizaron correcciones y aportaciones al documento final de tesis.

## ÍNDICE

I.	INTRODUCCIÓN .....	3
1.1	Objetivo general .....	7
1.2	Objetivos específicos .....	7
1.3	Hipótesis.....	7
II.	MARCO TEÓRICO.....	8
2.1	Cambio climático .....	8
2.2	Gases de efecto invernadero.....	9
2.2.1	Antecedentes .....	9
2.3	Captura de carbono .....	10
2.3.1	Ciclo del carbono .....	10
2.3.2	Sumideros de carbono .....	12
2.4	Biomasa forestal.....	13
2.4.1	Definición de biomasa y ecuación alométrica .....	13
2.4.2	Métodos para estimar biomasa forestal.....	15
2.5	Estimaciones de biomasa y economía en los bosques .....	16
2.5.1	Importancia de estimar la biomasa.....	16
2.5.2	Importancia de los bosques.....	18
2.5.3	Cobertura boscosa en Panamá .....	20
2.5.4	Plantaciones en América Latina y Panamá .....	21
III.	MARCO METODOLÓGICO.....	24
3.1	Sitio de estudio.....	24
3.1.1	Localización .....	24

3.1.2	Antecedentes del sitio .....	26
3.2	Especies de estudio .....	27
3.2.1.	<i>Dalbergia retusa</i> Hemsl.....	27
3.2.2.	<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W.S. Alverson .....	29
3.2.3	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell.....	31
3.3	Diseño experimental del proyecto Agua Salud.....	33
3.3.1	Definición de la organización territorial del Proyecto Agua Salud .....	33
3.3.1.1	Diseño parcelas .....	33
3.4	Diseño experimental para colecta de biomasa .....	36
3.4.1	Selección de árboles muestra en el área de amortiguamiento.....	36
3.5	Cosecha de árboles muestras (corte, mediciones y toma de muestras).....	38
3.5.1	Pasos para la corta, mediciones y toma de submuestras .....	40
3.5.1.1	Medidas dasométricas del árbol en pie .....	41
3.5.1.2	Corte del árbol.....	41
3.5.1.3	Pesaje de trozas y submuestras .....	44
3.5.1.4	Submuestras de hojas .....	45
3.5.1.5	Submuestras de ramas.....	45
3.5.1.6	Submuestras de fustes .....	46
3.5.1.7	Submuestras de aserrín .....	47
3.6	Secado y pesaje de muestra.....	48
3.7	Tabulación de los datos.....	49
3.8	Cálculo de peso seco por componente y biomasa total.....	50
3.8.1	Promedio de los pesos secos por componentes de cada árbol .....	50

3.8.2	Proporción de cada submuestra de cada árbol .....	50
3.8.3	Peso seco de cada componente de cada árbol .....	51
3.9	Análisis de datos .....	51
3.9.1	Comparación de las variables dasométricas.....	52
3.9.2	Ajuste de modelos.....	52
3.9.3	Selección de modelos.....	52
3.9.4	Incertidumbre asociada con el uso de modelos alométricos de monocultivo en parcelas mixtas.....	56
IV.	RESULTADOS.....	58
4.1	Características dasométricas de las especies focales por tratamientos .....	58
4.1.1	Diámetro basal .....	58
4.1.2	Altura .....	59
4.1.3.	Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) .....	59
4.2	Determinación de la biomasa aérea de los árboles cosechados .....	61
4.3	Modelos para la estimación de biomasa.....	64
4.3.1	Multiespecies .....	64
4.3.2	Especies por tratamiento .....	65
4.4	Incertidumbre asociada con el uso de modelos alométricos de monocultivo en parcelas mixtas .....	70
4.5	Tratamiento <i>T. amazonia</i> .....	70
4.6	Tratamiento <i>D. retusa</i> .....	73
4.7	Tratamiento <i>P. quinata</i> .....	73
V.	DISCUSIÓN .....	75

5.1	Determinación de la biomasa aérea.....	76
5.2	Modelos para la estimación de biomasa.....	77
5.2.1	Modelos de multiespecies .....	77
5.2.2	Modelos para especies en tratamientos específicos .....	79
5.3	Incertidumbre asociada con el uso de modelos alométricos de monocultivo en parcelas mixtas .....	85
VI.	CONCLUSIONES .....	90
VII.	RECOMENDACIONES.....	92
VIII.	REFERENCIAS.....	93
IX.	ANEXOS .....	114

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Modelo lineal ensayado con diferentes entradas de variables para multiespecies y especies por tratamiento para la estimación de biomasa aérea en tres especies forestales nativas en plantaciones. A cada especie focal, se le evaluaron cada uno de los modelos con diferentes variables en sus tres tratamientos. ....	55
<b>Cuadro 2.</b> Medidas dasométricas para cada especie focal en sus tres tratamientos .....	60
<b>Cuadro 3.</b> Promedios de biomasa por componentes y por especies focales en sus tres tratamientos cosechados en Agua Salud .....	61
<b>Cuadro 4.</b> Ecuaciones alométricas con los mejores ajustes seleccionados según AIC para tres especies forestales nativas creciendo bajo tratamientos multiespecies .....	65
<b>Cuadro 5.</b> Ecuaciones alométricas con las mejores estimaciones de biomasa aérea obtenidas al probar el modelo lineal con 10 entradas de variables para las especies focales ( <i>T. amazonia</i> , <i>D. retusa</i> , <i>P. quinata</i> ) en tres tratamientos .....	66

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Ciclo del carbono.....	11
<b>Figura 2.</b> Ubicación del Proyecto de investigación Agua Salud en la Cuenca de Canal de Panamá.....	26
<b>Figura 3.</b> Tronco, flores y tocón de <i>D. retusa</i> .....	29
<b>Figura 4.</b> Corteza, hojas y espinas de <i>P. quinata</i> .....	31
<b>Figura 5.</b> Fuste y hojas de <i>T. amazonia</i> .....	33
<b>Figura 6.</b> Diseño de las parcelas en el proyecto Agua Salud.....	35
<b>Figura 7.</b> Dirección utilizada para la selección de árboles a muestrear por parcela en la primera fila del área de amortiguamiento.....	39
<b>Figura 8.</b> Pasos para el corte y procesamiento de muestras en campo. ....	40
<b>Figura 9.</b> Representación de la clasificación utilizada para separar las ramas de los árboles cosechados.....	42
<b>Figura 10.</b> Colocación de lonas en la base del árbol a cosechar.....	43
<b>Figura 11.</b> Clasificación y procesamiento de los componentes del árbol.....	45
<b>Figura 12.</b> Submuestras de ramas primarias de <i>T. amazonia</i> para secado en laboratorio	46
<b>Figura 13.</b> Submuestras de fustes de <i>D. retusa</i> .....	47
<b>Figura 14.</b> Procesamiento y pesaje en laboratorio. ....	49
<b>Figura 15.</b> Biomasa aérea de cada especie focal en sus tres tratamientos. ....	63
<b>Figura 17.</b> Promedio de error relativo entre los tratamientos. ....	72

## ÍNDICE DE ANEXOS

<b>Anexo 1.</b> Hornos de convección yamato DKN812.....	114
<b>Anexo 2.</b> Horno de convección yamato DKN612 .....	115
<b>Anexo 3.</b> Formulario de captura de datos de campo .....	116
<b>Anexo 4.</b> Formulario de ingreso de datos de peso seco de las muestras .....	119
<b>Anexo 5.</b> Modelo lineal con 10 entradas de variables aplicadas para multiespecies de tres especies de árboles nativos ( <i>T. amazonia</i> , <i>D. retusa</i> , <i>P. quinata</i> ) en Panamá. Valores calculados con base en 80 árboles cosechados en el proyecto Agua Salud.....	120
<b>Anexo 6.</b> Ecuaciones alométricas para estimar biomasa aérea de las especies focales ( <i>T. amazonia</i> , <i>D. retusa</i> , <i>P. quinata</i> ) en sus tres tratamientos con solo la variable diámetro a la altura del pecho .....	121
<b>Anexo 7.</b> Mejores modelos seleccionados de acuerdo con el AIC, aérea en el tratamiento <i>T. amazonia</i> .....	122
<b>Anexo 8.</b> Mejores modelos seleccionados de acuerdo con el AIC, en el tratamiento <i>D. retusa</i> monocultivo .....	123
<b>Anexo 9.</b> Mejores modelos seleccionados de acuerdo con el AIC, en el tratamiento <i>D. retusa</i> plantada con <i>P. quinata</i> .....	124
<b>Anexo 10.</b> Mejores modelos seleccionados de acuerdo con el AIC, en el tratamiento <i>D. retusa</i> plantada con <i>T. amazonia</i> .....	125

## UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

**ACP:** Autoridad del Canal de Panamá.

**AFOLU:** Agricultura, Silvicultura y otros Usos de la Tierra.

**AIC:** Criterio de Información de Akaike.

**ANAM:** Autoridad Nacional del Ambiente.

**ANOVA:** Análisis de Variancia.

***β*a:** Biomasa aérea.

**DAP:** diámetro a la altura del pecho (1.30 m sobre el suelo).

**DB:** Diámetro basal.

**FAO:** Food and Agriculture Organization.

**GEI:** Gases de Efecto Invernadero.

**H:** Altura.

**MIAMBIENTE:** Ministerio de Ambiente.

**NOAA:** National Oceanic and Atmospheric Administration.

**ODS:** Objetivos de Desarrollo Sostenible.

**ONU:** Organización de Naciones Unidas.

**IPCC:** Panel Intergubernamental de Cambio Climático.

**PNUMA:** Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente.

**PRORENA:** Proyecto de Reforestación con Especies Nativas.

**R<sup>2</sup>adj**: Coeficiente de determinación ajustado.

**REDD**: Reducing Emissions from Deforestation and Forest Degradation.

**RSE**: Error estándar de los residuales.

**SEE**: Error estándar de la estimación.

**SINIA**: Sistema Nacional de Información Ambiental.

**WSG**: Densidad de la madera.

## Resumen

El componente forestal representa un aporte sustancial en la captura de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), así, para estimar la capacidad de los bosques naturales y las plantaciones forestales de capturar CO<sub>2</sub>, es necesario el desarrollo de herramientas confiables para tal fin. Los objetivos de esta investigación fueron estimar la biomasa aérea de tres especies nativas (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*), generar ecuaciones alométricas específicas para especie por tratamiento y determinar la incertidumbre al utilizar ecuaciones monoespecíficas en parcelas mixtas. Se realizó un muestreo destructivo de las especies de interés, así, se cosecharon un total de 81 árboles en un rango de diámetro basal (DB) desde 3,60 hasta 32,50 cm, alturas desde 1,60 hasta 19,20 m y diámetros a la altura del pecho (DAP) de hasta 35.70 cm (*P. quinata*), (los árboles más pequeños no tuvieron altura suficiente para presentar DAP: *D. retusa* y *P. quinata*), categorizados estos en nueve tratamientos en función de cómo estaban plantados (monocultivos y mezclas); la biomasa estimada varió desde 0.35 kg/árbol (*P. quinata*) hasta 436.13 kg/árbol (*T. amazonia*). No se detectan diferencias significativas entre los tratamientos para ninguna de las variables evaluadas: altura, diámetros y biomasa; sin embargo, los datos brutos de biomasa aérea (kg/árbol) mostraron una tendencia a mayor acumulación en *T. amazonia*. Con la evaluación del modelo lineal  $\ln(\beta a) = a + b \times \ln(x)$  con 10 entradas de variables, donde  $\ln(x)$  fue DB, DAP y altura tanto únicas como en combinación, se obtuvieron ecuaciones alométricas para multiespecies y cada especie por tratamiento, seleccionadas mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC). En multiespecies, se obtuvieron los mejores coeficientes correlacionales ( $R^2$  ajustado) de 0,98 y 0,97, y en cada especie por tratamiento se obtuvieron correlaciones superiores a 0,96. El cálculo del error relativo arroja que el uso de ecuaciones monoespecíficas aplicadas a parcelas mixtas provoca altos sesgos en las estimaciones entre 25% y 75%. De este modo, este trabajo contribuye a ampliar el conocimiento de tres especies arbóreas importantes en el esquema de reforestación nacional y su uso para restauración y captura de CO<sub>2</sub>.

## Summary

Forests represent a substantial contribution to the capture of carbon dioxide (CO<sub>2</sub>). To estimate the capacity of natural forests and forest plantations to absorb CO<sub>2</sub>, it is necessary to develop reliable tools to accurately quantify such capacity. The objectives of this thesis were to estimate the aboveground biomass of three native tree species (*T. amazonia*, *D. retusa* y *P. quinata*), develop allometric equations for each species by treatment, and determine the uncertainty when a monoculture allometric equation is used in a mixed planting plot. A destructive sampling was carried out on the native tree species of interest. A total of 81 trees were harvested with a basal diameter ranging from 3.60 to 32.50 cm, a range of height that varied from 1.60 to 19.20 m, and a range of diameter at breast height until 35.70 cm (*P. quinata*) (smallest trees were not tall enough to take a DBH measurement: *D. retusa* y *P. quinata*). All trees were categorized into nine (9) treatments according to how those were established in the plots (monoculture and mixed planting). The biomass of every harvested tree was estimated in every treatment, varying from 0.35 kg/tree (*P. quinata*) to 436.13 kg/tree (*T. amazonia*). However, no statistically significant differences by treatment in any assessed variables: Height, diameters, and aboveground biomass was observed. We used the linear model  $\ln(\beta a) = a + b \times \ln(x)$  with ten variable entries, obtaining allometric equations for multispecies and for every species by treatment, and selected the best models using the Akaike Information Criterion (AIC). In multispecies, the best correlation coefficients (adjusted R<sup>2</sup>) were 0.98 and 0.97, and in all species per treatment, correlations were always greater than 0.96. The calculation of the relative error showed that using monospecific equations applied to mixed plots causes errors between 25% and 75%. Thus, this scientific work contributes to widening the recognition of three essential tree species in the reforestation scheme and their uses for the restoration and absorption of CO<sub>2</sub>.

## I. INTRODUCCIÓN

El cambio climático es un fenómeno que afecta a la dinámica de los ecosistemas *per se*, así como la dinámica de las poblaciones humanas, lo que, inevitablemente, es objeto de estudio en pro de buscar alternativas que permitan mitigar su efecto (**Shukla et al., 2019**). El cambio climático es multifactorial, por ello, este estudio se centra en la relevancia que tienen los ecosistemas forestales como opción para reducir los efectos del cambio climático; dentro de estas opciones, se encuentra la reforestación.

La reforestación activa es el proceso de siembra de árboles de manera intencional, esto en áreas sin cobertura, pero que, previamente, mantenían cobertura (**Cunningham et al., 2015**); sin embargo, el término también incluye áreas donde existe rastrojo o algún tipo de vegetación (**Hall y Ashton, 2016**). Son varias las razones por las que se reforesta, no obstante, en las últimas décadas, esta actividad ha emergido como una estrategia de captura de carbono gracias a que, aproximadamente, el 50 % de la biomasa de un árbol es carbono (**Brown, 2002; Lambers et al., 2008; Lewis et al., 2009**), lo que se traduce en menos carbono en la atmósfera y menos gases de efecto invernadero (GEI), lo que constituye un aporte considerable para la lucha contra el cambio climático.

Dentro de las diferentes alternativas de reforestación, está el establecimiento de parcelas con especies nativas, la que, en suelos degradados, muestra mejor crecimiento y desarrollo que las especies exóticas (**Marshall et al., 2020**). Por lo tanto, las especies nativas no solo tienen una mayor capacidad de mitigar el cambio climático, sino que son potenciales en restaurar ecosistemas, y mejorar ingresos económicos de pequeños y medianos productores de madera (**Guariguata et al., 1995; Montagnini y Sancho,**

**1990; Stanley y Montagnini, 1999**). Pese a ello, no todas las especies de árboles nativos tienen la misma capacidad de almacenar carbono, pues esta capacidad varía en función de la composición florística, la edad y la densidad de árboles en un área determinada (**Schulze et al., 2000**), por ello, es importante tomar en cuenta estas variables al momento de establecer objetivos en una plantación. De igual manera, para obtener buenos resultados en la reforestación, se debe aplicar el concepto de reforestación inteligente (**Hall et al., 2011**), lo que consiste en conocer cuáles son las especies adecuadas para un determinado lugar y qué momento es el mejor para plantarlas en función de la historia de uso de suelo.

Uno de los indicadores con gran aceptación en la evaluación de proyectos de reforestación y productividad de bosques es la biomasa (**Douterlungne et al., 2013**), esta permite cuantificar la capacidad de los árboles para capturar carbono, monitorear su crecimiento y desarrollo, y generar predicciones, a futuro, sobre su rentabilidad. La biomasa puede ser medida mediante métodos directos e indirectos (**Brown, 1997**), el primero implica la medición completa de los individuos en campo, por su parte, el segundo utiliza modelos matemáticos y estadísticos que predicen la biomasa al tomar medidas de variables fácilmente medibles, como el diámetro y, en algunos casos, la altura o tamaño de copa (**Araújo et al., 1999**). En tercera opción, se encuentran las tecnologías de teledetección que implican la toma de imágenes espaciales y su interpretación, para estimar la biomasa de los paisajes (**Asner et al., 2012; Miller et al., 2017**).

Los modelos matemáticos utilizan el principio de la alometría para generar ecuaciones alométricas que estiman la biomasa, esto con coeficientes estadísticos y

variables como el diámetro (**Araújo et al., 1999; Picard et al., 2012**); los más utilizados son regresiones lineales y no lineales, sin embargo, hay estudios que involucran métodos más complejos para generar los modelos alométricos (**Chave et al., 2005; Nívar-Cháidez et al., 2013**). Con estos modelos, se pueden estimar muchas áreas con condiciones similares, lo que ahorra tiempo y dinero.

A pesar de la amplia cantidad de modelos alométricos para especies arbóreas y especies específicas, así como para multiespecies, la incertidumbre en las estimaciones es un aspecto que exige mayor inversión, principalmente, en el creciente mercado del carbono (**Chave et al., 2014**); por ello, es urgente construir modelos precisos que respondan, de manera convincente, a esta exigencia. El presente estudio no solo toma en cuenta la especie *per se*, sino la forma en que son plantadas, tales como monocultivos o en combinación con otras especies, lo que, generalmente, se conoce como tratamientos de siembra; esto aumenta su relevancia en el campo de la silvicultura, la ecología, el manejo de bosques y la captura de carbono.

Así, Panamá ha sido protagonista en la implementación de estudios que buscan conocer más de las especies nativas; inicialmente, ensayos realizados por el Proyecto de Reforestación con Especies Nativas (PRORENA) buscaban identificar especies de rápido crecimiento, fáciles de manejar y propagar, que brindaran beneficios económicos y ambientales (**Wishnie et al., 2007**). Actualmente, el proyecto Agua Salud evalúa no solo el desempeño de crecimiento y el almacenaje de carbono de especies tropicales, sino su impacto en la calidad del agua, para entender la diversidad de los servicios ambientales

dentro de cuencas y las microcuencas con diferentes usos de suelos (**van Breugel y Hall, 2008**).

De este modo, esta tesis se enmarca en esta dinámica de investigación y pretende desarrollar modelos alométricos cuyo nivel estadístico de precisión permite la estimación confiable de biomasa aérea de tres especies de árboles nativos (*D. retusa*, *T. amazonia* y *P. quinata*), para multiespecies y cada especie por tratamiento. No solo se generan modelos para cada especie específica, sino que se construyen modelos para estas tres especies de acuerdo con el diseño en el que están plantadas (tratamientos), lo que contribuye a la solución de la problemática de subestimación y sobrestimación de la biomasa por utilización de ecuaciones de una especie determinada, por ejemplo, ecuaciones de monocultivo aplicadas a esas especies cuando están combinadas con otras.

Por lo tanto, esta contribución tiene un alto valor para visibilizar la capacidad de las plantaciones como aporte a mitigar el cambio climático, esto mediante la captura de carbono, además, permite conocer el potencial de estas especies como productoras de madera, lo que ayudará a pequeños y medianos productores a focalizar sus objetivos. Finalmente, se resalta el aporte de las plantaciones de árboles nativos a la recuperación de la biodiversidad y la contribución relevante en el mantenimiento de los servicios ecosistémicos.

### 1.1 Objetivo general

Construir y evaluar modelos alométricos para tres especies nativas en tres tratamientos diferentes que permitan estimar biomasa aérea.

### 1.2 Objetivos específicos

1. Calcular la biomasa aérea de tres especies de árboles nativos promisorias utilizadas en plantaciones en el proyecto de investigación Agua Salud.
2. Comparar y seleccionar el mejor modelo alométrico para estimar biomasa aérea, de forma indirecta, de cada especie por tratamiento.
3. Determinar el grado de incertidumbre (error relativo) de modelos alométricos construidos para monocultivos aplicados en cultivos mixtos.

### 1.3 Hipótesis

La biomasa aérea de *T. amazonia*, *D. retusa* y *P. quinata* varía en función de los tratamientos en los que son plantadas (monocultivo y mezcla), lo que presenta mayor cantidad de biomasa en cultivos mixtos que en monocultivo.

Los modelos alométricos de *T. amazonia*, *D. retusa* y *P. quinata* en monocultivos aplicados a estas mismas especies en cultivos mixtos producen altos errores de estimación de biomasa aérea.

## II. MARCO TEÓRICO

### 2.1.Cambio climático

A través del tiempo, la tierra ha experimentado fluctuaciones de clima y escenarios variados que han moldeado lo que hoy se conoce. Estas variaciones podrían explicar los cambios en los patrones de clima actuales, sin embargo, existe evidencia científica de que hay una relación directa entre las actividades antropogénicas y el aumento paulatino de temperatura, así como las consecuencias que se generan debido a ello (**IPCC, 2007**).

Para el IPCC (**IPCC, 2007**), el término “cambio climático” denota un cambio en el estado del clima identificable, por ejemplo, mediante análisis estadísticos, a raíz de un cambio en el valor medio y/o en la variabilidad de sus propiedades, lo que persiste durante un periodo prolongado, generalmente cifrado en decenios o en periodos más largos; esto denota todo el cambio del clima a lo largo del tiempo, tanto si es debido a la variabilidad natural como si es consecuencia de la actividad humana.

Se estima que, a partir de la Revolución industrial (1760-1840), las actividades antropogénicas empezaron a tener mayor impacto en el clima (**Palacios, 2004**), pues, desde ese entonces, la temperatura global se ha incrementado. Así, existen factores provenientes desde la Revolución industrial y factores actuales: cadena de producción y uso de combustibles fósiles, deforestación y degradación de los suelos, contaminación por productos químicos y tóxicos, estos como los principales causantes del aumento de temperatura y la variación climática a nivel mundial (**IPCC, 2014b**). Debido a esta

problemática, la Organización de Naciones Unidas (ONU) y otros organismos internacionales han realizado diversos esfuerzos, para reducir y mitigar las consecuencias de estas actividades.

Uno de estos esfuerzos es el Acuerdo de Paris, Tratado internacional actual, este busca mantener el aumento de temperatura por debajo de los 2 ° C en comparación con los niveles preindustriales, así como continuar con los esfuerzos para limitar aún más el aumento de temperatura a 1,5 ° C (**IPCC, 2018**). No obstante, existen muchos retos pendientes en temas de clima y ambiente, como la restauración de tierras degradadas, la eficiencia en el uso de la energía y los recursos finitos, mejores hábitos de consumo y, sobre todo, mayor inversión en la investigación científica-técnica en países en vías de desarrollo, como Panamá y buena parte de América Latina.

## **2.2.Gases de efecto invernadero**

### **2.2.1. Antecedentes**

Las primeras mediciones de GEI se le atribuyen a Charles David Keeling en 1958, quien, en sus estudios, midió la concentración de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) en la atmósfera y logró concluir, con evidencias, el efecto de las actividades humanas en la composición química de la atmósfera global (**Keeling, 1961; Le Treut et al., 2007**). Así, observaciones posteriores robustecieron las evidencias de Keeling al encontrar una relación entre el aumento de CO<sub>2</sub> y la quema de combustibles fósiles (**Francey y Farquhar, 1982; Keeling y Shertz, 1992**).

En la actualidad, las consecuencias del aumento de los GEI, a causa de las actividades antrópicas, son bien aceptadas e inequívocas (**IPCC, 2007**). A pesar de que el efecto invernadero natural es conocido desde hace más de un siglo (**Fleming, 2005; Le Treut et al., 2007**), todo indica que el aumento en las concentraciones de estos gases por actividades humanas ha acelerado y magnificado este proceso.

El exceso de los GEI, las concentraciones de aerosoles en la atmósfera, los cambios en la cubierta terrestre y en la radiación solar afectan, de manera considerable, el balance de energía del sistema climático (**Forster et al., 2007**). En este sentido, se observa el potencial riesgo de una serie de eventos catastróficos debido al aumento de los GEI, a su vez, el aumento de la temperatura del planeta y el nivel del mar, esto con afectaciones a la vida, las economías, la salud y la biodiversidad (**IPCC, 2014a**).

## **2.3.Captura de carbono**

### **2.3.1. Ciclo del carbono**

El carbono es el elemento químico fundamental de los compuestos orgánicos, se encuentra en los océanos, los suelos, las reservas fósiles de carbono, el lecho de rocas minerales como carbonato de magnesio y de calcio, en la atmósfera y en la biomasa vegetal (**Ciesla, 1996; NOAA, 2019**). Este elemento pasa de un depósito a otro por medio de procesos químicos, físicos y biológicos, entre ellos, la fotosíntesis, la respiración y la oxidación (**Rügnitz et al., 2009**); en ese sentido, se puede definir el ciclo del carbono como el movimiento de este elemento en sus distintas formas y entre los grandes depósitos, a saber, la atmósfera, la biósfera terrestre, los océanos y los

sedimentos (Ciesla, 1996). Así, el ciclo del carbono hace posible la transferencia de la energía solar a los sistemas biológicos y, consecuentemente, a la geósfera y la antropósfera como carbono y combustible fósiles (Figura 1).



**Figura 1.** Ciclo del carbono. El carbono se libera a la atmósfera a partir de varias fuentes (respiración, descomposición, emisiones humanas, eventos naturales), a su vez, se sedimenta en el suelo y en el fondo de los océanos a través de la fotosíntesis y la acumulación de materia orgánica. Tomado de El ciclo del carbono, por CDN, s.f.

### 2.3.2. Sumideros de carbono

Las plantas, específicamente, los árboles, son considerados excelentes sumideros de carbono, debido a que lo almacenan en sus estructuras leñosas por periodos prolongados (**Acosta-Mireles et al., 2002; Montero y Kanninen, 2002**).

Aproximadamente, entre el 40 %-50 % de la biomasa seca de las plantas consiste en carbono fijado por la fotosíntesis (**Lambers et al., 2008**), así, la captura de carbono mediante la fotosíntesis ocurre a través de las hojas, pues estas absorben la energía del sol y el dióxido de carbono de la atmósfera, para integrarlo a su sistema, luego, lo convierten en hidratos de carbono y, finalmente, liberan oxígeno como producto de la fotosíntesis (**Lambers et al., 2008**).

El carbono asimilado es redistribuido e invertido en los diferentes componentes de la planta, pero una significativa porción de carbono puede ser asignada a las partes aéreas (hoja y tallos), para asegurar la captación lumínica y la fotosíntesis; otra porción podrá ser invertida en raíces para facilitar la obtención de nutrientes y el mantenimiento del balance hídrico. Una vez los componentes de la planta caen o mueren completamente, son acumulados y secuestrados a través de procesos físicos, químicos y bioquímicos fijando carbono en el suelo (**FAO, 2017**), lo que aumenta el valor de los ecosistemas forestales vs. áreas deforestadas. Según **Pan et al. (2011)**, la captura de CO<sub>2</sub> de los bosques, a nivel mundial, se estima en 861 Pg C, de estos, 471 Pg C (55 %) pertenecen a los bosques tropicales, lo que los convierte en importantes sumideros de carbono, esto lleva a la restauración de áreas degradadas mediante la reforestación como una alternativa potencial para la mitigación del cambio climático.

Las variaciones en los tipos, las edades y la composición de los bosques determinan las cantidades de CO<sub>2</sub> que absorben, por ejemplo, se estima que los bosques secundarios constituyen uno de los mayores sumideros de carbono (**van Breugel et al., 2011; Kauffman et al., 2009**) y son un componente cada vez más importante en el paisaje tropical. Por otra parte, si se compara un área de bosque y un área agrícola, los bosques almacenan más carbono por hectárea que el área agrícola (**Polzot, 2004**); en conjunto, los bosques boreales del norte, los bosques tropicales y el fitoplancton en los océanos remueven una gran cantidad de CO<sub>2</sub> de la atmósfera cada año, y lo almacenan en el suelo y su biomasa (**Polzot, 2004**).

## **2.4. Biomasa forestal**

### **2.4.1. Definición de biomasa y ecuación alométrica**

La biomasa de los bosques se puede definir como el total de la materia viva existente: árboles, arbustos, palmas, lianas, epifitas, materia del soto bosque, componentes muertos y la materia que está bajo el suelo, expresado esto como peso verde o seco (**Brown, 1997**). Estudios relacionados con biomasa, limitados, exclusivamente, a los árboles, definen la biomasa como la cantidad de materia orgánica viva presente en un determinado ecosistema forestal, la que está por encima y por debajo del suelo, y es expresada en toneladas por unidad de área (árbol, hectárea, región, país) (**Brown, 1997; Schlegel et al., 2000**). Es frecuente dividirla y clasificarla en componentes, ramas, hojas, tronco, corteza, raíces, hojarasca y materia descompuesta que proviene de ellos; la

cantidad de biomasa forestal varía según si es un bosque o una plantación, un bosque cerrado o abierto, a su vez, la biomasa varía en cada uno de sus componentes.

La biomasa forestal maneja dos tipos de categorías: biomasa sobre el suelo o aérea y biomasa bajo el suelo o subterránea. La mayor cantidad de investigación se realiza en biomasa aérea, debido a su practicidad y mejor acceso a las variables, en cambio, los trabajos de biomasa bajo el suelo son escasos, debido a que demandan mayor tiempo y recursos, pero son importantes, pues esta puede contribuir hasta un 26 % de la biomasa total de los árboles (**Schlegel et al., 2000; Sinacore et al., 2017**); se estima que, en los ecosistemas de manglares, llega a ser más de este porcentaje (**Alongi et al., 2003; Dahdouh-Guebas et al., 2007**).

La forma en la que se estima la biomasa forestal es a través de ecuaciones alométricas, así, la alometría tiene su base en la relación estadística que existe entre las diferentes medidas de un individuo (**Gould, 1966**); esta relación se deriva del desarrollo ontogénico (Proceso de cambios morfológicos, fisiológicos, comportamentales de un individuo) y es igual para todos, solo difiere en la variabilidad de la historia del individuo. Por ello, las proporciones entre altura y diámetro, tamaño de la copa y diámetro, biomasa y diámetro siguen un patrón general que es igual para todos los árboles que habitan áreas con las mismas condiciones (**Bohlman y O'brien, 2006; Dietze et al., 2008; Picard et al., 2012**).

Por esto, el principio de alometría permite predecir una medida de un árbol (generalmente biomasa) en función de otra medida, las más usadas son el diámetro o la

altura (**Parresol, 1999**). Por lo tanto, una ecuación alométrica es un modelo que formaliza, de manera cuantitativa, la relación entre dos variables, en este caso, de los árboles (**Picard et al., 2012**).

## **2.4.2. Métodos para estimar biomasa forestal**

### **1. Método directo**

Este también es denominado método destructivo, pues se cortan los árboles y se determina su biomasa pesando, directamente, cada componente (**Araújo et al., 1999**); este método se utiliza para la construcción de ecuaciones alométricas mediante la cosecha y el pesaje de árboles representativos de un área o parcela a estudiar. Es el método de mayor certeza actualmente, sin embargo, demanda mayor esfuerzo en tiempo, personal y equipos (**Acosta-Mireles et al., 2002; Brown, 1997; Fonseca et al., 2009; Rüginitz et al., 2009; Segura y Andrade, 2008**).

### **2. Método indirecto**

Utiliza ecuaciones establecidas y factores de expansión, para relacionar algunas medidas dasométricas de fácil medición, la mayoría de las veces el diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.30 m sobre el suelo), el DB y la altura total. Una vez obtenidas estas variables, se analizan mediante modelos de regresión, asimismo, se utilizan los métodos de cubicación, donde se suman los volúmenes de la madera, se toman muestras y se pesan en el laboratorio, para calcular los factores de volumen a peso seco (**Aristizábal, 2011; Fonseca et al., 2009; Picard et al., 2012; Rüginitz et al., 2009**).

Con este método, se estima la biomasa forestal con medidas dasométricas de fácil medición, lo que se traduce en evaluaciones de ecosistemas forestales en menor tiempo (**Brown, 1997; Chave et al., 2014**). Esto ayuda a diseñar, rápidamente, estrategias de gestión y conservación de los bosques, en contraste, las estimaciones obtenidas mediante este método traen consigo sesgos en la precisión. En algunas ocasiones, se sobreestima o se subestima la biomasa, por lo que se debe tomar en cuenta que las ecuaciones se utilicen en especies y sitios similares (**Chave et al., 2014**).

### **3. Teledetección**

Las técnicas de teledetección permiten estimar la biomasa a escala nacional y de paisaje, entre estas técnicas, están los sensores ópticos satelitales (Landsat, MODIS), las imágenes satelitales de alta resolución (Ikonos, QuickBird), los sensores de radar o microondas (ERS, JERS, Envisat), o sensores de laser como “*Light Detection and Ranging*” (LiDAR) (**Asner et al., 2012; Miller et al., 2017; Picard et al., 2012**).

Mediante estos sistemas, se obtienen estimaciones de biomasa y carbono de amplias áreas en poco tiempo, sin embargo, estas deben ser calibradas con medidas de campo, para ajustar las relaciones que predicen la biomasa en función de las observaciones obtenidas por los sensores.

## **2.5. Estimaciones de biomasa y economía en los bosques**

### **2.5.1. Importancia de estimar la biomasa**

La estimación de biomasa y el monitoreo de crecimiento de bosques, selvas, plantaciones u otro tipo de vegetación es esencial para cuantificar la capacidad de captura

de CO<sub>2</sub> y almacenamiento de carbono, lo que aclara las consecuencias del cambio de uso de la tierra (**Brown, 1997; Fonseca et al., 2009; Malhi y Grace, 2000; Ortiz et al., 2008; Rüginitz et al., 2009**); este tema es relevante debido a sus implicaciones en relación con el cambio climático y las alternativas para mitigarlo. A través de las estimaciones de biomasa, se obtienen aproximaciones de la cantidad de nutrientes en diferentes partes de las plantas y estratos de los ecosistemas, lo que permite comparar distintos sitios y sitios similares de acuerdo con el tipo de vegetación (**Fonseca et al., 2009**), para evaluar los cambios en la estructura de un ecosistema forestal. Estos cambios se producen por factores naturales como sucesión, eventos geológicos, incendios, inundaciones o actividades antrópicas como la silvicultura y la agricultura (**Brown, 1997**); una vez claros estos aspectos, hay más herramientas para diseñar proyectos de restauración y conservación de ecosistemas forestales con más eficiencia y calidad.

Finalmente, los programas de créditos de carbono o los mecanismos relacionados con venta de carbono se fían de estimaciones de biomasa para calcular la cantidad de carbono absorbido por un ecosistema o área determinada (**Pelletier et al., 2011; Rüginitz et al., 2009**), lo que sugiere que las herramientas para estimar la biomasa sean cada vez más precisas y confiables, lo que permitiría mayor impulso a este mercado; de este modo, que se podrían desarrollar mejores estrategias de mitigación en consideración con la dimensión económica, social y ambiental.

### 2.5.2 Importancia de los bosques

Según la **FAO y PNUMA (2020)**, en su informe '*El Estado de los Bosques del Mundo. Los Bosques, las Personas y la Biodiversidad*', los ecosistemas forestales cubren el 31 % de la superficie terrestre mundial, pero con una distribución desigual en todo el planeta; este porcentaje representa una contribución sustancial al secuestro de carbono, por lo que su gestión adecuada es fundamental para evitar que continúe su reducción y degradación. Los bosques proporcionan bienes y servicios ecológicos, económicos y espirituales, así, en el caso de los bienes ecológicos, son la base para el establecimiento de poblaciones y comunidades, pues proveen el hábitat de polinizadores importantes en la seguridad alimentaria, por lo que son parte imprescindible para los ciclos biogeoquímicos como del carbono (**FAO y PNUMA, 2020**), evitan la erosión y la degradación de los suelos, y son mitigadores del cambio climático al capturar y almacenar CO<sub>2</sub> (**Fonseca et al., 2009; IPCC, 2007; Liu et al., 2008**).

En el sector económico, los ecosistemas forestales han sido utilizados para la extracción y la comercialización de madera de bosques naturales y plantaciones (**Dermott, 2013; Griess y Knoke, 2011; Sinacore et al., 2022**), así, se extrae, a su vez, materia prima para la fabricación de papel, cartón, caucho, aceites y medicamentos (**FAO y PNUMA, 2020**), y son fuente de alimentos (**FAO, 2010**). Los manglares son comúnmente utilizados para la extracción de carbón y tintes e, indirectamente, proporcionan un beneficio económico al ser refugio de vida marina que luego se utilizará en la pesca; los bosques proporcionan empleos verdes a más de 86 000 000 de personas en todo el mundo (**FAO y PNUMA, 2020**).

Los beneficios en la salud y el bienestar humano, producto de la relación con los bosques, son conocidos por muchos grupos humanos desde hace siglos (**Pabon-Zamora et al., 2008**), sin embargo, las evidencias científicas en este aspecto son relativamente nuevas. Así, se ha demostrado que estar en la naturaleza rodeado de árboles u otro ecosistema natural proporciona un ambiente que propicia la salud mental, emocional y física (**Laband, 2013**).

A pesar de los beneficios que brindan los bosques, su gestión y utilización no son las adecuadas, pues la deforestación y degradación de ellos es una amenaza continua. En el Neotrópico, la pérdida de cobertura boscosa y de biodiversidad se debe, principalmente, a la transformación de bosque secundario avanzado o joven a tierras para ganadería y agricultura (**FAO y PNUMA, 2020; Heckadon-Moreno, 1984; Reed et al., 2017**). Los usos de la tierra no adecuados llevan a la transformación de suelos fértiles a suelos infértiles y poco productivos, los que luego se abandonan, para buscar más sitios fértiles, lo que crea una cadena perjudicial para los ecosistemas.

Afortunadamente, cada vez hay un poco más de interés por el uso racional de los bosques, en parte, por el aumento en las publicaciones científicas que dejan en evidencia todos los perjuicios económicos, ecológicos y sociales que implica su mal uso (**e. g., Hall et al., 2015, FAO y PNUMA, 2020; Hall et al., 2011, 2022; Livesley et al., 2016**). No obstante, el manejo adecuado de sistemas forestales, la planificación acertada para uso agrícola, la recuperación de suelos degradados y la inclusión del tema forestal en un sentido integral en la toma de decisiones por el sector gubernamental, puede ayudar a gestionar, eficientemente, estos recursos.

### 2.5.3 Cobertura boscosa en Panamá

Panamá estimó su cobertura boscosa en un 70 % del territorio nacional para el año 1947 (**Garver, 1947**), asimismo, para el año 2000, la cobertura boscosa se redujo a 45 %, lo que indicó una pérdida de 25 % en 53 años (**ANAM, 2011**). En el año 2012, Panamá poseía una cobertura forestal aproximada de 60,1 % (**ONU-REDD, 2015**) y, para el año 2019, 65,4 % del territorio nacional era bosques o algún tipo de formación forestal, 32,4 % pertenecía a otros usos de la tierra y 2,1 % pertenecía a aguas continentales. Con lo anterior, se confirma lo encontrado por (**Wright y Samaniego, 2008**), quienes señalaron que Panamá ha estado en una transición de cobertura debido al cambio en el uso de la tierra, sobre todo, por actividades agrícolas; sin embargo, en la actualidad, se observa que la expansión de residenciales, urbanización y proyectos de minería metálica contribuyen a la reducción de la cobertura boscosa en el país (**Hall et al., 2022**).

La creación de un sistema de áreas protegidas, el incentivo a la reforestación y la migración de personas hacia las ciudades muestran relevancia en el aspecto de la biodiversidad, la cobertura y la conexión de fragmentos, lo que está directamente relacionado con el incremento de cobertura boscosa del país (**Wright y Samaniego, 2008**). Las áreas protegidas, por ejemplo, constituyen un considerable porcentaje del territorio, lo que favorece la sostenibilidad de la biodiversidad y el mantenimiento de la cobertura boscosa (**MIAMBIENTE et al., 2016**).

Por otra parte, las plantaciones forestales han aumentado desde la década de 1990, cuando se creó la Ley 24 del 23 de noviembre de 1992, la que promueve y reglamenta la

reforestación (**Ley N°24 “Por La Cual Se Establecen Incentivos y Reglamenta La Actividad de Reforestación En La República de Panamá,” 1992**), lo que, en términos generales, ha aumentado la superficie reforestada; pese a ello, el incremento de cobertura por reforestación se realizó empleando, mayoritariamente, solo algunas especies exóticas con popularidad maderera y otras pocas nativas, por lo que su aporte ecológico y ecosistémico ha sido cuestionado (**Marshall et al., 2020; Román et al., 2012**).

En última instancia, es importante hacer hincapié en los posibles escenarios que podrían suceder si se continua con la tasa de reforestación actual, e incluso, si se disminuye o aumenta. **Hall et al. (2022)** evaluaron cuatro posibles escenarios que podrían suceder en la región central de Panamá de acuerdo con diferentes tasas de deforestación y siguiendo datos del proyecto Agua Salud; conforme con sus resultados, Panamá podría ser una importante fuente de captura de carbono si las tasas de deforestación se detuvieran, en contraste, Panamá estaría destinada a contribuir, mayormente, en la emisión de carbono si las tasas de deforestación continúan o aumentan. Este estudio también ha puesto de manifiesto la importancia de los bosques secundarios en la captura de carbono y cómo puede contribuir a mejorar los servicios ecosistémicos.

#### **2.5.4 Plantaciones en América Latina y Panamá**

Las plantaciones en América Latina, tradicionalmente, han estado lideradas por especies exóticas (**Evans y Turnbull, 2004**) como *Tectona grandis*, *Acacia sp* y *Eucalipto sp*, esto debido a su alto valor comercial e información sobre su germinación y manejo, lo que favorece su adquisición y cultivo. En Panamá, por ejemplo, instituciones

públicas han brindado asesoría sobre el manejo de estas especies, lo que logró que, entre el año 1992 y 2000, la teca (*T. grandis*) representara el 76 % de las plantaciones establecidas y mayoritariamente en monocultivo (FAO, 2000; ANAM, 2003). Esto ha generado miles de hectáreas de especies exóticas con buenos resultados en suelos fértiles, pero resultados decepcionantes en suelos infértiles y con una trayectoria de degradación (Marshall et al., 2020).

El atractivo de las especies exóticas proviene de excelentes resultados en términos de madera y biomasa, pero, curiosamente, solo en condiciones edáficas óptimas con altos nutrientes, pH adecuado y buena materia orgánica (Wishnie et al., 2007); en la mayoría de los casos, estas plantaciones albergan una sola especie, lo que trae consigo disminución de la biodiversidad, empobrecimiento de los suelos y creación de microclimas diferentes al original, los que, a su vez, podrían propiciar el establecimiento de otras especies no deseadas (Lopez, 2012).

A pesar de que la mayoría de las plantaciones “registradas estadísticamente” para Panamá son exóticas, también se extrae madera de especies nativas de bosques naturales y plantaciones; estas últimas han estado ganando terreno en cuanto a mercado, lo que se muestra en la **Central America Data (2019)**, la que indica que, en los primeros meses de 2018 y 2019 en América Latina, se exportaron, entre especies nativas y exóticas, alrededor de 139 000 000 de dólares en madera y sus manufacturas. En 2019, Panamá exportó 39 000 000 y Costa Rica 38 000 000, estos países como los mayores exportadores para la región.

Estos indicadores muestran que las especies nativas tienen un alto potencial para la economía, pero exigen mayor investigación en cuanto a manejo de semillas, plántulas y establecimiento de ellas. Con el aumento de la preocupación por el cambio climático y la degradación de tierras, esto asociado con el mercado del carbono, las especies nativas se proyectan como alternativa “*win-win*”, es decir, ganancias económicas y socioambientales (**Kissinger et al., 2012**).

### III.MARCO METODOLÓGICO

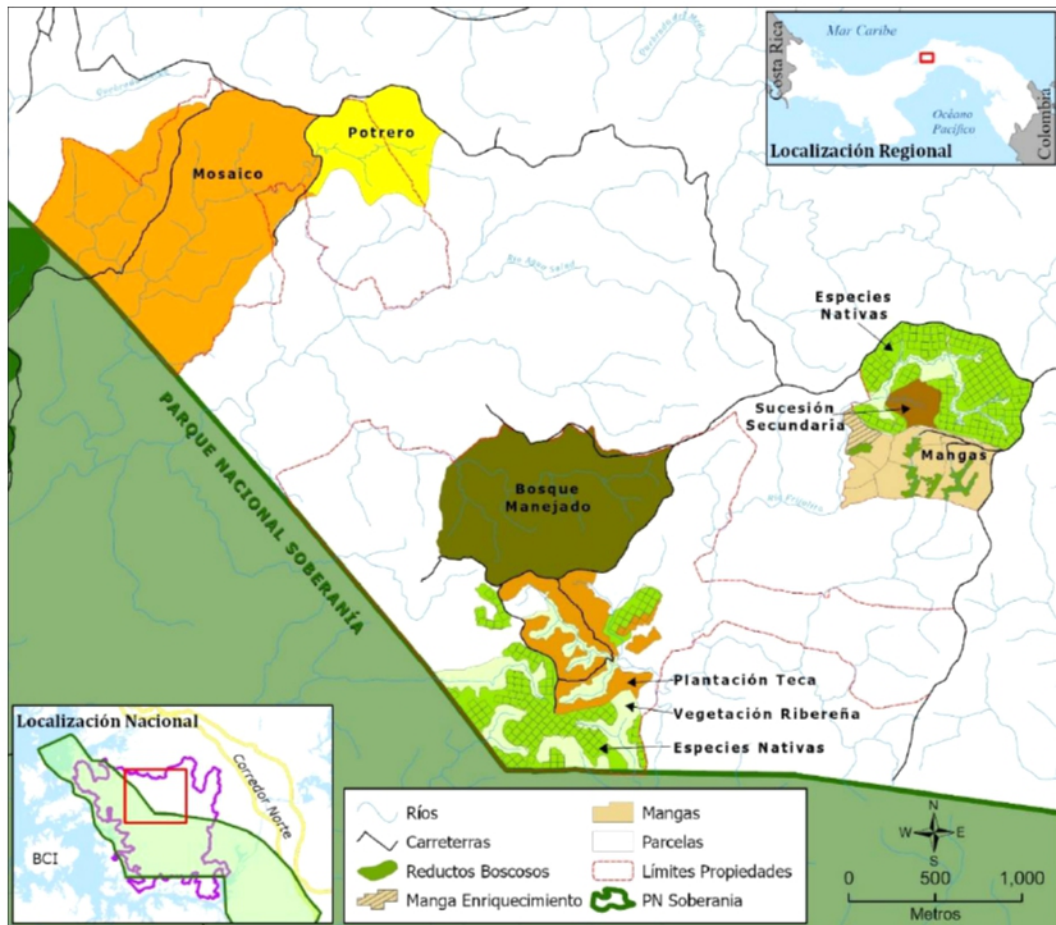
#### 3.1.Sitio de estudio

##### 3.1.1. Localización

El estudio fue desarrollado en el Proyecto de investigación Agua Salud, administrado este por el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales dentro de la Cuenca del Canal de Panamá (9°13'N, 79°47'W, 330 m.s.n.m.), distrito de Colón, provincia de Colón (**Figura 2**). Este proyecto comprende unas 700 hectáreas divididas en áreas de plantación de especies nativas, bosque secundario, bosque secundario tardío, plantación de teca, bosque de galería y potreros (**van Breugel et al., 2011; Hassler et al., 2011; van Breugel et al., 2013**).

El clima del sitio es húmedo tropical y experimenta dos estaciones marcadas: una lluviosa y otra seca, así, el promedio de precipitación anual es de 2 700 mm. La estación seca inicia a mediados o finales de diciembre hasta, aproximadamente, abril-mayo, en esta estación, se recibe menos de 200 mm de precipitación; el resto de los meses corresponden con la estación lluviosa, donde se recibe el mayor porcentaje de precipitación (**Ogden et al., 2013**). Panamá es afectado por la zona intertropical de convergencia, lo que genera que cada cinco o siete años ocurra el evento denominado “El Niño” o “La Niña”, lo que causa, en el primer caso, estaciones secas más intensas y prolongadas y, en el segundo, estaciones lluviosas más intensas y prolongadas (**Sinacore et al., 2020**).

Por otro lado, la topografía se caracteriza por pendientes cortas y empinadas, con inclinaciones promedio de 42% (**Hassler et al., 2011**). Los suelos incluyen Oxisoles e Inceptisoles, estos típicos de suelos desarrollados sobre basalto, los que se caracterizan por estar erosionados, infértiles y drenados con poca variación en la textura de la capa superficial (arcillas limosas a arcilla), así como bajos en fósforo disponible para las plantas; con valores de pH que van desde  $4,67 \pm 0,27$  (en  $\text{CaCl}_2$ ) a  $5,8 \pm 0,23$  (en  $\text{H}_2\text{O}$ ) (**Batterman et al., 2018; Mayoral et al., 2019; Neumann-Cosel et al., 2011; Turner y Engelbrecht, 2011; van Breugel et al., 2019**).



**Figura 2.** Ubicación del Proyecto de investigación Agua Salud en la Cuenca de Canal de Panamá. El estudio de biomasa se realizó en ambas zonas de especies nativas (verde claro). (OpenData Site for Smithsonian Tropical Research Institute - Illustration and for Print Maps, n.d.).

### 3.1.2. Antecedentes del sitio

El uso de la tierra, en este sitio, estuvo dominado por actividades agrícolas y ganaderas, así, la ganadería desarrollada se caracterizó por la rotación de los animales de un sitio a otro conforme con la capacidad del pasto para alimentarlos, de este modo, el área utilizada se limpiaba y/o quemaba (ANAM-ACP, 2006; Neumann-Cosel et al., 2011). Por otro lado, existieron áreas con bosque secundario menor a 60 años, probablemente regeneración de las actividades mencionadas, bosque secundario (entre a

60 y 200 años) y bosques maduros con edades mayores a 200 años, además, áreas cubiertas por la gramínea invasiva *Saccharum spontaneum* (paja canalera).

Actualmente, las áreas de bosques secundarios y maduros se mantienen y se monitorean cada año, esto gracias a las actividades de investigación dentro del proyecto (van Breugel et al., 2013); las áreas restantes son igualmente estudiadas, pero en su debida categoría, por ejemplo, pastos, microcuencas y plantaciones.

### **3.2.Especies de estudio**

#### **3.2.1. *Dalbergia retusa* Hemsl.**

**Familia:** Fabaceae-Papilionoideae.

#### **Nombres comunes**

En Centroamérica, se le conoce como Granadillo en la región Caribe, Cocobolo o Rosewood, y en la región Pacífica de Nicaragua como Ñámbar o Ñámbaro (de lengua- je Chorotega); en el comercio internacional, se le conoce como Cocobolo y Palissandre (Meyrat, 2017).

#### **Características**

Es una especie caducifolia de estatura mediana de 10 a 20 m de altura, tronco ramificado a baja altura, frecuentemente arqueado o sinuoso, muchas veces corto y a veces ramificado desde la parte inferior, especialmente, cuando son jóvenes. Corteza exterior grisácea y fisurada. Hojas imparipinadas alternas, con 9 a 14 folíolos ovados-

oblongos con bases redondeadas y ápices acuminados a retusos. Estípulas foliares, deciduas. Flores blancas papilionáceas que crecen en racimos axilares poco ramificados. Frutos en legumbres aplanas y ovado-elíptica, glabra que puede variar de 7 cm a 12 cm de longitud dependiendo del número de semillas producidas (**Pittier, 1922; Pérez, 2008; Meyrat, 2017**) (**Figura 3**).

Asimismo, a los seis años, alcanza diámetros a la altura del pecho de 17,4 cm en sitios secos fértiles y se encuentra en el dosel de bosques secos a húmedos de elevación media, desde México hasta Colombia; en Panamá, es común en los bosques secos, crece bien, incluso, en áreas de estrés nutricional (**Hall y Ashton, 2016**).

En plantaciones de monocultivo y mezcla, en el proyecto Agua Salud presenta baja mortalidad. Luego de siete años, llegó a presentar biomasa aérea de hasta 9 t/ha al estar plantada con *P. quinata* y 14.9 t/ha al estar plantada en monocultivo (**Mayoral et al., 2017**).

### **Usos**

La madera es fina y de color rojizo. Se emplea en la fabricación de muebles, cajas de joyería, artículos deportivos, artesanías vistosas, árbol nodriza para especies tolerantes a la sombra, secuestro de carbono, mejora potencial del suelo mediante la fijación de nitrógeno y uso como abono verde.



**Figura 3.** Tronco, flores y tocón de *D. retusa*

### 3.2.2. *Pachira quinata* (Jacq.) W.S. Alverson

**Familia:** *Malvaceae* (Antes *Bombacaceae* (Alverson et al., 1999))

#### **Nombres comunes**

En Panamá, Honduras y Colombia, se le conoce como cedro espino o cedro espinoso, pochote (Costa Rica, Nicaragua); saquisaqi, jaris, masguara (Venezuela).

#### **Características**

Es un árbol caducifolio que puede alcanzar los 20 a 40 m de altura. En el tronco, posee espinas afiladas y ligeramente curvadas. Corteza exterior grisasea a marrón. Hojas digitadas y alternas, de cinco a siete folíolos con borde ligeramente serrado y ápice cuspidado (**Figura 4**). Flores blancas. Frutos son una cápsula seca que se divide para

liberar pequeñas semillas en pelos algodonosos dispersados por el viento (**Condit et al., 2011; Pérez, 2008**).

A los seis años desarrolla diámetros a la altura del pecho de hasta 22,5 cm en sitios secos fértiles (**Hall y Ashton, 2016**). Crece a bajas elevaciones, en bosques secos o húmedos, desde el sur de Nicaragua hasta Colombia y Venezuela. En Panamá, es común en áreas secas y suelos de roca calcárea, donde florece y fructifica de enero a junio, así, crece bien en sitios secos y fértiles, pero en suelos infértiles su crecimiento es pobre; esta especie deja caer sus hojas en la estación seca (**Hall y Ashton, 2016; Román et al., 2012**).

En plantaciones dentro del proyecto Agua Salud, estos árboles mostraron alta mortalidad, especialmente, en combinación con otras especies, así, luego de dos años de ser sembrados, no presentaron biomasa significativa y, a los siete años, llegaron a 17.3 t/ha al estar plantada con *D. retusa* y 4,5 t/ha al estar plantadas en monocultivo y. (**Mayoral et al., 2017**). En contraste, en ensayos de PRORENA, esta especie mostró alta supervivencia a los cinco años de ser plantados (**Hall y Ashton, 2016**)

### **Usos**

Tableros, cajas, canoas, puertas, muebles, medicinas (flores), tableros de partículas, marcos de ventanas, secuestro de carbono, árbol nodriza para especies tolerantes a la sombra, retención de humedad del suelo a través de la caída de hojas estacional.



**Figura 4.** Corteza, hojas y espinas de *P. quinata*

### 1.3.3 *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel.) Exell

**Familia:** Combretaceae.

#### **Nombres comunes**

A la especie se le conoce como roble coral, amarillón, canxún, naranjo, volador, amarillo real, criollo, guayabo de charco (América Central y Panamá); sombrerete, tepesuchil (México); guayo, chicharrón (Cuba); bullywood (Belice); arispin, aceituno (Venezuela); guayabo león, palo prieto (Colombia); verdolago (Bolivia) (**Montero y Kanninen, 2005**).

#### **Características**

Es un árbol perennifolio, puede alcanzar 20 a 40 m de altura. Tronco recto con raíces tablares en los árboles más grandes, corteza delgada de color pardo grisáceo o amarillo grisáceo en el exterior y amarillo verdoso o pardo-amarillento en el interior, con fisuras pronunciadas y sabor amargo. Hojas simples y alternas de cuatro a doce cm de largo y de tres a seis cm de ancho, obovadas a oblongas, con ápice acuminado o

redondeado, bordes enteros y base cuneada, de color verde oscuro, brillantes en el haz, y verde claro y opaco en el envés; las inflorescencias son racimos con numerosas flores producidas en febrero, de color amarillo, estas se originan en las axilas de los numerosos tallos cortos arrosetados. Los frutos son secos, pequeños, de unos 2 cm de ancho, abundantes y en forma de mariposa con dos alas grandes y dos pequeñas, la parte central pubescente, de color amarillo a dorado (**Figura 5**) (**Condit et al., 2011; Pérez, 2008**).

En ensayos de PRORENA, a los seis años alcanzó diámetros a la altura del pecho de hasta 12,1 cm en sitios húmedos fértiles. Se distribuye desde México hasta Bolivia y Brasil, así, crece bien en sitios húmedos a muy húmedos. Se desarrolla, adecuadamente, en suelos arcillosos a limosos, de poca nutrición y acidez moderada, por otro lado, ayuda a establecer cubierta forestal en sitios con baja fertilidad (**Hall y Ashton, 2016**). En Panamá, es común en el área del Canal, donde florece y fructifica de febrero a junio; las semillas son dispersadas por el viento, de este modo, los árboles de esta especie pueden dejar caer, parcialmente, sus hojas durante la estación seca (**Román et al., 2012**). En plantaciones, presentó baja mortalidad y un crecimiento rápido. Dos años después de ser sembrados, presentaron biomasa de hasta 1,8 t/h y, luego de siete años, hasta 47.1 t/h. (**Mayoral et al., 2017**).

### Usos

*T. amazonia* se usa en construcción pesada en general, pisos, muebles y gabinetes, armazones de barcos, elementos estructurales para puentes y durmientes para vías de ferrocarril, contrachapado y chapas decorativas. Comúnmente, es usado para mangos de

herramientas, encofrados, puentes, pilotes, tarimas, pisos industriales, chapa, parquet, barriles y puertas (Montero y Kanninen, 2005).



**Figura 5.** Fuste y hojas de *T. amazonia*

### 3.3. Diseño experimental del proyecto Agua Salud

#### 3.3.1. Definición de la organización territorial del Proyecto Agua Salud

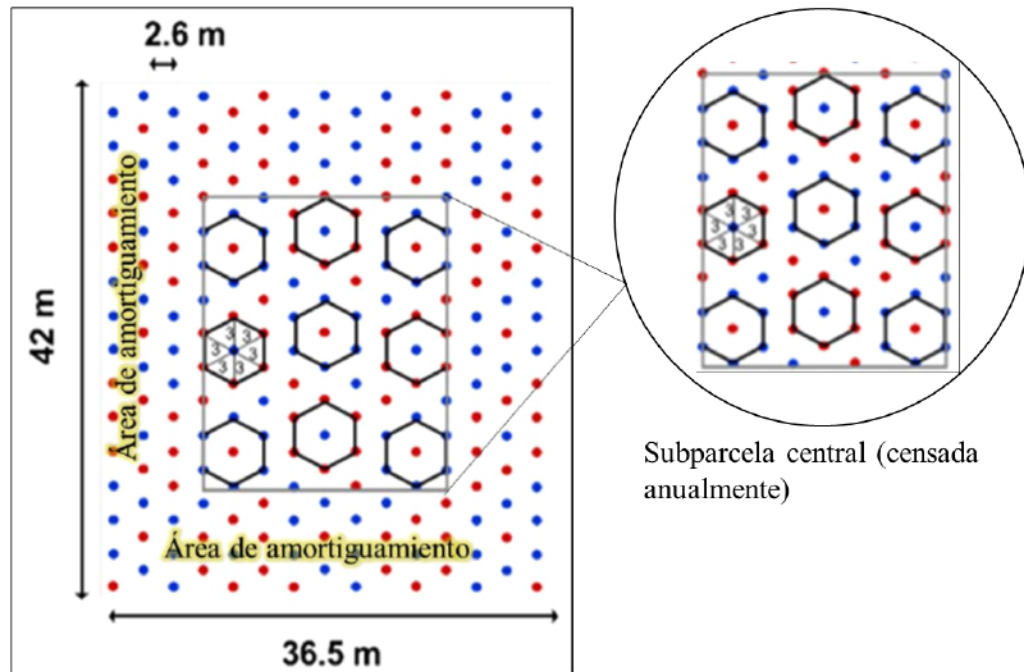
##### 3.3.1.1. Diseño parcelas

El estudio se desarrolló en el área de plantación de especies nativas (**Figura 2**) que estudia y evalúa las interacciones entre diferentes especies en una plantación, esta cuenta con 75 hectáreas, divididas en dos bloques de 37.5 ha cada una y que distan 3 km uno del otro. Están conformados por 267 parcelas de 42 m x 36,5 m (0.15 ha) plantadas con especies nativas en el año 2008 (**Figura 2**) (van Breugel y Hall, 2008).

La plantación está conformada por especies nativas maderables, denominadas estas “especies focales” (*Terminalia amazonia*, *Dalbergia retusa*, *Pachira quinata*, *Anacardium excelsum* y *Tabebuia rosea*) y especies acompañantes de sucesión temprana o pioneras (*Erythrina fusca*, *Gliricidia sepium*, *Inga punctata*, *Luehea speciosa* y *Ochroma pyramidale*) que se distribuyen en 21 tratamientos con diferentes combinaciones (Mayoral et al., 2017; van Breugel y Hall, 2008); los 21 tratamientos están representados en cuatro grupos de parcelas:

- Monocultivos de las especies maderables.
- Parcelas con mezcla de dos especies maderables.
- Parcelas con las cinco especies maderables.
- Parcelas con una especie maderable acompañada de las cinco especies pioneras.

Cada parcela posee un diseño de 15 x 15 árboles, plantados a tresbolillo a una distancia equidistante de 3 m, lo que totaliza 225 árboles por parcela (**Figura 6**).



**Figura 6.** Diseño de las parcelas en el proyecto Agua Salud. Las parcelas poseen un área de 1533 m<sup>2</sup> en donde se establecen 225 árboles sembrados a tresbolillo o en triángulo, a una distancia equidistante de 3 m. Los hexágonos muestran que un individuo de una especie determinada está rodeado de 6 individuos que, dependiendo del tratamiento pueden ser de la misma especie (monocultivo) o de otras especies focales (mezclas). El cuadrado donde se ubican los 6 hexágonos representa la subparcela central, a la cual anualmente se le hace censo de DB, DAP y altura total; las filas fuera de este cuadrado representan el área de amortiguamiento, la cual no es censada.

Para evitar el efecto de borde, las parcelas que forman la plantación poseen una subparcela en el interior de ellas (**Figura 6**); esta subparcela está conformada por 81 árboles (9 × 9) y es monitoreada, anualmente, mediante captura de datos de diámetros y altura. En consecuencia, el diseño de estas parcelas permite que cada parcela se clasifique en dos partes: el área de amortiguamiento (tres primeras líneas) y la subparcela central que es medida anualmente (**Figura 6**) (Mayoral et al., 2017).

### 3.4. Diseño experimental para colecta de biomasa

#### 3.4.1 Selección de árboles muestra en el área de amortiguamiento

De las cinco especies focales del proyecto Agua Salud (*D. retusa*, *P. quinata*, *T. amazonia*, *T. rosea*, *A. excelsum*), para el presente estudio de estimación de biomasa aérea, se seleccionaron tres: *T. amazonia*, *D. retusa* y *P. quinata*, esto por su grado de importancia comercial, y de restauración en Panamá y Centroamérica (Hall y Ashton, 2016; Mayoral et al., 2017; Meyrat, 2017; Montero y Kanninen, 2005; Vardeman y Runk, 2020). Estas tres especies focales para el estudio se clasificaron en tres tratamientos cada una:

- *T. amazonia*: como especie focal, está dividida en tres tratamientos, estos son: *T. amazonia* monocultivo, *T. amazonia* en combinación con *D. retusa* y *T. amazonia* en combinación con *P. quinata*.
- *D. retusa*: como especie focal está dividida en tres tratamientos, estos son: *D. retusa* monocultivo, *D. retusa* en combinación con *T. amazonia* y *D. retusa* en combinación con *P. quinta*.
- *P. quinata*: como especie focal, está dividida en tres tratamientos, estos son: *P. quinata* monocultivo, *P. quinata* en combinación con *T. amazonia* y *P. quinata* en combinación con *D. retusa*.

Todos los árboles seleccionados para la cosecha formaron parte del área de amortiguamiento, debido a que los árboles de la subparcela central son monitoreados anualmente por el Proyecto Agua Salud, y no se permite alterarlos. En tal marco, con el

objetivo de capturar la variabilidad en el crecimiento en relación con el tamaño del árbol, se diseñó un muestreo que pudiese capturar las distintas clases diamétricas de las especies en cada parcela. Para esto, se utilizaron los datos de DB procedentes de la subparcela central (**Figura 6**) del censo de plantación del año 2015; los pasos para la selección de los árboles a cosechar se describen a continuación:

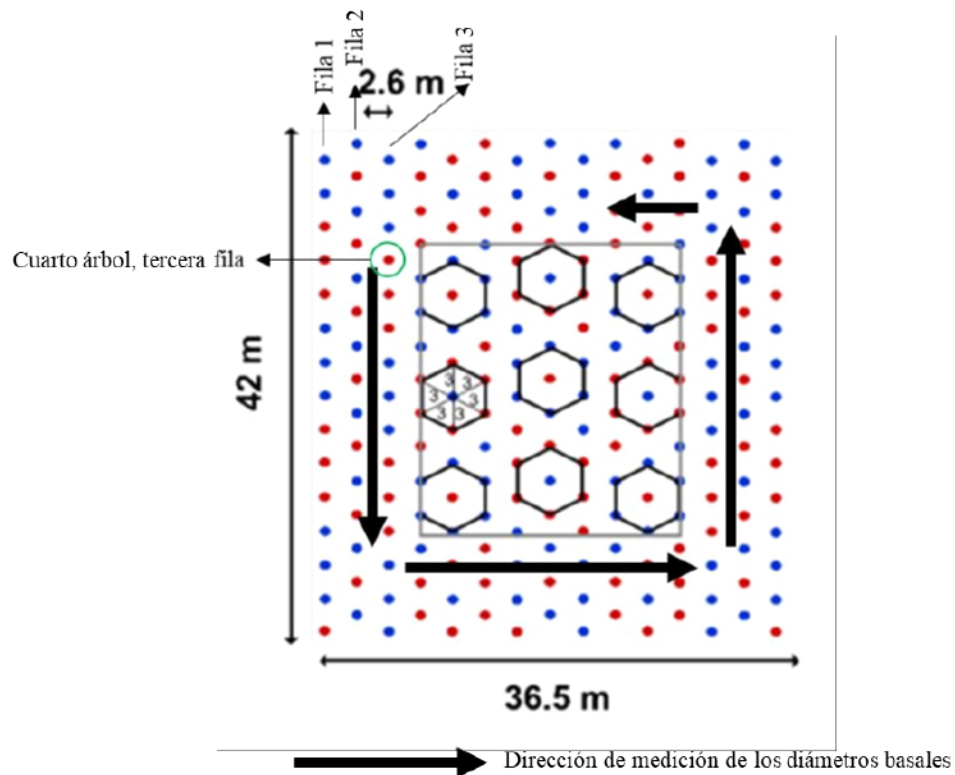
1. Selección de las parcelas a muestrear con el criterio de ser moderadamente accesible, de este modo, se hizo cosecha de árboles en 73 parcelas.
2. En el programa MS Excel (2016), se filtraron las parcelas seleccionadas en el paso uno, de acuerdo con el DB de cada árbol del censo de plantación del año 2015.
3. Generación de intervalos de los diámetros basales de todos los árboles de cada especie por tratamiento: es decir, se obtuvieron intervalos para todos los árboles sin distinción de parcelas, por ejemplo, intervalos de todos los árboles de la especie *T. amazonia* en monocultivo, todos los árboles de *T. amazonia* que estuvieron en combinación con *D. retusa* y todos los árboles de *T. amazonia* que estuvieron en combinación con *P. quinata*; lo mismo se realizó con las otras dos especies.
4. Con los intervalos obtenidos de cada especie por tratamiento, se procedió a generar una tabla de frecuencia por parcela de cada tratamiento (monocultivos y mixtas).
5. De esta manera, se pudo observar y calcular la cantidad de árboles en cada parcela, los que se ubicaron en cada intervalo, por lo que todo el rango de

diámetro fue representado; esto se hizo con los intervalos obtenidos de cada especie por tratamiento en el paso tres.

6. Con las tablas de frecuencia hechas para cada parcela, se procedió a elaborar gráficas, para ver, de forma más clara, en qué intervalos existían más arboles; de este modo, se identificaron parcelas con más probabilidades de encontrar árboles de un diámetro determinado. Los árboles a cosechados formaron parte del área de amortiguamiento, por ello, no se miden en el monitoreo anual de plantación.

### **3.5.Cosecha de árboles muestras (corte, mediciones y toma de muestras)**

Los árboles cosechados provienen de la primera fila inmediatamente externa a la subparcela central, es decir, fueron árboles del área de amortiguamiento, pero localizados internamente y alejados del “efecto de borde” que experimentan los más externos de la parcela. La trayectoria utilizada para la cosecha se muestra en la **Figura 7** y sigue la misma dirección de la numeración de los árboles que están en la subparcela central.

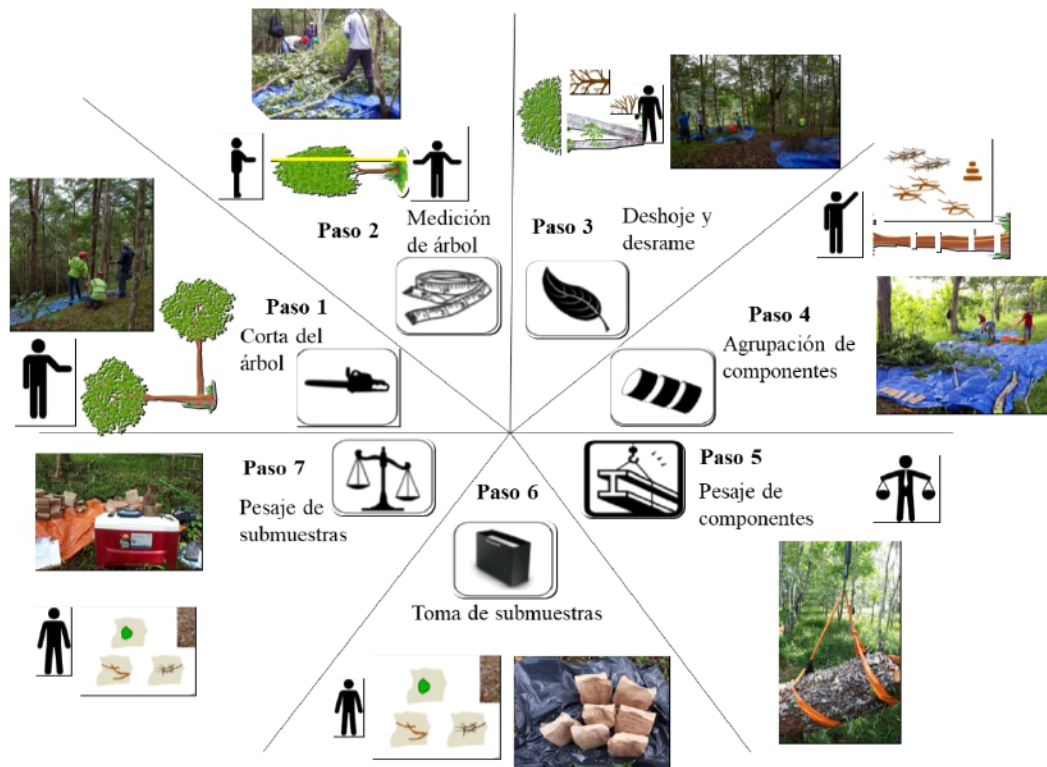


**Figura 7.** Dirección utilizada para la selección de árboles a muestrear por parcela en la primera fila del área de amortiguamiento. La primera fila es la inmediatamente a lado de la subparcela central. La selección se inició en el cuarto árbol de la tercera fila y se siguió la trayectoria de la numeración de identificación de los árboles en la subparcela central.

Cuando se marcaron todos los árboles dentro de los intervalos diamétricos para cada combinación de especie/tratamiento, se inició la cosecha de estos, así, se inició por los de tamaño mediano 5-12 m de altura, luego los pequeños <5 m y, finalmente, los de mayor altura >12 m.

### 3.5.1. Pasos para la corta, mediciones y toma de submuestras

Para este estudio, se siguió una secuencia de pasos sugerida por **Picard et al. (2012)** para la cosecha en campo (**Figura 8**), sin embargo, se adecuó al contexto en el que se desarrolló el trabajo de campo (se hicieron modificaciones en la toma de muestras de ramas). **Picard et al. (2012)** sugieren que las ramas pueden ser clasificadas por diámetros, pese a ello, en este estudio, las ramas fueron clasificadas en ramas primarias, secundarias y terciarias.



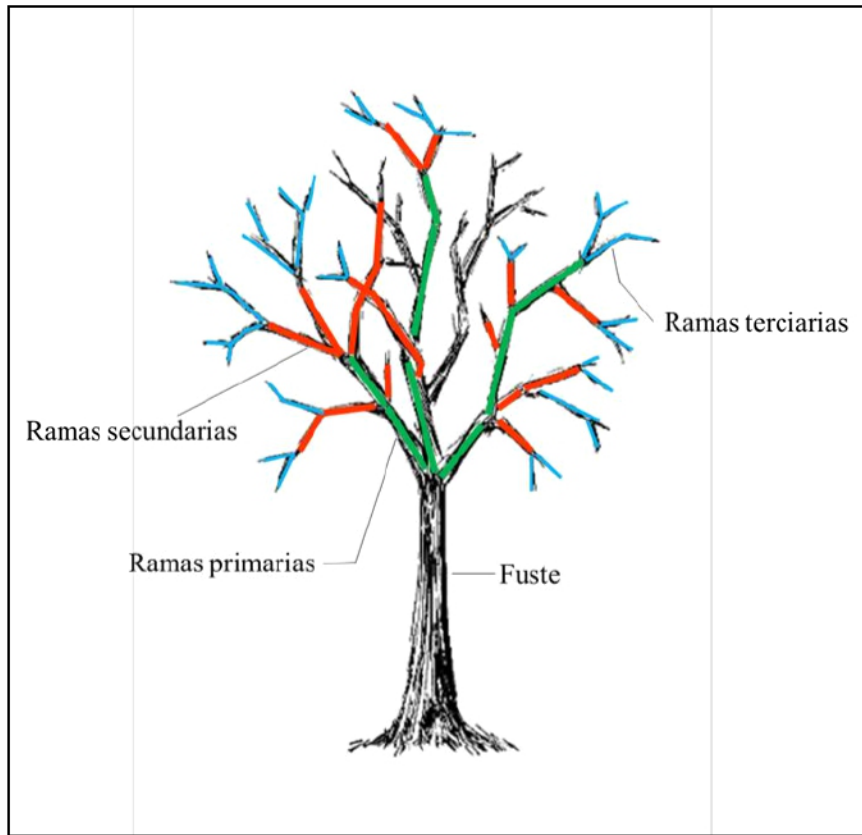
**Figura 8.** Pasos para el corte y procesamiento de muestras en campo. Se inició con toma de medidas de los atributos del árbol y se finalizó con el empaque de submuestras para llevar al laboratorio al proceso de secado

### ***3.5.1.1. Medidas dasométricas del árbol en pie***

Antes de cortar el árbol, se tomaron las medidas de DB (10 cm por encima de la superficie del suelo o el contrafuerte si estaba presente), el diámetro a la altura del pecho (DAP, 1,30 m del suelo), la altura de la primera rama, el diámetro de copa (la ramificación más viva del exterior de la copa en las direcciones norte, noreste, este, sureste, sur, suroeste, oeste y noroeste).

### ***3.5.1.2. Corte del árbol***

Se colocaron de dos a tres lonas en la base del árbol para evitar la pérdida de componentes, así, para los árboles medianos (5 a 12 m de altura), el procedimiento se inició cortando ramas medianas con motosierra telescópica y sierras manuales, a medida que las ramas caían, se marcaban con pintura de aerosol para diferenciarlas (verde = ramas primarias, naranja = ramas secundarias y azul = ramas terciarias). El parámetro utilizado para las categorías de ramas fue: ramas primarias (ramas unidas directamente al tronco principal), ramas secundarias (ramas unidas a las ramas primarias) y ramas terciarias (todas las ramas unidas a las ramas secundarias) (**Figura 9**).



**Figura 9.** Representación de la clasificación utilizada para separar las ramas de los árboles cosechados. Verde: ramas primarias, naranja: ramas secundarias, azul: ramas terciarias

Cuando la mayor cantidad de ramas estuvieron cortadas, se ataron sogas al fuste principal del árbol, para mantenerlo en balance y, de esta manera, dirigir la caída a un punto específico sin dañar los árboles adyacentes dentro de la subparcela. Una vez derribado el árbol, este caía sobre las lonas, por ello, no hubo pérdida de hojas ni de otros componentes (**Figura 10**); en el suelo, se midió la longitud de este y se buscó el ángulo correcto en el que estaba la rama más alta para evitar sesgos en la altura. Los fustes fueron divididos y cortados, aproximadamente, cada 2 m y se les midió el diámetro de cada troza, asimismo, las ramas gruesas fueron seccionadas para no sobrepasar la capacidad de la balanza.



**Figura 10.** Colocación de lonas en la base del árbol a cosechar

Para los árboles mayores a 12 m de altura, el procedimiento fue similar, con la diferencia de que, en estos casos, el corte lo realizó una empresa dedicada al corte y el procesamiento de madera. El arborista con la motosierra subió el árbol con equipos de protección y realizó el corte de las ramas de mayor tamaño, así, el fuste se cortó en secciones de arriba hacia abajo, pues, debido al tamaño de estos árboles, no podían cortarse desde la base. Las trozas de los fustes se marcaron con un número que correspondió con la secuencia en que fueron cortados, facilitando la identificación al momento de pesarlos. La altura de estos árboles se midió con una cinta métrica que fue llevada por el arborista, así, una vez en la parte más alta del árbol, la dejaba caer al suelo donde se ubicó en la base del árbol y se anotó la altura correspondiente.

Una vez el árbol fue derribado y las ramas debidamente marcadas de acuerdo con el color de su categoría, se ubicaron en lonas, donde el personal deshojó e inmediatamente ubicó las ramas en lonas distintas conforme con el color con el que fueron marcadas. Cada componente ocupó un lugar específico en el área de trabajo, para

evitar que se confundieran y se mezclaran (por ejemplo, ramas primarias, ramas secundarias, ramas terciarias, fustes, hojas, hojas secas, frutos, ramas secas) (**Figura 11**); se utilizaron tijeras de podar manuales para ayudar con el corte de ramas pequeñas y podadoras grandes para las ramas más gruesas.

En los árboles <5 m se cortó todo el árbol desde la base y se ubicó en lonas, luego de ello, se procedió con el seccionado, la separación de componentes y el corte de submuestras.

### ***3.5.1.3. Pesaje de trozas y submuestras***

Después de separar todos los componentes, se procedió a pesarlos; las hojas se colocaron en bolsas plásticas resistentes, rotuladas y pesadas en una báscula digital de 50 kg de capacidad (CAMRY, E110-31p, USA). Las ramas primarias, secundarias, terciarias y ramas secas fueron pesadas dentro de las lonas de cada categoría o en bolsas plásticas rotuladas, por su parte, los fustes eran pesados, individualmente, en la báscula digital con ayuda de correas. Tanto a las bolsas plásticas como las correas y las lonas se les tomó el peso y se anotaron en el formulario, para, posteriormente, restarlo al peso correspondiente.



**Figura 11.** Clasificación y procesamiento de los componentes del árbol. (A) Corte y recolección de las hojas del árbol cortado. (B) Clasificación de ramas primarias. (C) Clasificación de ramas secundarias. (D) Clasificación de las ramas terciarias. (E) Corte y clasificación de las ramas secas. (F) Fustes ordenados para el pesaje

#### ***3.5.1.4. Submuestras de hojas***

Se tomaron tres submuestras del total de hojas, estas fueron colocadas en bolsas de papel, rotuladas y pesadas, inmediatamente, en campo en una balanza portátil de 200 g (OHAUS, Scout Pro SP401, USA).

#### ***3.5.1.5. Submuestras de ramas***

Se tomaron tres submuestras entre 7 y 10 cm de largo de cada categoría y se buscó que las submuestras representaran desde las ramas más gruesas hasta las más delgadas (**Figura 12**), además, se le tomó el diámetro a cada submuestra. En el caso de las ramas terciarias, si estas eran demasiado pequeñas, no se tomaban rodajas, sino que se agrupaban y cortaban en secciones pequeñas, de modo que se hiciera un grupo

heterogéneo. Todas las ramas secas fueron mezcladas y se tomaron tres submuestras del total; todas las submuestras de estas ramas fueron pesadas en la balanza portátil de 200 g en campo (OHAUS, Scout Pro SP401, USA), de igual manera, se tomó el peso de las bolsas de papel para calcular el peso exacto de las submuestras.



**Figura 12.** Submuestras de ramas primarias de *T. amazonia* para secado en laboratorio

#### ***3.5.1.6. Submuestras de fustes***

De este modo, se cortaron tres rodajas de, aproximadamente, 5 cm de grosor del fuste (**Figura 13**), una cerca de la base, otra aproximadamente en la mitad del fuste y otra en la parte más alta del fuste. En algunos casos, donde el árbol tuvo dos o más fustes, se buscó la representación de ellos, por esa razón, se tomaron muestras de cada fuste; estas rodajas, generalmente, pesaban más de 200 g, por lo que fue necesario pesarlas en báscula de reloj (Chatillon, K0720-X-CG, USA).



**Figura 13.** Submuestras de fustes de *D. retusa*

#### ***3.5.1.7. Submuestras de aserrín***

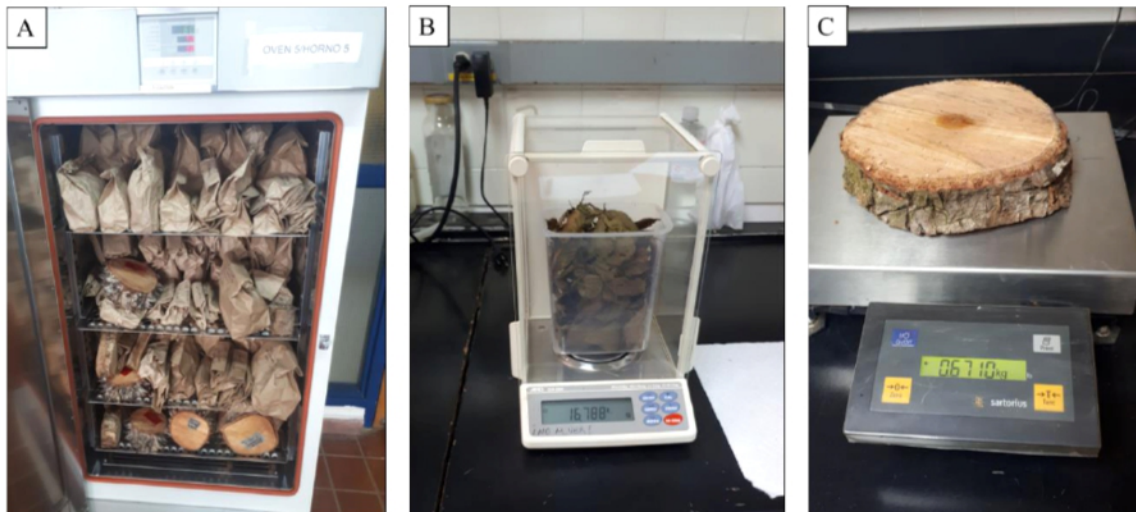
En este sentido, el aserrín que se generó por el corte a motosierra también fue cuantificado, pues se colectó y pesó el total de este componente, posteriormente, se tomaron tres submuestras colocadas en bolsas de papel y pesadas en campo con la balanza de 200 g (OHAUS, Scout Pro SP401, USA).

Una vez se tuvieron clasificados todos los componentes del árbol y submuestras pesadas, diámetros y demás datos anotados en el formulario (**Anexo 3**), se colocaron en “coolers” para su traslado al laboratorio.

### 3.6. Secado y pesaje de muestra

Las submuestras de cada árbol debidamente etiquetadas fueron llevadas al laboratorio el mismo día del corte, asimismo, las muestras de tamaño mayor, como fustes, ramas primarias, incluso, algunas ramas secundarias, fueron colocadas en un cuarto de secado con una temperatura de 40° C. Las muestras pequeñas y de fácil secado fueron colocadas en horno de convección (yamato, DKN812, Japón) y (yamato, DKN602, Japón) (**Anexo 1 y 2**) a una temperatura constante de 70° C. Luego de una semana, se inició el registro de pesos secos, todas las muestras con peso menor a 220 g se pesaron en una balanza digital con capacidad de 220 g (A&D, GH-202, Japón); las muestras con peso mayor a 220 g se pesaron en balanza digital con capacidad de 400 g (OHAUS, Scout Pro SP401, USA) (**Figura17**)

El pesaje de las muestras del cuarto de secado se inició después de dos semanas de ingresarlas, el primer peso fue registrado como “*proveniente del cuarto de secado*”; posterior al primer peso y en algunas muestras al segundo, se colocaron en los hornos de convección (70° C) para finalizar su secado. Las muestras de más de 400 g se pesaron en balanza digital (Sartorius, EB35EDE-1, Germany) con capacidad de 13,61 kg y (Sartorius, B120S, NY) 30 kg.



**Figura 14.** Procesamiento y pesaje en laboratorio. (A) Hornos de Convección a 70° C. (B) Balanza digital para el pesaje de submuestras menores a 220 g. (C). Balanza digital para muestras mayores a 220 g

Los datos de pesos secos se anotaron en un formulario (**Anexo 4**), donde se registró la identificación de árbol (parcela, especie y número de árbol), la muestra (hojas, ramas, fuste, frutos), la fecha de entrada al horno, el peso fresco, la fecha de pesaje seco en el laboratorio, el tipo de horno de donde provenía la muestra (Hornos a 70 ° C o cuarto de secado) y el peso seco correspondiente; se hicieron varios registros del peso de cada muestra hasta obtener un peso constante.

### 3.7.Tabulación de los datos

Se construyó una base de datos en el programa MS Excel (2016), donde se organizó la información a detalle, tal como identificación del árbol, identificación de la muestra, fecha de entrada y salida del horno, tipo de hornos de entrada y salida, y las diferentes medidas de pesos hasta su peso constante. Se colectaron 81 árboles, sin embargo, se utilizaron 80 para el análisis, debido a que uno de ellos no presentó la

información completa de pesos frescos, por lo que se dejó fuera de los análisis estadísticos.

### **3.8.Cálculo de peso seco por componente y biomasa total**

#### **3.8.1. Promedio de los pesos secos por componentes de cada árbol**

Para cada árbol, se creó un documento en MS Excel (2016), donde se colocaron todos los componentes (fustes, hojas, ramas, frutos) y sus respectivos pesos secos, así como fechas y tipos de hornos. Se calculó el promedio de los dos últimos pesos secos de cada submuestra provenientes del horno a 70 ° C, pero hubo excepciones en algunas submuestras, pues no cumplieron con esta condición, pese a ello, mantuvieron un peso constante.

#### **3.8.2. Proporción de cada submuestra de cada árbol**

La proporción seca de cada submuestra se calculó mediante la fórmula No. 1.

$$P_{sb} = \frac{PS_{sb}}{PF_{sb}} \quad \boxed{\text{Fórmula No. 1}}$$

Donde:

$P_{sb}$  = Proporción seca de la submuestra.

$PS_{sb}$  = Peso seco de la submuestra.

$PF_{sb}$  = Peso fresco de la submuestra.

Como muchos componentes de los árboles tuvieron más de dos submuestras, fue necesario calcular el promedio de las proporciones de cada submuestra ( $\bar{X}P_{sb}$ ).

### 3.8.3. Peso seco de cada componente de cada árbol

El peso seco de cada componente fue calculado mediante la fórmula No. 2.

$$PS_c = (\bar{X}P_{sb})(PT)$$

Fórmula No. 2
---------------

Donde

$PS_c$  = Peso seco del componente.

$\bar{X}P_{sb}$  = Promedio de la proporción seca de la submuestra.

$PT$  = Peso fresco total de cada componente.

Posteriormente, se realizó la suma del peso seco de cada componente por árbol, con lo que se obtuvo el peso seco total de dicho árbol.

### 3.9. Análisis de datos

Los análisis se realizaron de acuerdo con los tratamientos en los que se clasificaron las tres especies focales del estudio, a saber:

*T. amazonia* monocultivo, *T. amazonia* en combinación con *P. quinata* y *T. amazonia* en combinación con *D. retusa*.

*D. retusa* monocultivo, *D. retusa* en combinación con *T. amazonia* y *D. retusa* en combinación con *P. quinata*.

*P. quinata* monocultivo, *P. quinata* en combinación con *T. amazonia* y *P. quinata* en combinación con *D. retusa*.

### 3.9.1. Comparación de las variables dasométricas

Para evaluar las diferencias entre las variables dasométricas (DB (cm), diámetro a 1,30 m: DAP (cm), altura (m) y biomasa (kg/árbol)) de las especies focales en cada uno de sus tratamientos, se hizo la prueba de Análisis de Variancia (ANOVA) a cada tratamiento de acuerdo con la especie focal, es decir, los tres tratamientos de *T. amazonia*, los tres tratamientos de *D. retusa* y los tres tratamientos de *P. quinata* con nivel de significancia de 95 %.

### 3.9.2 Ajuste de modelos

Los modelos se ajustaron mediante el método de mínimos cuadrados ordinarios para multiespecies y especie focal por tratamiento, con el modelo lineal  $\ln(\beta a) = a + b \times \ln(x)$ , donde  $\beta a$  es el logaritmo natural de la biomasa aérea,  $x$  es el logaritmo natural del diámetro a la altura del pecho (DAP), el logaritmo natural del DB, el logaritmo natural de la altura o el logaritmo natural de la densidad de la madera,  $a$  y  $b$  los parámetros a estimar (Sinacore et al., 2017). Este modelo varió en función de las variables utilizadas, 10 para multiespecies y 10 para cada especie focal por tratamiento (Cuadro 1). Todos los análisis estadísticos se hicieron utilizando el programa Rstudio versión 4.0.2 (RStudio Team, 2020), asimismo, para los modelos de multiespecies, se utilizaron 80 árboles y, para cada especie y por tratamiento, entre ocho y 12 árboles por especie (Cuadro 4).

### 3.9.3 Selección de modelos

Antes de la selección, se ajustaron los 10 modelos propuestos (Cuadro 1) a cada especie focal en cada uno de sus tratamientos, lo que resultó en probar los 10 modelos en

*T. amazonia* monocultivo, 10 modelos en *T. amazonia* en combinación con *D. retusa* y 10 modelos en *T. amazonia* en combinación con *P. quinata*; de igual manera, se hizo con las especies focales de *D. retusa* y *P. quinata*.

Una vez obtenidos los resultados de ajustar el modelo lineal con las 10 entradas de variables, se procedió con la selección de los dos mejores modelos de acuerdo con los siguientes criterios:

- Comprobación de los supuestos del análisis de regresión (normalidad, independencia y homogeneidad de varianza); los que no cumplieron con estos supuestos, se descartaron.
- Los distintos modelos se evaluaron mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC) (**Johnson y Omland, 2004**). El AIC es una medida de la calidad relativa de los modelos estadísticos para un conjunto de datos. Es un enfoque teórico de la información, con el que se selecciona el modelo más parsimonioso; es decir, el modelo con el AIC más bajo. El AIC equilibra la precisión del modelo y la complejidad de este, penalizando los modelos que presentan muchos parámetros. Esto evita el problema del sobreajuste, e indirectamente, la colinealidad (**López, 2012**).

El AIC se expresa como:

$$AIC = 2k - 2\ln(L)$$

Fórmula No. 3
---------------

Donde:

$k$  es el número de parámetros del modelo.

$\ln(L)$  es la función de log-verosimilitud para el modelo estadístico.

- Verificación de los indicadores de ajustes.
- La proporción de varianza explicada por el modelo (R cuadrado ajustado por el número de variables predictoras).
- El error estándar de la estimación.
- El error cuadrático medio.
- La media de las diferencias relativas absolutas entre las estimaciones de biomasa del modelo y los valores de biomasa observados.

Para la evaluación del modelo lineal, de acuerdo con la mejor variable predictora, se aplicó el principio de la alometría, este permite deducir que existe una relación directa entre dos variables de un individuo (diámetro, altura, densidad en relación con la biomasa). Se hicieron estas combinaciones de variables (**Cuadro 1**) para evaluar cuál de ellas se ajustaba mejor a una recta de regresión y tener una ecuación alométrica con alta precisión. Estudios previos afirman que el diámetro a la altura del pecho es la mejor variable predictora para estimar biomasa y es más práctica de medir en campo (**Fonseca et al., 2009**), sin embargo, estudios como el de **Sinacore et al. (2017)** demostraron que el DB es aún más preciso que el DAP, pero es un poco más difícil de medir, sobre todo, en bosques densos, a su vez, para multiespecies, incluir la densidad mejora, notablemente, las estimaciones. Cada ecuación con su respectiva variable o combinación de variables fue aplicada a cada especie por tratamiento, luego de ello, se seleccionó la ecuación con la variable (s) que mejor se ajustó.

**Cuadro 1.** Modelo lineal ensayado con diferentes entradas de variables para multiespecies y especies por tratamiento para la estimación de biomasa aérea en tres especies forestales nativas en plantaciones. A cada especie focal, se le evaluaron cada uno de los modelos con diferentes variables en sus tres tratamientos.

Número	Modelos lineales con diferentes entradas de variables
1	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB})$
2	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP})$
3	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{H})$
4	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{WSG})$
5	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2)$
6	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$
7	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2 + \text{H})$
8	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2) + \ln(\text{H}) + \ln(\text{WSG})$
9	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2 \times \text{H})$
10	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2 \times \text{H})$

Donde;  $\beta a$ : Biomasa aérea; DB: Diámetro basal; DAP: Diámetro a la altura del pecho; H: altura; WSG: Densidad de la madera; ln: logaritmo natural.

### **3.9.4 Incertidumbre asociada con el uso de modelos alométricos de monocultivo en parcelas mixtas**

Para calcular la incertidumbre que se genera al utilizar una ecuación alométrica para estimar biomasa aérea de monocultivo aplicada a parcelas mixtas de una especie determinada, se utilizó la base de datos del censo de plantaciones de 2015 del proyecto Agua Salud.

Se utilizaron las mejores ecuaciones alométricas generadas en este estudio (**ver resultados: Cuadro 5**) para estimar biomasa aérea de *T. amazonia* en los siguientes tratamientos: *T. amazonia* en *D. retusa* y *T. amazonia* en *P. quinata*; *D. retusa* en los siguientes tratamientos: *D. retusa* en *T. amazonia* y *D. retusa* en *P. quinata*; *P. quinata* en los siguientes tratamientos: *P. quinata* en *T. amazonia* y *P. quinata* en *D. retusa*. Las mejores variables utilizadas de acuerdo con el tratamiento de cada especie focal se presentan en la **Figura 16** (**ver resultados**).

Los datos del censo de plantaciones de 2015 del proyecto Agua Salud, se separaron por tratamientos según especie focal (*T. amazonia*, *D. retusa* y *P. quinata*), se seleccionaron las parcelas de cada tratamiento y se les aplicó la mejor ecuación alométrica generada en este estudio (**ver resultados: Cuadro 5**) que estima la biomasa aérea para cada especie focal por tratamiento. Igualmente, se calculó el error relativo porcentual de cada ecuación utilizada, para estimar la biomasa aérea de los individuos por parcelas, es decir, a cada árbol de cada parcela, se le estimó la biomasa aérea con las

ecuaciones de: monocultivo y las ecuaciones para mixtas; para calcular el error relativo, se utilizó la fórmula No. 4.

$$E_R = \frac{(\beta a_b - \beta a_t)}{\beta a_b}$$

Fórmula No. 4
---------------

Donde

$E_R$ : Error relativo.

$\beta a_b$ : Biomasa estimada según la mejor ecuación alométrica para cada tratamiento.

$\beta a_t$ : Biomasa estimada según la ecuación del resto de los tratamientos.

Luego de ello, se calculó el promedio de error relativo por parcela conforme con los tratamientos por especie focal, así, una vez calculados, se graficaron los resultados.

## IV.RESULTADOS

### 4.1.Características dasométricas de las especies focales por tratamientos

Las características dasométricas (DB, altura y DAP) de las tres especies focales variaron en relación con los tratamientos en los que se plantaron, sin embargo, no mostraron diferencias significativas entre ellos.

#### 4.1.1 Diámetro basal

Para la especie *T. amazonia* monocultivo, el promedio de DB fue de 15,36 cm, *T. amazonia* plantada con *P. quinata* 19,30 cm y *T. amazonia* plantada con *D. retusa* 20,51 cm (**Cuadro 2**), todos ellos sin diferencias significativas (ANOVA,  $p = 0,59$ ).

Los promedios de DB de la especie *D. retusa*, cuando estuvieron plantadas en monocultivo, fueron de 13,49 cm, *D. retusa* plantada con *T. amazonia* 9,47 cm y *D. retusa* plantada con *P. quinata* 13,15 cm (**Cuadro 2**); no hubo diferencias significativas en estos tres tratamientos (ANOVA,  $p = 0,30$ ).

Para la especie *P. quinata*, los promedios de DB fueron: en monocultivo 16,55 cm, *P. quinata* plantado con *T. amazonia* 12,39 cm y *P. quinata* plantada con *D. retusa* 16,42 cm (**Cuadro 2**), sin diferencias significativas entre estos tres tratamientos (ANOVA,  $p = 0,49$ ).

#### 4.1.2 Altura

*T. amazonia* presentó promedios de altura de 14,54 m en monocultivo, plantada con *P. quinata* 15,26 m y plantada con *D. retusa* 15,00 m (**Cuadro 2**), todos ellos sin diferencias significativas (ANOVA,  $p = 0,94$ ).

*D. retusa* presentó altura promedio de 7,68 m en monocultivo, plantada con *T. amazonia* y *P. quinata* presentó promedios de altura de 5,53 m y 7,13 m, respectivamente (**Cuadro 2**); no hubo diferencias significativas en estos tres tratamientos (ANOVA,  $p = 0,35$ ).

Por otro lado, para *P. quinata*, el promedio de altura en monocultivo fue de 5,72 m, y plantada con *T. amazonia* y *D. retusa* el promedio de altura fue de 5,17 m y 6,06 m, respectivamente (**Cuadro 2**); no hubo diferencias significativas entre estos tratamientos (ANOVA,  $p = 0,78$ ).

#### 4.1.3. Diámetro a la Altura del Pecho (DAP)

Para la especie *T. amazonia*, sus promedios de DAP fueron: monocultivo 14,6 cm, plantada con *P. quinata* 16,7 cm y plantada con *D. retusa* 17,7 cm (**Cuadro 2**); no hubo diferencias significativas entre ellos (ANOVA,  $p=0,65$ ).

La especie *D. retusa* presentó promedios de diámetros a la altura del pecho (DAP) de 12,5 cm en monocultivo, 5,4 cm plantada con *T. amazonia* y 9,5 cm plantada con *P. quinata* (**Cuadro 2**), sin diferencias significativas entre ellos (ANOVA,  $p = 0,14$ ).

Para la especie *P. quinata*, el promedio de DAP fue de 12,1 cm en monocultivo, 7,0 cm plantada con *T. amazonia* y 11,4 cm plantada con *D. retusa* (**Cuadro 2**); no hubo diferencias significativas entre estos tratamientos (ANOVA,  $p = 0,38$ ).

**Cuadro 2.** Medidas dasométricas para cada especie focal en sus tres tratamientos

Especie/tratamientos	n	DB (cm)			DAP (cm)			Altura (m)		
		$\bar{X}$	Min	Max	$\bar{X}$	Min	Max	$\bar{X}$	Min	Max
<i>T. amazonia</i>	9	15.36	3.60	32.50	14.6	3.45	26.10	14.54	5.40	19.20
<i>T. amazonia en P. quinata</i>	8	19.30	9.40	29.60	16.7	7.70	26.20	15.26	9.10	17.98
<i>T. amazonia en D. retusa</i>	8	20.51	5.70	31.50	17.7	4.00	27.50	15.00	5.10	21.60
<i>D. retusa</i>	11	13.49	3.80	24.00	12.5	2.35	28.30	7.68	3.06	11.00
<i>D. retusa en T. amazonia</i>	8	9.47	3.60	15.50	5.4	1.70	8.20	5.53	1.79	9.55
<i>D. retusa en P. quinata</i>	8	13.45	4.05	22.60	9.5	0.00	22.40	7.13	1.27	12.10
<i>P. quinata</i>	10	16.55	4.35	32.50	12.1	0.75	35.70	5.72	1.60	11.20
<i>P. quinata en T. amazonia</i>	8	12.39	4.90	20.20	7.0	0.00	15.00	5.17	2.50	8.30
<i>P. quinata en D. retusa</i>	10	16.42	4.15	30.00	11.4	1.75	23.90	6.06	1.70	10.52

Valores de las medidas dasométricas obtenidos de la cosecha de entre 8 – 11 árboles de cada especie focal (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*) en sus tres tratamientos. DB: Diámetro basal en cm; DAP: diámetro en cm a la altura del pecho (1.30 m);  $\bar{X}$ : Promedio; n: número de árboles cosechados; Min: Valor mínimo de la variable (DB, DAP, Altura); Max: Valor máximo de la variable (DB, DAP, Altura).

#### 4.2. Determinación de la biomasa aérea de los árboles cosechados

La biomasa aérea total de cada árbol (fuste, ramas y follaje) fue la suma de cada componente seco obtenido según la fórmula No. 2.

**Cuadro 3.** Promedios de biomasa por componentes y por especies focales en sus tres tratamientos cosechados en Agua Salud

Tratamiento-especie	Fuste (kg)	Ramas (kg)	Hojas (kg)	Frutos (kg)	Total (kg)	DE
<i>Terminalia amazonia</i>	110,09	43,09	7,37	0	160,55	137.90
<i>T. amazonia con P. quinata</i>	114,55	70,71	9,93	0	195,18	144.28
<i>T. amazonia con D. retusa</i>	121,54	71,08	11,11	0	203,73	158.33
<i>Dalbergia retusa</i>	30,98	16,54	3,18	0,04	50,74	55.13
<i>D. retusa con T. amazonia</i>	6,70	3,60	0,57	0	10,87	9.43
<i>D. retusa con P. quinata</i>	25,51	18,90	3,00	0,33	47,74	52.77
<i>Pachira quinata</i>	14,90	16,14	2,76	0	33,80	47.31
<i>P. quinata con T. amazonia</i>	6,26	4,71	0,54	0	11,51	10.90
<i>P. quinata con D. retusa</i>	15,10	19,46	2,46	0	37,02	51.00

Valores obtenidos de la cosecha de 8 – 11 árboles de cada especie focal (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*) en sus tres tratamientos. Todos los árboles fueron cosechados en campo, se colectó una submuestra de cada componente y se procesaron en laboratorio, para obtener la biomasa seca según la proporción de biomasa seca de las submuestras vs. la biomasa fresca total de cada árbol. kg: kilogramos, DE: Desviación estándar de biomasa aérea total.

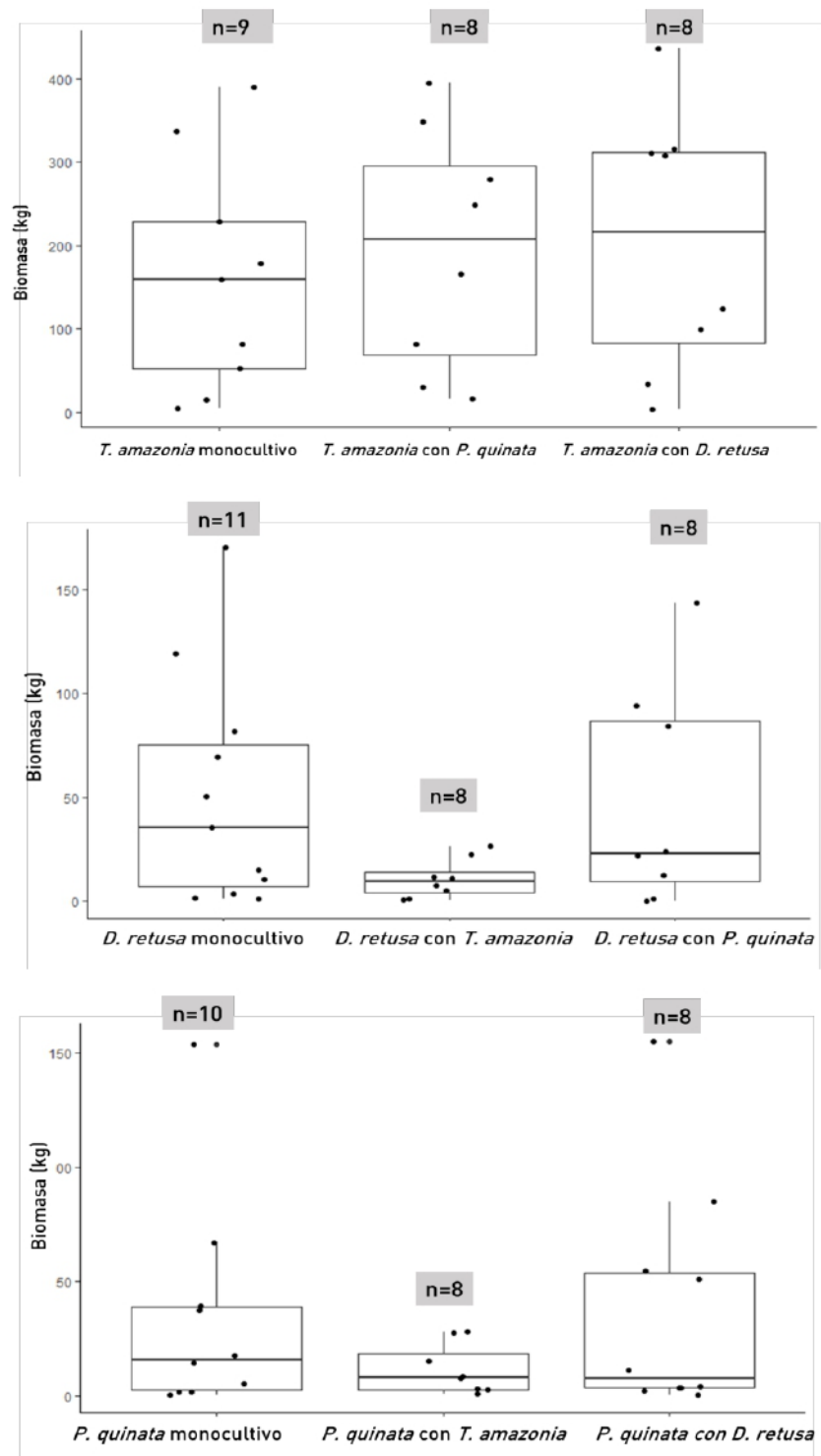
La biomasa de la especie *T. amazonia* varió entre 160,55 kg para *T. amazonia* monocultivo, 195,18 kg *T. amazonia* plantada con *P. quinata* y 203,73 kg *T. amazonia* plantada con *D. retusa* (**Cuadro 3**). No hubo diferencias significativas entre los tres tratamientos de esta especie (ANOVA,  $p = 0.81$ ), no obstante, se muestra una tendencia a mayor biomasa cuando *T. amazonia* está en combinación con otras especies que al estar en monocultivo (**Figura 15**). Como era de esperarse, la mayor cantidad de biomasa se presentó en los fustes, seguidos de las ramas y las hojas.

*D. retusa* mostró biomasa aérea promedio de 50,74 kg, 10,87 kg y 47,74 kg cuando estuvo en monocultivo, en combinación con *T. amazonia* y *D. retusa*, respectivamente (**Cuadro 3 y Figura 15**). La prueba ANOVA mostró  $p = 0,05$ , es decir, extremadamente cercano a la significancia estadística; la mayor cantidad de biomasa aérea en los tres tratamientos de *D. retusa* se presentó en los fustes (**Cuadro 3**).

El promedio de biomasa aérea de *P. quinata* fue de 33,80 kg en monocultivo, 11,51 kg al estar plantada con *T. amazonia* y 37,02 kg al estar plantada con *D. retusa* (**Cuadro 3 y Figura 15**). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos de *P. quinata* (ANOVA,  $p = 0,40$ ); excepcionalmente, en los tratamientos de *P. quinata* monocultivo y *P. quinata* plantada con *D. retusa* las ramas presentaron una tendencia a mayor cantidad de biomasa en contraste con el tratamiento *P. quinata* plantada con *T. amazonia*, así como los tratamientos de las dos especies focales restantes (**Cuadro 3**).

El promedio de biomasa aérea de *P. quinata* fue de 33,80 kg en monocultivo, 11,51 kg en combinación con *T. amazonia* y 37,02 kg al estar con *D. retusa* (**Figura 15**); al realizar la prueba de ANOVA, se comprobó que no existen diferencias significativas entre estos tratamientos (ANOVA,  $p = 0,40$ ).

Asimismo, *P. quinata* en monocultivo presentó su mayor cantidad de biomasa en ramas (16,14 kg), seguido por los fustes (14,90 kg); en contraste, *P. quinata* en combinación con *T. amazonia* tuvo la mayor cantidad de biomasa en los fustes (6,26 kg) seguido de las ramas (4,71 kg); para el tratamiento *P. quinata* en *D. retusa*, se muestra una tendencia similar de *P. quinata* en monocultivo, pues la mayor cantidad de biomasa estuvo en las ramas (19,46 kg) seguido de los fustes 15,10 kg (**Cuadro 3**).



**Figura 15.** Biomasa aérea (eje vertical) de cada especie focal (cajas) en sus tres tratamientos (eje horizontal). (A) Biomasa aérea de *T. amazonia* en sus tres tratamientos, (B) Biomasa aérea de *D. retusa* en sus tres tratamientos, (C) Biomasa aérea de *P. quinata* en sus tres tratamientos. Valores obtenidos de la cosecha de 8 – 11 árboles de cada especie focal (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*) en sus tres tratamientos. La línea en la

caja representa la mediana de los valores de biomasa en kg, los puntos fuera de las cajas representan los valores fuera los cuartiles 1 y 3, respectivamente.

### **4.3. Modelos para la estimación de biomasa**

#### **4.3.1 Multiespecies**

El modelo lineal fue evaluado con 10 entradas de variables (**Cuadro 1**) para multiespecies (la unión de las tres especies en estudio con los 80 árboles muestra) (**Anexo 5**), los modelos que presentaron mejores ajustes con los valores de AIC más bajos (38,36 y 65,16), altos coeficientes de determinación ajustados (0,98 y 0,97), así como significancia en todos los coeficientes y los errores estándar más bajos, fueron el modelo ocho y modelo siete (**Cuadro 4**); el modelo ocho explica el 98 % de la varianza de la biomasa aérea, mientras que el modelo siete explica el 97 % de la varianza.

El modelo ocho es una regresión múltiple que combina las variables del DB, altura y densidad de la madera. Por otro lado, el modelo siete combinó el cuadrado del DB y la altura; en ambas ecuaciones, el DB figura como uno de los mejores predictores para estimar biomasa aérea a través de modelos de multiespecies.

**Cuadro 4.** Ecuaciones alométricas con los mejores ajustes seleccionados según AIC para tres especies forestales nativas creciendo bajo tratamientos multiespecies

Ecuación	AIC	R <sup>2</sup> adj	SEE	Coeficientes		p	RSE	Hm	n
ln (βa) = a + b <sub>1</sub> × ln (DB <sup>2</sup> ) + b <sub>2</sub> ln (H) + b <sub>3</sub> × ln (wsg)	38.36	0.98	0.29	a	-4,04	0,00	0,16	Sí	80
				b <sub>1</sub>	0,88	0,00	0,06		
				b <sub>2</sub>	1,48	0,00	0,11		
ln(βa) = a+ b <sub>1</sub> × ln (DB <sup>2</sup> ) + b <sub>2</sub> × ln (H)	65.16	0.97	0.35	a	-4,17	0,00	0,18	Sí	80
				b <sub>1</sub>	0,73	0,00	0,06		
				b <sub>2</sub>	1,75	0,00	0,10		

Las dos mejores ecuaciones alométricas para multiespecies seleccionadas según AIC, basadas en una muestra de 80 árboles de las especies *T. amazonia* (25 individuos), *D. retusa* (27 individuos) y *P. quinata* (28 individuos); ln: logaritmo natural, βa: Biomasa aérea (kg), DB: Diámetro basal (cm), H: altura (m), AIC: Criterio de selección de Akaike; R<sup>2</sup>adj: Coeficiente de determinación ajustado; SEE: error estándar de la estimación; Coeficientes (a, b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub>, b<sub>3</sub>): coeficientes de la regresión; p: significancia estadística de los coeficientes; RSE: Error estándar de los residuales; Hm: Homocedasticidad; n: Número de la muestra.

#### 4.3.2 Especies por tratamiento

Se evaluó el modelo lineal con 10 entradas de variables (**Cuadro 5**) para la estimación de la biomasa aérea de las tres especies focales de este estudio en sus tres tratamientos. Los modelos seleccionados para cada especie focal por tratamiento presentaron los mejores ajustes, altos coeficientes de determinación, menores errores estándar y significancia estadística para todos los coeficientes (*a* y *b*), pero los otros modelos ajustados para cada especie en sus tres tratamientos, y que no cumplieron con los parámetros señalados, no se presentan.

**Cuadro 5.** Ecuaciones alométricas con las mejores estimaciones de biomasa aérea obtenidas al probar el modelo lineal con 10 entradas de variables para las especies focales (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*) en tres tratamientos

Tratamiento	Ecuación	AIC	R <sup>2</sup> adj	SEE	Coefficientes	p	RSE	n
<i>T. amazonia</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2\text{H})$	7,87	0,98	0,23	<i>a</i>	-4,07	0,00	0,48
					<i>b</i>	1,06	0,00	0,06
<i>T. amazonia</i> en <i>P. quinata</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	3,68	0,98	0,17	<i>a</i>	-2,71	0,00	0,41
					<i>b</i>	1,38	0,00	0,07
<i>T. amazonia</i> en <i>D. retusa</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2\text{H})$	1,80	0,99	0,15	<i>a</i>	-2,96	0,00	0,27
					<i>b</i>	0,94	0,00	0,03
<i>D. retusa</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2\text{H})$	4,38	0,99	0,21	<i>a</i>	-4,06	0,00	0,28
					<i>b</i>	1,03	0,00	0,04
<i>D. retusa</i> en <i>T. amazonia</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2\text{H})$	8,38	0,97	0,22	<i>a</i>	-3,33	0,00	0,33
					<i>b</i>	0,88	0,00	0,05
<i>D. retusa</i> en <i>P. quinata</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2\text{H})$	10,53	0,99	0,25	<i>a</i>	-4,48	0,00	0,32
					<i>b</i>	1,08	0,00	0,05
<i>P. quinata</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2\text{H})$	-0,45	0,99	0,16	<i>a</i>	-4,62	0,00	0,20
					<i>b</i>	1,02	0,00	0,03
<i>P. quinata</i> en <i>T. amazonia</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB}^2\text{H})$	3,88	0,98	0,17	<i>a</i>	-4,46	0,00	0,31
					<i>b</i>	0,98	0,00	0,05
<i>P. quinata</i> en <i>D. retusa</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DB})$	17,15	0,96	0,39	<i>a</i>	-5,84	0,00	0,56
					<i>b</i>	3,09	0,00	0,21

Todas las ecuaciones utilizan el modelo lineal y se realizó una regresión para evaluar cuáles eran las mejores variables que mejor se ajustaban a cada tratamiento.  $\beta a$ : Biomasa aérea; AIC: Criterio de Información de Akaike; R<sup>2</sup>adj: Coeficiente de determinación ajustado; SEE: Error estándar de la estimación; *a* y *b*: Parámetros estimados de la ecuación; p: significancia estadística; RSE: Error estándar de los residuales; n: Número de la muestra; DB: Diámetro basal (cm); H: Altura (m); DAP: Diámetro a la altura del pecho (cm).

Los coeficientes de determinación ajustado ( $R^2$  adj) de los modelos escogidos para los nueve tratamientos estuvieron entre 0,96 y 0,99, los valores más altos ( $R^2$ adj = 0.99) se obtuvieron para *D. retusa* en monocultivo, *P. quinata* en monocultivo, *T. amazonia* plantada con *D. retusa* y *D. retusa* plantada con *P. quinata* (**Cuadro 5**).

El modelo con más frecuencia, seis de nueve tratamientos, fue el modelo nueve (cuadrado del logaritmo natural del DB combinado con la altura); estas dos variables combinadas explicaron entre 97 % y 99 % de la varianza de la biomasa aérea en sus respectivos tratamientos, mostrando que el DB es la variable con mejor ajuste para estimar la biomasa aérea de las tres especies focales.

Por su parte, el modelo 10 explicó el 99 % de la varianza de la biomasa, pero solo en el tratamiento *T. amazonia* plantada con *D. retusa*. El modelo seis explicó el 98 % de la varianza de la biomasa para *T. amazonia* plantada con *P. quinata* y el modelo uno explicó el 96 % de la varianza para *P. quinata* plantada con *D. retusa* (**Cuadro 5**).

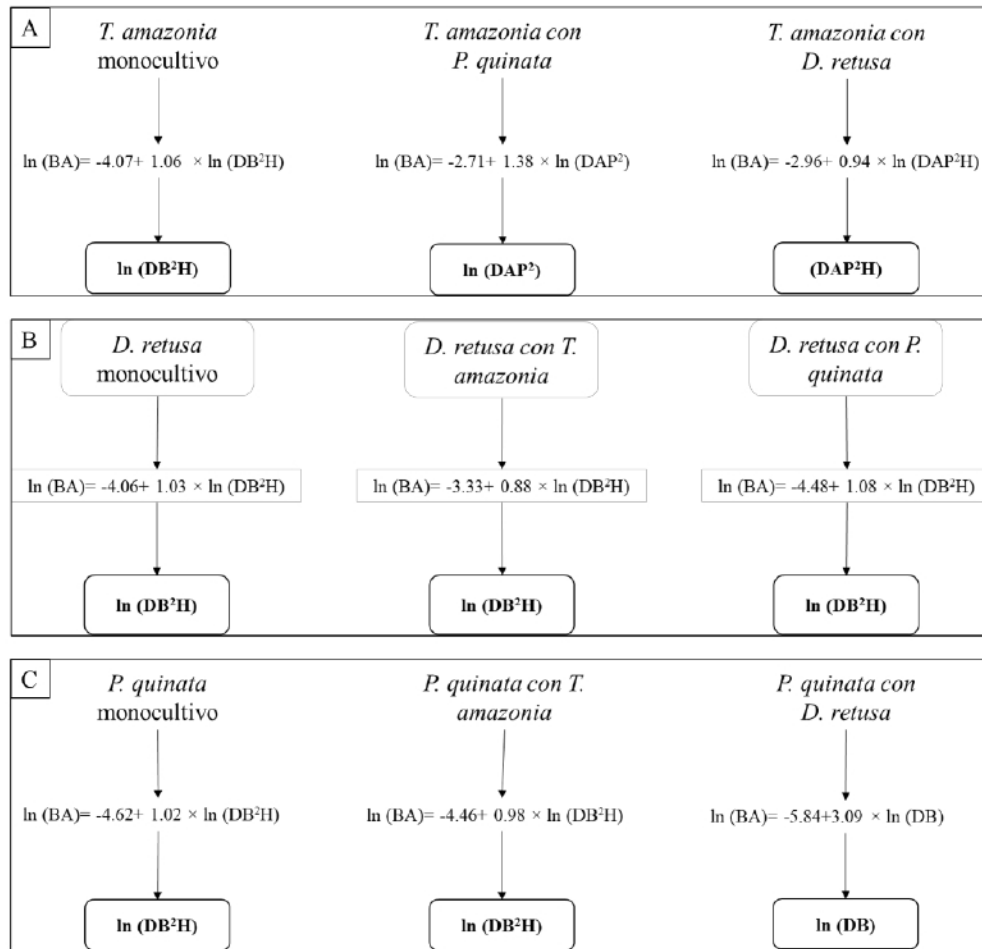
La especie *T. amazonia* presentó ajustes con variables distintas en cada tratamiento, tal como se describe a continuación: en monocultivo, la variable mejor ajustada fue “cuadrado del DB por la altura”; plantada con *P. quinata* fue “cuadrado del diámetro a la altura del pecho”; mientras que plantada con *D. retusa* fue “cuadrado del diámetro a la altura del pecho por la altura” (**Figura 16**).

La especie *D. retusa* fue consistente en cuanto a las variables que mejor estiman la biomasa aérea en sus tres tratamientos, siendo la variable “cuadrado del DB por la altura” (**Figura 16**).

Finalmente, para *P. quinata*, la variable “cuadrado del DB por la altura” fue la que mejor estimó la biomasa aérea en dos de sus tratamientos; en el tratamiento *P. quinata* plantada con *D. retusa*, la mejor estimación la dio la variable “DB” (**Figura 16**).

Los resultados de los mejores modelos de acuerdo con el DAP (1,30 m) se muestran en el **Anexo 6**, pues el DAP es la variable más fácil de medir en los inventarios forestales, por lo que, si las variables de las ecuaciones que se presentan como las más precisas en este estudio son difíciles de adquirir, estarán también los modelos con el DAP.

Los modelos que se muestran con solo la variable DAP como predictora explican entre el 60 % y el 99 % de la varianza de la biomasa aérea de las tres especies focales cosechadas. Solamente los tratamientos *T. amazonia* combinada con *P. quinata* y *T. amazonia* en combinación con *D. retusa* tuvieron como mejor variable predictora al DAP, pero el resto de los tratamientos presentaron otras variables (**Cuadro 5**) como las que mejor se ajustan a la recta de regresión, para estimar biomasa aérea de las tres especies focales.



**Figura 16.** Especificidad de las ecuaciones alométricas para cada una de las especies focales según tratamiento con sus respectivas variables que presentaron los mejores ajustes. (A) Tratamiento de la especie focal *T. amazonia*; (B) tratamiento de la especie focal *D. retusa*; (C) tratamiento de la especie focal *P. quinata*. BA: Biomasa aérea (kg), DB: Diámetro basal (cm); DAP: Diámetro a la altura del pecho (cm); H: Altura (m); ln: logaritmo natural.

#### 4.4. Incertidumbre asociada con el uso de modelos alométricos de monocultivo en parcelas mixtas

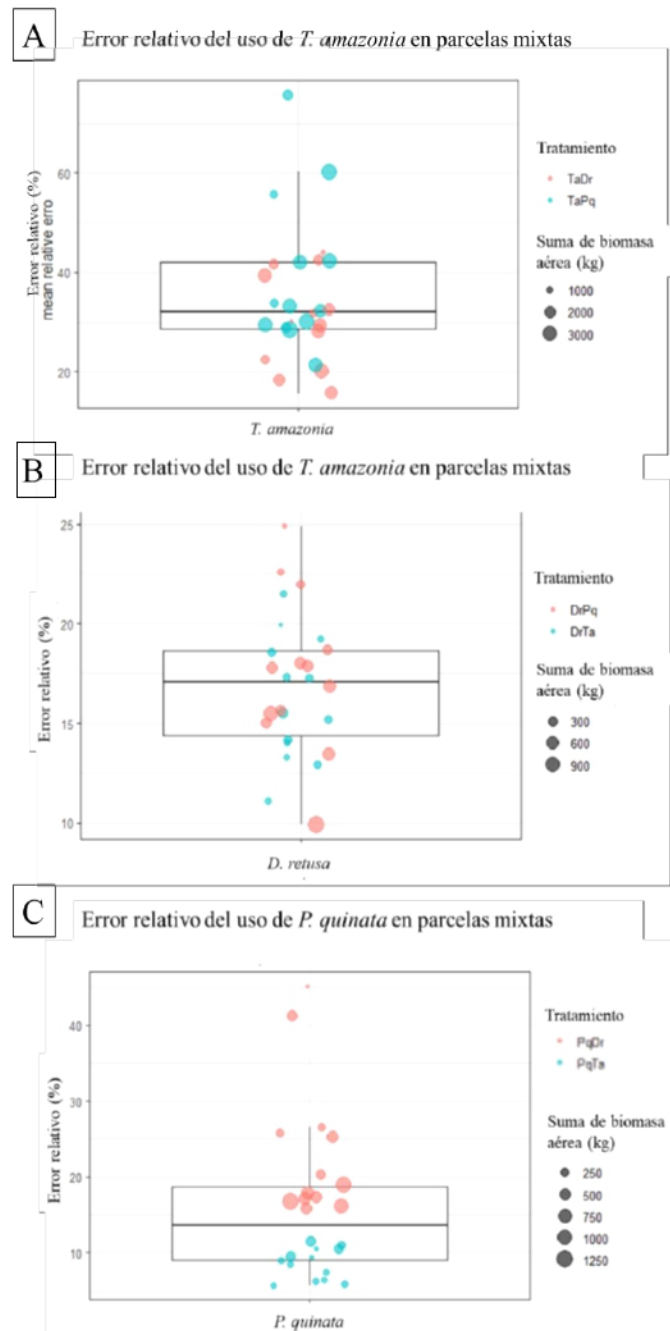
Los modelos desarrollados para estimar la biomasa aérea para las tres especies focales en tres tratamientos arrojaron alta precisión en las estimaciones (**Cuadro 5**). En contraste, cuando se utilizó una ecuación de monocultivo de una de estas tres especies focales para estimar biomasa aérea de dicha especie en particular, pero plantada con otra especie (otra de las especies focales), se observó amplia variación en cuanto a los porcentajes de error relativo.

#### 4.5. Tratamiento *T. amazonia*

La mejor ecuación alométrica de *T. amazonia* monocultivo [ $\ln a = a + b \times \ln (DB^2H)$ ] para estimar biomasa aérea cuando están plantados en parcelas junto con *D. retusa*, en promedio, presentó errores relativos que varían entre 10 % hasta un 45 % (**Figura 17**). Por su parte, al utilizar la ecuación de *T. amazonia* monocultivo para estimar biomasa aérea de árboles de *T. amazonia* que están plantados en parcelas con *P. quinata*, el error relativo varía entre 10 % hasta, incluso, un 75 % (**Figura 17**).

Para *T. amazonia* en monocultivo, la mejor variable predictiva fue el DB al cuadrado por la altura ( $DB^2H$ ), así, para el tratamiento *T. amazonia* en combinación con *D. retusa*, el DAP (1,30 m) por la altura ( $DAP^2H$ ) resultó la mejor variable predictiva, asimismo, en el tratamiento *T. amazonia* en combinación con *P. quinata*, el  $DAP^2$  provee la mejor estimación (**Cuadro 6**). Sin embargo, el 50 % de las parcelas muestran errores relativos entre 29 % y 41 %, tanto para el tratamiento *T. amazonia* en combinación con

*D. retusa*, como para *T. amazonia* en combinación con *P. quinata*. No obstante, el error relativo tiende a disminuir en el tratamiento *T. amazonia* en combinación con *D. retusa* (límite de error relativo 45 %) respecto con el tratamiento *T. amazonia* en combinación con *P. quinata* (límite de error 75 %, **Figura 20**).



**Figura 17.** Promedio de error relativo entre los tratamientos. Se utilizaron datos del inventario de plantaciones del año 2015 del proyecto Agua Salud, para hacer las estimaciones de biomasa y los cálculos de error relativo según la fórmula No. 4. Las parcelas seleccionadas fueron las que correspondieron con los tratamientos según especie focal presentadas en este estudio (*T. amazonia*, *D. retusa* y *P. quinata*). (A) Tratamiento de *T. amazonia*, (B) Tratamiento de *D. retusa*, (C) Tratamiento de *P. quinata*. TaDr: *T. amazonia* en *D. retusa*, TaPq: *T. amazonia* en *P. quinata*, DrPq: *D. retusa* en *P. quinata*, DrTa: *D. retusa* en *T. amazonia*, PqDr: *P. quinata* en *D. retusa*, PqTa: *P. quinata* en *T. amazonia*; sumAGB of focal species (kg): suma de la biomasa aérea estimada según ecuación de monocultivo generada en este estudio.

#### 4.6. Tratamiento *D. retusa*

En el caso de la ecuación de monocultivo de la especie *D. retusa* para estimar biomasa aérea [ $\beta a = a + b \times \ln (DB^2H)$ ] y aplicarla a árboles de *D. retusa* que están en parcelas plantadas con *P. quinata*, el promedio de error relativo varía entre 10 % y 25 % (**Figura 17**); para *D. retusa* creciendo junto con *T. amazonia*, el promedio de error relativo varía entre 11 % y 21 % (**Figura 17**).

Para *D. retusa*, la mejor variable predictora es el DB al cuadrado por la altura ( $DB^2H$ ), la que fue consistente en los tres tratamientos (monocultivo y en combinación con *P. quinata* y *T. amazonia*) (**Cuadro 5**). El 50 % de las parcelas evaluadas, tanto para *D. retusa* en combinación con *P. quinata*, como en combinación con *T. amazonia*, presentan errores entre el 14 % y 18 %. Así, el diagrama de cajas muestra un límite de error del 25 %, lo que es aplicable al tratamiento de *D. retusa* en combinación con *P. quinata*. El tratamiento de *D. retusa* en combinación con *T. amazonia*, a pesar de que muestra menor cantidad de biomasa por parcela, según la ecuación de monocultivo, presenta errores relativos hasta un límite de 22 %. La especie focal *D. retusa* presenta una tendencia a menor error relativo en comparación con las otras dos especies focales (**Figura 17B**).

#### 4.7. Tratamiento *P. quinata*

El promedio de error relativo, al utilizar una ecuación de *P. quinata* monocultivo [ $(\beta a) = a + b \times \ln (DB^2H)$ ] para estimar biomasa aérea de árboles de *P. quinata* que están en parcelas con árboles de *D. retusa*, varía entre 15 % y 45 % (**Figura 17**). Cuando se

utiliza esta misma ecuación de monocultivo de *P. quinata* para estimar biomasa aérea de árboles de *P. quinata* plantados con la especie *T. amazonia*, el promedio de error relativo varía entre 5 % y 13 % (**Figura 17**). La variable DB al cuadrado por la altura ( $DB^2H$ ) fue la que mejor se ajustó para estimar biomasa aérea de los tratamientos de *P. quinata* monocultivo y *P. quinata* en combinación con *T. amazonia*; en el tratamiento *P. quinata* en combinación con *D. retusa*, la variable que mejor se ajustó para estimar biomasa aérea fue el DB (**Cuadro 5**).

De este modo, se muestra una tendencia diferenciada entre ambos tratamientos al utilizar la ecuación de monocultivo de *P. quinata* generada en este estudio, con errores relativos más altos en el tratamiento *P. quinata* en combinación con *D. retusa* (límite máximo de error relativo 45 %) y el tratamiento *P. quinata* en combinación con *T. amazonia* (límite máximo de error relativo 13 %); este comportamiento diferenciado entre los errores relativos de ambos tratamientos no se observa en las dos especies focales restante.

## V. DISCUSIÓN

Los modelos de regresión alométricos son herramientas imprescindibles para la evaluación y la cuantificación de la biomasa forestal (**Daba y Soromessa, 2019**), así, con esta información, se logra monitorear y predecir la capacidad de los ecosistemas forestales de almacenar carbono; además de su crecimiento y productividad, aspectos que tienen relevancia por sus implicaciones en el cambio climático, como alternativa para mitigarlo. Sin embargo, estos modelos conllevan incertidumbres intrínsecas (**van Breugel et al., 2011; Sinacore et al., 2017**), debido al número de árboles tomados como muestras y las dificultades de desarrollar modelos específicos para especies específicas (**van Breugel et al., 2011; Chave et al., 2014**).

Por lo tanto, este trabajo presenta la evaluación de 10 modelos alométricos para especies comunes utilizadas en plantaciones forestales del trópico americano (*T. amazonia*, *D. retusa* y *P. quinata*), por lo que se resalta la importancia de contar con modelos capaces de precisar la variabilidad en el crecimiento y la biomasa cuando las especies están plantadas en combinaciones, asimismo, se muestran las limitaciones de utilizar modelos monoespecíficos para estimar biomasa, aplicados estos a especies en parcelas mixtas; se resalta la importancia de estudios detallados para utilizar modelos más precisos en la evaluación de la biomasa forestal y el potencial de almacenaje de carbono.

### 5.1. Determinación de la biomasa aérea de los árboles cosechados

A pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre la biomasa aérea de los tratamientos de cada especie focal (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*), en los tratamientos de *T. amazonia*, es posible apreciar una tendencia a mayor acumulación de biomasa (kg/árbol) en los árboles cosechados en parcelas mixtas que al estar en parcelas de monocultivo. Esto es consistente con los resultados de **Mayoral et al. (2017)**, quienes encontraron que, a los siete años, la especie *T. amazonia* presentó mayor biomasa (kg/árbol) en parcelas mezcladas que en monocultivo. En contraste, los tratamientos de *D. retusa* y *P. quinata* muestran una tendencia de acumulación de biomasa similar en monocultivo y mezcladas entre ellas, pero esto no sucede en los tratamientos en los que estas especies (*D. retusa* y *P. quinata*) estuvieron combinadas con *T. amazonia*, donde mostraron baja acumulación de biomasa, similar con los reportado por **Mayoral et al. (2017)**. Estos resultados destacan la gran variabilidad en la formación y la acumulación de biomasa, a su vez, en la captura de carbono entre diferentes especies en el trópico.

El hecho que *T. amazonia* presente mejor acumulación de biomasa (kg/árbol), al menos, en los árboles cosechados, puede deberse al excelente crecimiento característico de esta especie (**Mayoral et al., 2017; Montero y Kanninen, 2002; Nichols, 1994**), así como su aprovechamiento de los recursos disponibles (**Mayoral et al., 2017; Nichols y Carpenter, 2006**). *T. amazonia* aprovecha más los recursos, independientemente de si está plantada con un árbol fijador de nitrógeno, como es el caso de *D. retusa*, o si está plantada con árboles no fijadores de nitrógeno como *P. quinata*, lo que se traduce en que el tema de mejor desarrollo en las parcelas mezcladas con fijadoras de nitrógeno (*D.*

*retusa*), posiblemente, no influya, de manera considerable, tal como lo señalaron **Quesada-Ávila et al. (2021)**, quienes no encontraron evidencia de que las fijadoras de nitrógeno ( $N_2$ ) como *D. retusa* mejoren el ciclo de nutrientes y su absorción.

Por otra parte, en las parcelas donde están *D. retusa* y *P. quinata* mezcladas, estas muestran una acumulación de biomasa más uniforme, lo que puede sugerir una interacción más eficiente de los recursos y el cumplimiento del mecanismo de facilitación de recursos (**Forrester et al., 2006**). Se puede deducir, que la especie *T. amazonia*, posiblemente, esté creciendo a expensas de las otras especies cuando están mezcladas, con lo que las domina y suprime, con esto se cumple el mecanismo de “efecto de identidad de especie” (**Forrester et al., 2006; Mayoral et al., 2017; Špaèková y Lepš, 2001**). Estudios de crecimiento y desarrollo de estas tres especies focales confirman la ventaja de *T. amazonia* frente a las otras, observándose baja mortalidad, mayor productividad y competitividad en las plantaciones (**Mayoral et al., 2017; Petit y Montagnini, 2004**).

## 5.2. Modelos para la estimación de biomasa

### 5.2.1 Modelos de multiespecies

Las ecuaciones alométricas para multiespecies fueron ajustadas al utilizar los datos de la cosecha total (80 árboles) sin considerar tratamientos. Las dos mejores ecuaciones utilizan variables combinadas, lo que permite tener un buen ajuste que explica el 98 % y 97 % de la varianza de la biomasa, respectivamente (**Cuadro 4**). En tal marco, el uso de variables combinadas está extensamente recomendado, debido a que robustece

la precisión de las estimaciones (**van Breugel et al., 2011; Chave et al., 2014; Daba y Soromessa, 2019; Ploton et al., 2016**), además, los modelos en los que se usaron variables únicas mostraron pobres ajustes, por ejemplo, modelo 1 (DB), modelo 2 (DAP), modelo 3 (H) y modelo 4 (WSG) (**Anexo 5**). Finalmente, a pesar que la variable “altura”, por sí misma, no es determinante para obtener una ecuación alométrica precisa (**Daba y Soromessa, 2019**), sí aporta una contribución importante al estar en combinación con el diámetro, esto se ve reflejado en que siete de nueve tratamientos mostraron su mejor ajuste con estas dos variables.

Según **van Breugel et al. (2011)** y **Mukuralinda et al. (2020)**, las variables “altura” y “densidad” mejoran, considerablemente, las ecuaciones de multiespecies al reducir sus errores relativos. Esto es acorde con los resultados, pues la mejor ecuación presenta, en efecto, las variables “altura” y “densidad”, además del diámetro; dicha ecuación presenta un error relativo de 0,29, mientras que la segunda, en ausencia de la densidad de la madera, muestra un error más elevado 0,35, lo que confirma que entre más variables se utilicen, sea individuales o combinadas, mayor será la precisión en las estimaciones de biomasa (**Chave et al., 2014; Daba y Soromessa, 2019; Sinacore et al., 2017**).

Recientemente, **Sinacore et al. (2017)** desarrollaron ecuaciones de biomasa aérea multiespecies para seis especies del trópico, mostrando un  $R^2$  ajustado de 0,79, esto al utilizar el DB y la densidad de la madera como variables predictoras. En el presente estudio, la inclusión de la altura, además del diámetro y la densidad, mejora, considerablemente, el  $R^2$  ajustado, lo que llega a 0,98; esto sugiere que es preferible usar,

al menos, estas tres variables si se busca una buena precisión en las estimaciones de biomasa aérea para multiespecies. En este sentido, las ecuaciones alométricas de multiespecies, generalmente, son usadas para evaluaciones de biomasa y carbono a escala de paisaje o a nivel de países, sobre todo, cuando se realizan los censos de GEI (**Chave et al., 2005; Paul et al., 2013**). Las ecuaciones desarrolladas podrían ser utilizadas para estos fines, pues muestran un alto poder de estimación de biomasa aérea, pero debe tenerse en cuenta que ha de ser para estas especies, en plantaciones y en el rango de diámetro utilizado.

### **5.2.2 Modelos para especies en tratamientos específicos**

Las ecuaciones alométricas para especies específicas son desarrolladas con el objetivo de obtener la mayor precisión en las estimaciones de biomasa aérea, para ello, se realizan mediante el método de cosecha o método directo (**Acosta-Mireles et al., 2002; Brown, 1997; Fonseca et al., 2009; Nogueira et al., 2021; Rüginitz et al., 2009; Segura y Andrade, 2008**).

En este estudio, además de la generación de ecuaciones alométricas para cada especie focal en monocultivo (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*), se generaron ecuaciones alométricas para cada especie plantadas en mezclas (**Cuadro 5**).

Para la especie *T. amazonia*, se aprecia un cambio en las variables que mejor estiman la biomasa aérea en monocultivo y en mezcla, pasando de DB y altura total (H) en monocultivo a DAP y altura total (H) en los tratamientos en mezcla. Una ecuación alométrica modela el crecimiento de un árbol y busca la mejor forma para explicar su

variabilidad, puesto que tiene su origen en el desarrollo ontogénico de los individuos (**Gould, 1966**), así, la variabilidad en las medidas dasométricas de la especie *T. amazonia* puede ser explicada por el síndrome de evitación de sombra (**Ballaré et al., 1997**), donde las plantas reconocen a sus vecinos y ajustan su crecimiento de acuerdo con la mejor recepción de luz. Los árboles en plantaciones mezcladas mejoran la forma de los fustes, gracias a que invierten más recursos en el crecimiento apical, para competir, favorablemente, por la luz en lugar de invertir en muchas ramas u otros componentes (**Mukuralinda et al., 2020; Prévosto et al., 2016**), de allí que los arboles de *T. amazonia* presentaran fustes mas cilíndricos que *D. retusa*.

El DB y la altura total conforman una combinación que se ajusta lo suficiente para estimar la biomasa aérea de las tres especies focales de forma precisa, esta precisión en los modelos desarrollados representan una ventaja fundamental para el estudio de especies promisoras para obtención de madera y/o restauración, sin embargo, en el caso de *P. quinata*, no se obtendrá madera tan rápido como *T. Amazonia* o *D. retusa*, debido a que posee una densidad baja (0,38), en comparación con *T. amazonia* (0,68) y *D. retusa* (0,86); esto se traduce en mayor tiempo para utilizar esta madera con fines comerciales (**Sinacore et al., 2017; Wishnie et al., 2007**). Lo anterior difiere de **Pretzsch et al. (2018)**, quienes reportaron que los árboles de crecimiento rápido presentan una tendencia a densidades bajas cuando se comparan con árboles de crecimiento lento, pese a ello, *P. quinata* es de crecimiento lento y, aun así, su densidad es baja.

La variable DB combinada con la altura total (H) es, según los resultados, la mejor variable correlacionada con la biomasa aérea en el tratamiento de *T. amazonia*

monocultivo (0,98), los tres tratamientos de *D. retusa* (monocultivo: 0,99, *D. retusa* con *T. amazonia*: 0,97, *D. retusa* con *P. quinata*: 0,99), y los tratamientos de *P. quinata* (monocultivo: 0,99, *P. quinata* con *T. amazonia*: 0,98, *P. quinata* con *D. retusa*: 0,96). Estos resultados son similares a los de **Sinacore et al. (2017)**, quienes, al realizar un estudio de estimación de biomasa aérea y subterránea de especies nativas en parcelas mixtas, cercano esto al presente sitio de estudio, reportaron una correlación de 82 % para *T. amazonia*, 94 % para *D. retusa* y 98 % para *P. quinata*; estos resultados fueron reportados utilizando, como variable predictora, solo el DB. Probablemente, la diferencia en el  $R^2$  ajustado se deba a que, en este estudio, se añadió la variable altura, lo que mejoró el ajuste y la estimación de la biomasa aérea (**Cuadro 5**); este estudio posee un rango de diámetros más amplio que el estudio de **Sinacore et al. (2017)**, lo que aumenta la representación de la variabilidad de la biomasa en los tratamientos.

Sin embargo, los resultados de la especie *T. amazonia* monocultivo difieren en cuanto a mejor variable predictora en el estudio de **Montero y Kanninen (2002)**, quienes reportaron un alto  $R^2$  ajustado (0,96) con la variable DAP como única variable predictora. Una posible explicación de que los modelos muestren el DB con la altura como mejor variable predictora, en lugar del DAP, se debe a que, en este estudio, los modelos fueron elegidos con base en el AIC,  $R^2$  ajustado, error estándar de la estimación y que todos los coeficientes fueran significativos estadísticamente.

En su estudio, **Montero y Kanninen (2002)** no mencionaron haber escogido su modelo mediante el AIC, por otra parte, en el presente estudio, cuando se evaluó el modelo lineal para *T. amazonia* monocultivo con las 10 entradas de variables, el DAP

figuró en la posición siete en orden decreciente de los mejores modelos (**Anexo 7**). Las características del suelo y microclima donde se desarrollan los estudios de biomasa y la existencia o ausencia de manejo silvicultural influyen en los resultados de acumulación de biomasa de árboles de la misma especie (**Alves et al., 2010; Chave et al., 2014; Montero y Montagnini, 2005**).

A su vez, estos resultados son similares a los de **Andrade (2007)** en cuanto al mejoramiento del ajuste, debido a la inclusión de la altura total; en su estudio, el autor desarrolló ecuaciones alométricas para tres especies *Pithecellobium saman*; *Dalbergia retusa* y *Diphysa, robinoides*, pero en sistemas silvopastoriles. La ecuación para estas tres especies mostró un  $R^2$  ajustado de 0,85 al utilizar la variable “promedio cuadrático del diámetro”, pero incluyendo que la altura mejora el ajuste a 0,92.

La categorización que hace el AIC de establecer, en orden decreciente, la confiabilidad del modelo ubica a la variable DAP en la sexta posición en los tratamientos *D. retusa* monocultivo (**Anexo 8**) y *D. retusa* plantada con *P. quinata* (**Anexo 9**), asimismo, las cinco primeras posiciones son ocupadas por la variable DB. Esto indica que, al menos, en los tratamientos de monocultivo de *D. retusa* y plantada con *P. quinata*, el DB en conjunto con la altura son las variables con mayor fuerza de predicción.

Así, **Sinacore et al. (2017)** mostraron la mejoría de los ajustes o del  $R^2$  ajustado cuando se usa DB en lugar de diámetro a la altura del pecho, obteniendo, en su estudio, para la especie *D. retusa*,  $R^2$  ajustado de 0,84 con diámetro a la altura del pecho y 0,94 con DB. En contraste con los resultados, en su estudio, **Montero y Montagnini (2005)**

encontraron que la variable que mejor se ajusta para estimar biomasa aérea en sus 10 especies es el DAP; una posible explicación es que *D. retusa* no figura como especie evaluada, por lo que sus resultados pudiesen variar si es incluida, además, el sitio de estudio difiere del sitio donde se realizó el presente trabajo

Si bien es más complicado medir el DB que el DAP, los inventarios se deben ajustar de acuerdo con cada objetivo en particular (estimación de biomasa, productividad, carbono por unidad de área, madera) y las variables que mejor se adapten a este. A pesar de que el DAP es la variable más utilizada en los inventarios forestales, debido a su fácil medición, por sí misma, puede no ser un buen predictor donde la geometría del árbol es variable (**Mukuralinda et al., 2020**), lo que es posible demostrar al observar los resultados en biomasa de los árboles cosechados en este trabajo (**Cuadro 3**), por ello, árboles plantados en monocultivo y en mezclas tienen diferente forma de crecimiento. Estudios como los de **Moncrieff et al. (2014)** han reportado que los árboles que crecen cerca uno del otro tienden a formar copas más pequeñas y uniformes, mientras que los árboles que crecen distantes unos de otros tienden a formar copas más extensas. En este estudio, se buscó la mayor precisión en las estimaciones de biomasa aérea, por lo tanto, el DB y la altura fueron, determinadamente, las mejores variables predictoras.

En el tratamiento *D. retusa* en combinación con *T. amazonia*, el orden de selección, según el AIC, ubica al DAP como segunda alternativa de mejor variable predictora (**Anexo 10**), lo que indica que, de acuerdo con la forma en que son plantadas las especies, varían las variables que mejor estiman la biomasa y dan pista de los posibles sesgos que se generan al utilizar ecuaciones alométricas que no corresponden con

especies específicas en tratamientos específicos. Al observar las alturas medias y el DB medio (**Cuadros 2 y 3**), se muestra el mejor crecimiento de *T. amazonia* en comparación con *D. retusa*, debido a la presión que ejerce la especie *T. amazonia* por su rápido crecimiento y absorción de recursos (**Mayoral et al., 2017; Sinacore et al., 2019, 2020**), en consecuencia, *T. amazonia* tiene una influencia en el crecimiento en altura (meristemos apicales caulinares) y el crecimiento en grosor (meristemos laterales) de *D. retusa*, lo que evita su desarrollo óptimo; los modelos solo con DAP se muestran en el **Anexo 5**.

La generación de ecuaciones alométricas para la especie *D. retusa* es un aporte sustancial en el estudio de especies promisoras, para restauración y obtención de madera. *D. retusa* es una especie con madera valiosa (**Sinacore et al., 2022**), pese a ello, la información sobre ecuaciones alométricas para estimar biomasa aérea de esta especie es escasa con excepción de estudios como el de **Sinacore (2017)** y **Andrade (2007)**.

*P. quinata* muestra un crecimiento recto desde la base del árbol hasta la parte inicial de la copa (**Hall y Ashton, 2016**) y comparte el patrón de tener fustes cilíndricos al igual que *T. amazonia*, pero, a diferencia de esta especie, los individuos de *P. quinata* son más pequeños que *T. amazonia*, probablemente, debido a la competencia que ejerce *T. amazonia* cuando *P. quinata* está plantada con dicha especie. De este modo, el tratamiento *P. quinata* en combinación con *D. retusa* presenta una variable distinta a sus otros dos tratamientos; en este tratamiento, la variable única DB explica el 96 % de la varianza de la biomasa, este como el mejor modelo seleccionado. La combinación *P. quinata* – *D. retusa* fue una mezcla eficiente en términos de acumulación de biomasa y

crecimiento, por lo que si el objetivo de una plantación es obtener madera de alta calidad como *D. retusa*, se sugiere se plante con especie de crecimiento proporcional a ella, por ejemplo, *P. quinata* (Marshall et al., 2020; Mayoral et al., 2017; Sinacore et al., 2017).

### **5.3. Incertidumbre asociada con el uso de modelos alométricos de monocultivo en parcelas mixtas**

La utilización de ecuaciones alométricas para especies específicas mejora la confiabilidad de las estimaciones de biomasa aérea (van Breugel et al., 2011; Daba y Soromessa, 2019; Sinacore et al., 2017), Esto se debe a que representan mejor la variabilidad alométrica entre las especies de una comunidad determinada (van Breugel et al., 2011). Sin embargo, en los sistemas de plantación, aun con modelos para especies específicas, persisten incertidumbres en las estimaciones, esto aumenta cuando se utilizan modelos generados de plantaciones monoespecíficas para estimar biomasa aérea de plantaciones mixtas, debido a que la interacción y la competencia interespecífica pueden modificar las relaciones alométricas entre los árboles involucrados y modificar las variables predictoras (Forrester y Albrecht, 2014; Forrester et al., 2016; Laclau et al., 2008; Pretzsch, 2014).

En este estudio, fue posible demostrar el porcentaje de error que se genera al utilizar dichas ecuaciones monoespecíficas en tres especies promisoras de alto valor para la restauración y la obtención de madera cuando están en parcelas mixtas (*T. amazonia*, *D. retusa* y *P. quinata*), por lo tanto, para obtener estimaciones confiables y precisas, se sugiere el uso de ecuaciones propias para cada especie, además, en plantaciones mixtas,

se debe evitar el uso de ecuaciones monoespecíficas y, en su lugar, utilizar las generadas para especies por tratamiento.

En el tratamiento de *T. amazonia*, se obtuvo 75 % y 45 % de error relativo en las estimaciones de biomasa al aplicar la ecuación monocultivo de este tratamiento a árboles de *T. amazonia* plantados con *P. quinata*, así como árboles de *T. amazonia* plantados con *D. retusa* (**Figura 17A**). Esto puede deberse a las interacciones entre esas especies, pues se conoce que árboles en monocultivo responden, de manera diferente, a árboles en parcelas combinadas en cuanto al estrés hídrico, sequía, exceso de lluvia, transpiración y nutrientes (**Mayoral et al., 2017; Sinacore et al., 2017**), por lo que la forma en que son plantados influye en el crecimiento, el desarrollo y la morfología (**Laclau et al., 2008**). Además, la relación entre diámetro y biomasa puede ser modificada por la composición de especies (**Forrester y Pretzsch, 2015**); todo lo anterior puede ser determinante en cuanto a las variables que presentan los mejores ajustes para predecir biomasa aérea.

Por otro lado, los tratamientos de *T. amazonia* cumplen con el mecanismo de “presencia de identidad de especie” (**Forrester et al., 2006**), pues esta ha tenido productividad alta de biomasa en todas las combinaciones (**Mayoral et al., 2017**) (**Figura 15**); es posible notar una influencia por parte de las especies que la acompañan, puesto que las variables predictoras para cada tratamiento son diferentes, lo que muestra, en dos de ellos, diámetro a la altura del pecho, lo que no se muestra como mejor predictor en el resto de los tratamientos.

Por lo tanto, no es recomendable utilizar una ecuación proveniente de parcelas o plantaciones de *T. amazonia* monocultivo en parcelas mixtas, pues la incertidumbre supera el 50 % de error relativo, esto implica que las decisiones que se tomen con base en esas estimaciones serían parcialmente ciertas, careciendo de validez y confiabilidad. En el caso de la captura de carbono, se cometería un alto error al sobrestimar o subestimar la capacidad de captura de carbono en plantaciones mixtas, todo ello iría en contra de las alternativas que se buscan para mitigar el cambio climático (**Hall et al., 2022**).

Las interacciones entre árboles de *D. retusa* que están plantados con *P. quinata* y *T. amazonia* muestran incertidumbres que no superan el 25 % de error relativo, esto implica que, al usar una ecuación de monocultivo de *D. retusa* y aplicarla en árboles de *D. retusa* combinados con *P. quinata* y *T. amazonia*, se harían estimaciones con incertidumbres entre 10 % y 25 %, lo que, en comparación con el tratamiento de *T. amazonia*, es más acertado (**Figura 17B**). Cuando se compara la incertidumbre del tratamiento de *P. quinata*, *P. quinata* en *D. retusa* muestra mayor porcentaje de error (15 % - 40 %) que al estar con *T. amazonia* (15 % - 20 %) (**Figura 17C**).

Para **Mayoral (2017)**, la combinación *D. retusa* con *P. quinata* y viceversa presenta mecanismos de facilitación de recursos (**Ewel et al., 2015**); si esto es cierto, no es sorpresa que la acumulación de biomasa en estas combinaciones sea similar (**Figura 15**), así como el crecimiento en altura y el bajo error relativo al utilizar una ecuación de monocultivo en especies mixtas, sin embargo, aún queda pendiente la incógnita de ¿por qué los árboles de *P. quinata* muestran mayor error relativo que las especies de *D. retusa*? Cuando se utiliza la ecuación de monocultivo de *D. retusa*, se obtienen los

errores relativos más bajos, por lo tanto, los tratamientos de *D. retusa*, al tener todos ellos la misma variable, influyeron en el cálculo de la biomasa y en el error relativo, en contraste, uno de los tratamientos de *P. quinata* utiliza una variable diferente al resto, lo que pudo haber influido en las estimaciones y el cálculo del error.

Lo anterior implica que el uso de ecuaciones monocultivo de *P. quinata* no es recomendable, principalmente, en parcelas donde se combinan *P. quinata* con *D. retusa*, así, al usar la ecuación monoespecífica de *P. quinata* en árboles de *P. quinata* combinados con *T. amazonia*, se realizarán estimaciones con errores menores al 15 %, lo que, conforme con el objetivo de cada proyecto, puede ser considerado aceptable o no; este último porcentaje fue el más bajos de los tres tratamientos.

En términos generales, los resultados son consistentes con **Forrester y Pretzsch (2015)**, quienes, en su revisión, encontraron que el uso de ecuaciones desarrolladas para rodales monocultivos en rodales mixtos generan grandes errores en la predicción de la biomasa. Asimismo, el uso de una sola ecuación promedio aplicada a diferentes tratamientos no predice ni representa los efectos de las mezclas entre las distintas especies.

De igual manera, **Mokany et al. (2006)**, **Litton et al. (2007)**, **Lines et al. (2012)** y **Poorter et al (2012)** encontraron que las relaciones alométricas están directamente influenciadas por la densidad de plantación y los recursos disponibles en una determinada área o parcela, por ello, al utilizar modelos monoespecíficos en parcelas mixtas, estos tienen un sesgo inherente, pues provienen de árboles muestras que están plantados en

monocultivo, por lo tanto, son representación del comportamiento fisiológico, morfológico y la influencia de la competencia (**Forrester et al., 2016**) de una parcela o rodal monocultivo, igualmente, no representan, correctamente, los patrones fisiológicos y morfológicos de una parcela mixta.

Finalmente, se ha encontrado que, al utilizar ecuaciones monocultivo de una especie dada y aplicarlas a esas mismas especies, pero en cultivos mixtos, la incertidumbre aumenta cuando las variables que se utilizan para predecir la biomasa no son las mismas en cada tratamiento (**Figura 16 A, B, C**). Esto se evidencia en el tratamiento de *T. amazonia* (las tres combinaciones) y *P. quinata*, esto al estar *P. quinata* en combinación con *D. retusa*. (**Figura 17**). Por ello, el desarrollo de estudios que comparen las variables predictoras es necesario, en pro de encontrar las principales fuentes de incertidumbre, así como mejorar las estimaciones de biomasa y carbono.

## VI. CONCLUSIONES

Este trabajo de investigación aporta, en términos generales, la construcción y la evaluación de modelos de regresión alométrica con 10 entradas de variables para tres especies específicas por tratamientos (monocultivo y mezclas), mostrándose los mejores modelos que se ajustan a cada tratamiento. Esto, contribuye a soluciones en la cuantificación de biomasa aérea de especies valiosas tanto para restauración como comercialización; y a su vez, en la cuantificación de la capacidad de estas especies de almacenar carbono.

De las tres especies en estudio, *T. amazonia* muestra mejor acumulación de biomasa y mejor crecimiento en altura, probablemente, este resultado sea por las otras especies acompañantes. En ese sentido, si el objetivo es obtener madera a corto plazo, *T. amazonia* es una excelente alternativa, por otro lado, *D. retusa* muestra poca acumulación de biomasa cuando está con *T. amazonia*, pero, al estar plantada con *P. quinata*, la acumulación de biomasa de ambas es más uniforme, por lo tanto, la mezcla más eficiente en términos de biomasa aérea de las especies en estudio es *D. retusa* con *P. quinata*.

La variable que mejor se ajusta a los tratamientos de siembra en el proyecto Agua Salud para las tres especies en estudio, fue “cuadrado del diámetro basal multiplicado por la altura” ( $DB^2H$ ). Fue la mejor variable predictora de biomasa aérea en seis de nueve tratamientos. Esto significa que, el uso de ecuaciones alométricas genéricas e incluso de especies específicas aplicadas a parcelas mixtas no son recomendables, puesto que no se estaría estimando la biomasa aérea con precisión; además, los datos generados

por ellas podrían estar subestimando o sobrestimando la biomasa; esto repercute en la cuantificación de carbono almacenado por el sector forestal como alternativa para mitigar el cambio climático.

Es posible utilizar modelos monoespecíficos y aplicarlos en la estimación de biomasa aérea en parcelas mixtas, no obstante, conforme con las combinaciones en que estén plantadas las diferentes especies, el error en la estimación variará en mayor o menor medida. En las tres especies de estudio, los porcentajes de error relativo, al utilizar una ecuación de monocultivo a parcelas mixtas, fueron altos; igualmente, es preciso buscar cuáles son las especies más llamativas o principales en términos de producciones de madera, restauración o algún otro objetivo alineado con los requerimientos actuales de cambio climático, sostenibilidad, economía y restauración.

La disponibilidad de modelos de regresión alométricos para especies específicas por tratamientos (monocultivo y mezclas), con altos coeficientes de correlación y errores de estimación bajos, son fundamentales para la aplicación de las políticas de cambio climático, establecimientos de proyecto forestales de restauración, así como el monitoreo de bosques naturales y plantaciones; por lo que este trabajo responde a esa problemática y brinda las herramientas para hacer posible dichas exigencias.

## VII. RECOMENDACIONES

En la actualidad, los esfuerzos para contrarrestar los efectos del cambio climático son más acentuados; a pesar de que las emisiones de GEI en Panamá no son significativas a nivel mundial, sí son percibidas a nivel local, por ello, es necesario y urgente implementar estrategias más determinantes y concretas para reducir las emisiones de GEI del sector de la AFOLU.

Se ha demostrado que las especies tienen un desarrollo óptimo cuando están plantadas en parcelas mixtas, por lo que es recomendable que al momento de establecer proyectos de reforestación y de restauración de paisajes se tomen en cuenta qué especies se plantarán y el diseño en que se establecerán, de modo que se realice una asociación de especies para optimizar los objetivos de los proyectos.

En ocasiones, el número de árboles muestras es una fuente importante de sesgos en las estimaciones de biomasa, por lo que, entre mayor sea la muestra, mayor confiabilidad se obtendrá; así, en el presente estudio, hubo una muestra lo suficientemente representativa, sin embargo, cuando se categorizó por tratamientos, se concluyó que hubiese sido posible coleccionar más árboles.

Si bien los procesos estadísticos para las estimaciones de biomasa aérea y subterránea son diversos, cada proyecto debe ajustarse de acuerdo con sus objetivos. En este estudio, todos los modelos pertenecen a una regresión lineal simple, por lo que el desarrollo de modelos alométricos mediante otros métodos matemáticos podría mejorar los modelos para especies en tratamientos específicos.

## VIII. REFERENCIAS

- Acosta-Mireles, M., Vargas-Hernández, J., Velázquez-Martínez, A., & Etchevers-Barra, J. (2002). Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia*, 36, 725–736.  
<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30236610>
- Alongi, D. M., Clough, B. F., Dixon, P., & Tirendi, F. (2003). Nutrient partitioning and storage in arid-zone forests of the mangroves *Rhizophora stylosa* and *Avicennia marina*. *Trees - Structure and Function*, 17(1), 51–60.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-002-0206-2>
- Alverson, W. S., Whitlock, B. A., Nyffeler, R., Bayer, C., & Baum, D. A. (1999). Phylogeny of the Core Malvales: Evidence from NDHF Sequence Data. *American Journal of Botany*, 86(10), 1474–1486. <https://doi.org/10.2307/2656928>
- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., & Martinelli, L. A. (2010). Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260(5), 679–691.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.023>
- ANAM. (2003). *Informe Final de Resultados de la Cobertura Boscosa y Uso del Suelo de la Republica de Panamá: 1992–2000*. Autoridad Nacional del Ambiente, Panamá, República de Panamá.
- ANAM-ACP. (2006). *Monitoreo de la Cuenca Hidrográfica del Canal de Panamá*. <https://www.micanaldepanama.com/wp-content/uploads/2012/06/cobertura->

vegetal.pdf

- ANAM (Autoridad Nacional del Ambiente). (2011). Panamá. Segunda Comunicación Nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático. In *Livestock Research for Rural Development*.
- Andrade, H. J. (2007). *Growth and inter-specific interactions in young silvopastoral systems with native timber trees in the dry tropics of Costa Rica* [Tesis de doctorado]. CATIE - UWB.
- Araújo, T. M., Higuchi, N., & De Carvalho, J. A. (1999). Comparison of formulae for biomass content determination in a tropical rain forest site in the state of Pará, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 117(1–3), 43–52.  
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00470-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00470-8)
- Aristizábal, J. (2011). Desarrollo de modelos de biomasa aérea en sombríos de café (*Coffea arabica* L.) mediante datos simulados. *U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 14(1), 49–56.
- Asner, G. P., Mascaro, J., Muller-Landau, H. C., Vieilledent, G., Vaudry, R., Rasamoelina, M., Hall, J. S., & van Breugel, M. (2012). A universal airborne LiDAR approach for tropical forest carbon mapping. *Oecologia*, 168(4), 1147–1160.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-011-2165-z>
- Ballaré, C. L., Scopel, A. L., & Sánchez, R. A. (1997). Foraging for light: Photosensory ecology and agricultural implications. *Plant, Cell and Environment*, 20(6), 820–825.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-112.x>
- Batterman, S. A., Hall, J. S., Turner, B. L., Hedin, L. O., LaHaela Walter, J. K., Sheldon, P., & van Breugel, M. (2018). Phosphatase activity and nitrogen fixation reflect

- species differences, not nutrient trading or nutrient balance, across tropical rainforest trees. *Ecology Letters*, 21(10), 1486–1495. <https://doi.org/10.1111/ele.13129>
- Bohlman, S., & O'Brien, S. (2006). Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 123–136. <https://doi.org/10.1017/S0266467405003019>
- Brown, S. (1997). Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. In *FAO Forestry Paper* (Vol. 134). FAO Forestry Paper. <http://www.fao.org/docrep/W4095E/W4095E00.htm>
- Brown, S. (2002). Measuring carbon in forests: Current status and future challenges. *Environmental Pollution*, 116(3), 363–372. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00212-3](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00212-3)
- Central America Data. (2019). *Madera: Ventas regionales por \$139 millones - CentralAmericaData*. [https://www.centralamericadata.com/es/article/home/Madera\\_Ventas\\_regionales\\_por\\_139\\_millones](https://www.centralamericadata.com/es/article/home/Madera_Ventas_regionales_por_139_millones)
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. . Q., Eamus, D., Foister, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145, 87–99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005>
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W.,

- Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., ... Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Ciesla, W. M. (1996). *Cambio climático, bosques y ordenación forestal Una visión de conjunto*. FAO. <http://www.usis.usemb.se/biotech/tomatoes.html>
- Condit, R., Perez, R., & Daguerre, N. (2011). *Trees of Panama and Costa Rica*. Princeton University Press.
- Cunningham, S. C., Mac Nally, R., Baker, P. J., Cavagnaro, T. R., Beringer, J., Thomson, J. R., & Thompson, R. M. (2015). Balancing the environmental benefits of reforestation in agricultural regions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(4), 301–317. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.06.001>
- Daba, D. E., & Soromessa, T. (2019). Allometric equations for aboveground biomass estimation of *Diospyros abyssinica* (Hiern) F. White tree species Allometric equations. *Ecosystem Health and Sustainability*, 5, 86–97. <https://doi.org/10.1080/20964129.2019.1591169>
- Dahdouh-Guebas, F., Kairo, J. G., Bondt, R., & Koedam, N. (2007). Pneumatophore Height and Density in Relation to Micro- Topography in The Grey Mangrove *Avicennia marina*. *Royal Botanical Society of Belgium*, 140(2), 213–221.
- Dermott, A. (2013). *Los Bosques del “Progreso” Explotación forestal y régimen ambiental en Costa Rica: 1883-1955* (1a edición). Editorial Nuevas Perspectivas.
- Dietze, M. C., Wolosin, M. S., & Clark, J. S. (2008). Capturing diversity and interspecific variability in allometries: A hierarchical approach. *Forest Ecology and Management*, 256, 1939–1948. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.034>

- Douterlungne, D., Herrera-Gorocica, A. M., Ferguson, B. G., Siddique, I., & Soto-Pinto, L. (2013). Ecuaciones Alométricas para Estimar Biomasa y Carbono de Cuatro Especies Leñosas Neotropicales con Potencial para la Restauración. *Agrociencia*, 47, 385–397.
- Evans, J., & Turnbull, J. . (2004). Plantation Forestry in the Tropics: The Role, Silviculture, and Use of Planted Forests for Industrial, Social, Environmental, and Agroforestry Purposes. *International Forestry Review*, 7(2), 166–167.  
<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0149197095900039>
- Ewel, J. J., Celis, G., & Schreeg, L. (2015). Steeply Increasing Growth Differential Between Mixture and Monocultures of Tropical Trees. *Biotropica*, 47(2), 162–171.  
<https://doi.org/10.1111/btp.12190>
- FAO. (2000). *Global Forest Resources Assessment 2000*. Forestry and Agricultural Organization, Rome.
- FAO. (2010). *El Segundo Informe sobre El Estado de los Recursos Fitogenéticos Para La Alimentación Y La Agricultura En El Mundo*. Comisión de Recursos Genéticos para la Alimentación y la Agricultura Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación - Roma 2010.
- FAO. (2017). *Carbono Orgánico del Suelo: el potencial oculto*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura Roma, Italia.  
[www.fao.org/publications](http://www.fao.org/publications)
- FAO, & PNUMA. (2020). *El estado de los bosques del mundo 2020. Los bosques, la biodiversidad y las personas*. <https://doi.org/10.4060/ca8642es>
- Fleming, J. R. (2005). *Historical perspectives on climate change*. Oxford University

Press.

- Fonseca, W. G., Alice, F. G., & María Rey, J. (2009). Modelos para estimar la biomasa de especies nativas en plantaciones y bosques secundarios en la zona Caribe de Costa Rica. *Bosque*, 30(1), 36–47.
- Forrester, D., & Albrecht, A. (2014). Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 328, 94–102.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.026>
- Forrester, David I., Bauhus, J., Cowie, A. L., & Vanclay, J. K. (2006). Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen-fixing trees: A review. *Forest Ecology and Management*, 233(2–3), 211–230. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.012>
- Forrester, David I, & Pretzsch, H. (2015). Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.08.016>
- Forrester, David Ian, Benneter, A., Bouriaud, O., & Bauhus, U. (2016). Diversity and competition influence tree allometric relationships-developing functions for mixed-species forests. *British Ecological Society*, 105, 761–774.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12704>
- Forster, P., Ramaswamy, V., Artaxo, P., Berntsen, T., Betts, R., Fahey, D. W., Haywood, J., Lean, J., Lowe, D. C., Myhre, G., Nganga, J., Prinn, R., Raga, G., Schulz, M., & Dorland, R. Van. (2007). *Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing*. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel*

- on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Ma. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Francey, R. J., & Farquhar, G. D. (1982). An explanation of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  variations in tree rings. *Nature*, 297(5861), 28–31. <https://doi.org/10.1038/297028a0>
- Garver, R. D. (1947). National survey of the forest resources of the Republic of Panama. In *State Department, Washington, DC, USA* (p. 28). Washington, D.C., USA.
- Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41(4), 587–640. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1966.tb01624.x>
- Griess, V. C., & Knoke, T. (2011). Can native tree species plantations in Panama compete with Teak plantations? An economic estimation. *New Forests*, 41(1), 13–39. <https://doi.org/10.1007/s11056-010-9207-y>
- Guariguata, M. R., Rheingans, R., & Montagnini, F. (1995). Early Woody Invasion Under Tree Plantations in Costa Rica: Implications for Forest Restoration. *Restoration Ecology*, 3, 252–260.
- Hall, J. S., & Ashton, M. S. (2016). *Guide to early growth and survival in guide plantations of 64 tree species native to panama and the neotropics* (G. Iyer (ed.)). Institute Smithsonian Tropical Research.
- Hall, J. S., Ashton, M. S., Garen, E. J., & Jose, S. (2011). The ecology and ecosystem services of native trees: Implications for reforestation and land restoration in Mesoamerica. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1553–1557. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.011>
- Hall, J. S., Kirn, V., & Yanguas-Fernández, E. (2015). *Managing Watersheds for Ecosystem Services in the Steepland Neotropics*. Inter-American Development

Bank. <https://doi.org/10.18235/0000163>

- Hall, J. S., Plisinski, J. S., Mladinich, S. K., van Breugel, M., Lai, H. R., Asner, G. P., Walker, K., & Thompson, J. R. (2022). Deforestation scenarios show the importance of secondary forest for meeting Panama's carbon goals. *Landscape Ecology*, *37*(3), 673–694. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01379-4>
- Hassler, S. K., Zimmermann, B., van Breugel, M., Hall, J. S., & Elsenbeer, H. (2011). Recovery of saturated hydraulic conductivity under secondary succession on former pasture in the humid tropics. *Forest Ecology and Management*, *261*(10), 1634–1642. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.031>
- Heckadon-Moreno, S. (1984). *Panama's expanding cattle front: the Santeños campesinos and the colonization of forests*. [P.h.D Disertation] University of Essex. Colchester, UK.
- IPCC. (2007). *Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación de Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (I)*. IPCC.
- IPCC. (2014a). *Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático* (Equipo principal de Redacción, R. K. Pachauri, & L. A. Meyer (eds.)). IPCC, Ginebra, Suiza.
- IPCC. (2014b). *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In O. Edenhofer, R. Pichs-Madruga, Y. Sokona, E. Farahani, S. Kadner, K. Seyboth, A. Adler, I. Baum, S. Brunner, P. Eickemeier, B. Kriemann, J.

- Savolainen, S. Schlömer, C. von Stechow, T. Zwickel, & J. C. Minx (Eds.), *Climate Change 2014 Mitigation of Climate Change*. Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. <https://doi.org/10.1017/cbo9781107415416>
- IPCC. (2018). *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change*, (V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H. . Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P. . Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J. B. . Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M. . Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, & T. Waterfield (eds.)). In Press.
- Johnson, J. B., & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 19(2). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Kauffman, J. B., Hughes, R. F., & Heider, C. (2009). Carbon pool and biomass dynamics associated with deforestation, land use, and agricultural abandonment in the neotropics. *Ecological Applications*, 19(5), 1211–1222.
- Keeling, C. D. (1961). The concentration and isotopic abundances of atmospheric carbon dioxide in rural areas. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 24, 277–298. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(58\)90033-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(58)90033-4)
- Keeling, R. F., & Shertz, S. R. (1992). Seasonal and interannual variations in atmospheric oxygen and implications for the global carbon cycle. *Nature*, 358, 723–727.
- Kissinger, G., Herold, M., & De Sy, V. (2012). *Drivers of Deforestation and Forest Degradation: A Synthesis Report for REDD+ Policymakers*. Lexeme Consulting, Vancouver Canada, August 2012.

- Laband, D. N. (2013). The neglected stepchildren of forest-based ecosystem services: Cultural, spiritual, and aesthetic values. *Forest Policy and Economics*, 35, 39–44.  
<https://doi.org/10.1016/j.forpol.2013.06.006>
- Laclau, J. P., Bouillet, J. P., Gonçalves, J. L. M., Silva, E. V., Jourdan, C., Cunha, M. C. S., Moreira, M. R., Saint-André, L., Maquère, V., Nouvellon, Y., & Ranger, J. (2008). Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil. 1. Growth dynamics and aboveground net primary production. *Forest Ecology and Management*, 255(12), 3905–3917.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.049>
- Lambers, H., Stuart, F. C. I., & Pons, T. L. (2008). *Plant Physiological Ecology* (2nd ed., Vol. 82, Issue 3). Springer Science.
- Le Treut, H., Somerville, R., Cubasch, U., Ding, Y., Mauritzen, C., Mokssit, A., Peterson, T., & Prather, M. (2007). *Historical Overview of Climate Change*. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marq.] Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Lewis, S. L., Lopez-Gonzalez, G., Sonké, B., Affum-Baffoe, K., Baker, T. R., Ojo, L. O., Phillips, O. L., Reitsma, J. M., White, L., Comiskey, J. A., Djuikouo K, M. N., Ewango, C. E. N., Feldpausch, T. R., Hamilton, A. C., Gloor, M., Hart, T., Hladik, A., Lloyd, J., Lovett, J. C., ... Wöll, H. (2009). Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature*, 457(7232), 1003–1006.  
<https://doi.org/10.1038/nature07771>

- Ley N°24 “Por la cual se establecen incentivos y reglamenta la actividad de reforestación en la República de Panamá,” Gaceta Oficial 16 (1992).
- Litton, C. M., Raich, J. W., & Ryan, M. G. (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, *13*, 2089–2109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01420.x>
- Lines, E. ., Zavala, M. ., Purves, D. ., & Coomes, D. . (2012). Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, *21*, 1017– 1028.
- Liu, H., Zhao, P., Lu, P., Wang, Y. S., Lin, Y. B., & Rao, X. Q. (2008). Greenhouse gas fluxes from soils of different land-use types in a hilly area of South China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *124*(1–2), 125–135. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.09.002>
- Livesley, S. J., Mcpherson, E. G., & Calfapietra, C. (2016). The Urban Forest and Ecosystem Services: Impacts on Urban Water, Heat, and Pollution Cycles at the Tree, Street, and City Scale. *Journal of Environmental Quality*, *45*, 119–124. <https://doi.org/10.2134/jeq2015.11.0567>
- López, O. R. (2012). Introduced alien plant species in the Neotropics: the Panama case. *The Open Ecology Journal*, *5*, 84–89.
- Malhi, Y., & Grace, J. (2000). Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution*, *15*(8), 332–337. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01906-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01906-6)
- Marshall, A., McLaughlin, B. P., Zerr, C., Yanguas-Fernández, E., & Hall, J. S. (2020). Early indications of success rehabilitating an underperforming teak (*Tectona*

- grandis) plantation in Panama through enrichment planting. *New Forests*.  
<https://doi.org/10.1007/s11056-020-09801-6>
- Mayoral, C., Van Breugel, M., Cerezo, A., & Hall, J. S. (2017). Survival and growth of five Neotropical timber species in monocultures and mixtures. *Forest Ecology and Management*, *403*, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.002>
- Mayoral, C., van Breugel, M., Turner, B. L., Asner, G. P., Vaughn, N. R., & Hall, J. S. (2019). Effect of microsite quality and species composition on tree growth: A semi-empirical modeling approach. *Forest Ecology and Management*, *432*, 534–545.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.047>
- Meyrat, A. K. (2017). *Biología y Silvicultura de las especies de Dalbergia en América Central* (pp. 1–94). USA-Department of State, Forest Service, IP.
- MIAMBIENTE, ATP, CTP, STRI, NATURA, BID, & GEF. (2016). *Plan de acción para el desarrollo del turismo verde en áreas protegidas en la República de Panamá 2016-2026*. (p. 22).
- Miller, E., Dandois, J. P., Detto, M., & Hall, J. S. (2017). Drones as a tool for monoculture plantation assessment in the steep land tropics. *Forests*, *8*(5).  
<https://doi.org/10.3390/f8050168>
- Moncrieff, G. R., Lehmann, C. E. R., Schnitzler, J., Gambiza, J., Hiernaux, P., Ryan, C. M., Shackleton, C. M., Williams, R. J., & Higgins, S. I. (2014). Contrasting architecture of key African and Australian savanna tree taxa drives intercontinental structural divergence. *Global Ecology and Biogeography*, *23*(11), 1235–1244.  
<https://doi.org/10.1111/geb.12205>
- Mokany, K., Raison, J. R., & Prokushkin, A. S. . (2006). Critical analysis of root : shoot

- ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, *12*, 84–96.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x>
- Montagnini, F., & Sancho, F. (1990). Impacts of Native Trees on Tropical Soils: A Study in the Atlantic Lowlands of Costa Rica. In *Ambio* (Vol. 19, Issue 8). Springer on behalf of Royal Swedish Academy of Sciences. <http://www.jstor.org/stable/4313746>
- Montero, M. M., & Kanninen, M. (2002). Biomasa y Carbono en plantaciones de *Terminalia amazonia* en la zona Sur de Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana*, 50–55.
- Montero, M. M., & Kanninen, M. (2005). *Terminalia amazonia: ecología y silvicultura*. In *Informe Técnico no. 339*. CATIE.
- Montero, M. M., & Montagnini, F. (2005). Modelos alométricos para la estimación de biomasa de diez especies nativas en plantaciones en la región Atlántica de Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente*, *45*, 112–119.
- Mukuralinda, A., Kuyah, S., Ruzibiza, M., Ndoli, A., Nabahungu, N. L., & Muthuri, C. (2020). Allometric equations, wood density and partitioning of aboveground biomass in the arboretum of Ruhande, Rwanda. *Trees, Forests and People*, *3*, 100050. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2020.100050>
- Návar-Cháidez, J., de Jesús Rodríguez-Flores, F., & Domínguez-Calleros, P. A. (2013). Ecuaciones Alométricas Para Árboles Tropicales: Aplicación Al Inventario Forestal De Sinaloa, México. *Agronomía Mesoamericana*, *24*, 347–356.
- Neumann-Cosel, L., Zimmermann, B., Hall, J. S., van Breugel, M., & Elsenbeer, H. (2011). Soil carbon dynamics under young tropical secondary forests on former pastures-A case study from Panama. *Forest Ecology and Management*, *261*(10),

1625–1633. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.023>

Nichols, D. (1994). *Terminalia amazonia* (Gmel.) Exell: development of a native species for reforestation and agroforestry. *Commonwealth Forestry Review*, 73(1), 9–13.

Nichols, J. D., & Carpenter, F. L. (2006). Interplanting *Inga edulis* yields nitrogen benefits to *Terminalia amazonia*. *Forest Ecology and Management*, 233(2–3), 344–351. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.031>

NOAA. (2019, April 4). *What is the carbon cycle?*

<https://oceanservice.noaa.gov/facts/carbon-cycle.html>

Nogueira, F. C. B., Dobe, E. K., Silva Filho, J. B., & Rodrigues, L. S. (2021). Allometric equations to estimate aboveground biomass of *Dalbergia cearensis* species in the Brazilian seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 484(December 2020). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118920>

Ogden, F. L., Crouch, T. D., Stallard, R. F., & Hall, J. S. (2013). Effect of land cover and use on dry season river runoff, runoff efficiency, and peak storm runoff in the seasonal tropics of Central Panama. *Water Resources Research*, 49(12), 8443–8462. <https://doi.org/10.1002/2013WR013956>

ONU-REDD. (2015). *La superficie boscosa y la tasa de deforestación en Panamá Insumos para establecer datos oficiales a ser utilizados en las estadísticas nacionales , y para informar a convenciones y procesos internacionales*. Programa conjunto de las Naciones Unidas para la reducción de emisiones provenientes de deforestación y de degradación de los bosques en Panamá.

Ortiz, Á., Riascos, L., & Somarriba, E. (2008). Almacenamiento y tasas de fijación de biomasa y carbono en sistemas agroforestales de cacao (*Theobroma cacao*) y laurel

(*Cordia alliodora*). *Agroforestería En Las Américas*, 46, 26–29.

Pabon-Zamora, L., Bezaury, J., Leon, F., Gill, L., Stolton, S., Groves, A., Mitchell, S., & Dudley, N. (2008). Valorando la Naturaleza: Beneficios de las áreas protegidas. J. E. Arlington (Ed.), *Serie Guía Rápida* (p. 34). The Nature Conservancy.

Palacios, J. C. (2004). Desarrollo tecnológico en la Primera Revolución Industrial. *Revista de Historia*, 17, 93–109.

Pan, Y., Birdsey, A. R., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, E. P., Kurz, A. W., Phillips, L. O., Shvidenko, A., Lewis, L. S., Canadell, G. J., Ciais, P., Jackson, B. R., Pacala, W. S., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forest. *Science*, 333(6045), 988–993.  
<https://doi.org/10.1126/science.1204588>

Parresol, B. R. (1999). Assessing Tree and Stand Biomass: A Review with Examples and Critical Comparisons. *Foresf Science*, 45(4), 573–593.

Pérez, R. (2008). *Árboles de los Bosques del Canal de Panamá*. Smithsonian Tropical Research Institute. <https://research.si.edu/publication-details/?id=76969>

Paul, K. I., Roxburgh, S. H., England, J. R., Ritson, P., Hobbs, T., Brooksbank, K., John Raison, R., Larmour, J. S., Murphy, S., Norris, J., Neumann, C., Lewis, T., Jonson, J., Carter, J. L., McArthur, G., Barton, C., & Rose, B. (2013). Development and testing of allometric equations for estimating above-ground biomass of mixed-species environmental plantings. *Forest Ecology and Management*, 310, 483–494.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.054>

Pelletier, J., Ramankutty, N., & Potvin, C. (2011). Diagnosing the uncertainty and detectability of emission reductions for REDD + under current capabilities: An

example for Panama. *Environmental Research Letters*, 6(2).

<https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/2/024005>

Petit, B., & Montagnini, F. (2004). Growth equations and rotation ages of ten native tree species in mixed and pure plantations in the humid neotropics. *Forest Ecology and Management*, 199(2–3), 243–257. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.039>

Picard, N., Saint-André, L., & Henry, M. (2012). *Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles: Del trabajo de campo a la predicción*. Las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura y el Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.

Pittier, H. (1922). Botany-on species of *Dalbergia* of Mexico and Central America. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 54–65.

Ploton, P., Barbier, N., Momo, S. T., Rejou-Mechain, M., Boyemba Bosela, F., Chuyong, G., Dauby, G., Droissart, V., Fayolle, A., Calisto Goodman, R., Henry, M., Guy Kamdem, N., Katembo Mukirania, J., Kenfack, D., Libalah, M., Ngomanda, A., Rossi, V., Sonke, B., Texier, N., ... Pélissier, R. (2016). Closing a gap in tropical forest biomass estimation: Taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, 13(5), 1571–1585. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1571-2016>

Polzot, C. L. (2004). *Carbon Storage in Coffee Agroecosystems of Southern Costa Rica: Potential Applications for the Clean Development Mechanism* [Master's thesis, York University, Toronto, Ontario, Canada].

Poorter, H., Niklas, K. ., Reich, P. ., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012).

- Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of inter-specific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30–50.
- Pretzsch, H. (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327, 251–264. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2014.04.027>
- Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Kemmerer, J., & Uhl, E. (2018). Wood density reduced while wood volume growth accelerated in Central European forests since 1870. *Forest Ecology and Management*, 429, 589–616. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.07.045>
- Prévosto, B., Gavinet, J., Monnier, Y., Corbani, A., & Fernandez, C. (2016). Influence of neighbouring woody treatments on Mediterranean oak development in an experimental plantation: better form but weaker growth. *Forest Ecology and Management*, 362, 89–98. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.046>
- Quesada-Ávila, G., Turner, B. L., & Hall, J. S. (2021). No Evidence that the Valuable Timber Species, *Dalbergia Retusa*, Enhances Nutrient Cycling and Uptake by Neighboring Timber Species. *Journal of Sustainable Forestry*, 00(00), 1–13. <https://doi.org/10.1080/10549811.2021.1989700>
- Reed, J., van Vianen, J., Foli, S., Clendenning, J., Yang, K., MacDonald, M., Petrokofsky, G., Padoch, C., & Sunderland, T. (2017). Trees for life: The ecosystem service contribution of trees to food production and livelihoods in the tropics. *Forest Policy and Economics*, 84, 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2017.01.012>
- Román, F., De Liones, R., Sautu, A., Deago, J., & Hall, J. S. (2012). *Guía para la propagación de 120 especies de árboles nativos de Panamá y el neotrópico*.

Environmental Leadership and Training Initiative--ELTI, Yale School of Forestry & Environmental Studies.

RStudio Team. (2020). *Studio: Integrated Development Environment for R*. RStudio, PBC, Boston. <http://www.rstudio.com/>.

Rügnitz, M. T., Chacón, M. L., & Porro, R. (2009). *Guía para la Determinación de Carbono en Pequeñas Propiedades Rurales* (1st ed.). Centro Mundial Agroforestal (ICRAF) / Consórcio Iniciativa Amazónica (IA). [https://doi.org/ISBN: 978-92-9059-254-9](https://doi.org/ISBN:978-92-9059-254-9)

Schlegel, B., Gayoso, J., & Guerra, J. (2000). Medición de la capacidad de captura de carbono en bosques de Chile y promoción en el mercado mundial. In *Manual de Procedimientos Muestreos de Biomasa Forestal*.

Schulze, E. D., Wirth, C., & Heimann, M. (2000). Managing forests after Kyoto. In *Science* (Vol. 289, Issue 5487, pp. 2058–2059). <https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2058>

Segura, M., & Andrade, H. (2008). ¿Cómo construir modelos alométricos de volumen, biomasa o carbono de especies leñosas perennes?. How to develop biomass models of woody perennials species. *Agroforestería En Las Américas*, 46, 89–96. <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=orton.xis&B1=Buscar&formato=1&cantidad=50&expresion=ESTRATIFICACION>

Shukla, P. R., Skea, J., Slade, R., Diemen, R. van, Haughey, E., Malley, J., M. Pathak, & Pereira, J. P. (2019). Technical Summary, 2019. In P. R. Shukla, E. J. Skea, V. Calvo Buendía, H.-O. Masson-Delmotte, D. C. Pörtner, P. Roberts, R. Zhai, S.

- Slade, R. Connors, M. van Diemen, E. Ferrat, S. Haughey, S. Luz, M. Neogi, J. Pathak, J. Petzold, P. Portugal Pereira, E. Vyas, K. Huntley, ... J. M. Belkacemi (Eds.), *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*.
- Sinacore, K., Asbjornsen, H., Hernandez-Santana, V., & Hall, J. S. (2019). Drought differentially affects growth, transpiration, and water use efficiency of mixed and monospecific planted forests. *Forests*, *10*(2). <https://doi.org/10.3390/f10020153>
- Sinacore, K., Asbjornsen, H., Hernandez-Santana, V., & Hall, J. S. (2020). Differential and dynamic water regulation responses to El Niño for monospecific and mixed species planted forests. *Ecohydrology*, *June*, 1–14. <https://doi.org/10.1002/eco.2238>
- Sinacore, K., García, E. H., Howard, T., van Breugel, M., Lopez, O. R., Finkral, A. J., & Hall, J. S. (2022). Towards effective reforestation: growth and commercial value of four commonly planted tropical timber species on infertile soils in Panama. *New Forests*, *0123456789*. <https://doi.org/10.1007/s11056-022-09906-0>
- Sinacore, K., Hall, J. S., Potvin, C., Royo, A. A., Ducey, M. J., & Ashton, M. S. (2017). Unearthing the hidden world of roots: Root biomass and architecture differ among species within the same guild. *PLoS ONE*, *12*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185934>
- Špaèková, I., & Lepš, J. (2001). Procedure for separating the selection effect from other effects in diversity-productivity relationship. *Ecology Letters*, *4*(6), 585–594. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00277.x>
- Stanley, W. G., & Montagnini, F. (1999). Biomass and nutrient accumulation in pure and

- mixed plantations of indigenous tree species grown on poor soils in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 113, 91–103.
- Turner, B. L., & Engelbrecht, B. M. J. (2011). Soil organic phosphorus in lowland tropical rain forests. *Biogeochemistry*, 103(1), 297–315.  
<https://doi.org/10.1007/s10533-010-9466-x>
- van Breugel, M., Craven, D., Lai, H. R., Baillon, M., Turner, B. L., & Hall, J. S. (2019). Soil nutrients and dispersal limitation shape compositional variation in secondary tropical forests across multiple scales. *Journal of Ecology*, 107(2), 566–581.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13126>
- van Breugel, M., & Hall, J. S. (2008). *Diseño Experimental Proyecto Agua Salud Plantación de Especies Nativas Maderables (NTSP). Unpublished Typescript Report.*
- van Breugel, M., Hall, J. S., Craven, D., Bailon, M., Hernandez, A., Abbene, M., & Van Breugel, P. (2013). Succession of ephemeral secondary forests and their limited role for the conservation of floristic diversity in a human-modified tropical landscape. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082433>
- van Breugel, M. Van, Ransijn, J., Craven, D., Bongers, F., & Hall, J. S. (2011). Estimating carbon stock in secondary forests : Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.07.018>
- Vardeman, E., & Runk, J. V. (2020). Panama’s illegal rosewood logging boom from *Dalbergia retusa*. *Global Ecology and Conservation*, 23.  
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01098>

- Wishnie, M. H. H., Dent, D. H. H., Mariscal, E., Deago, J., Ceden, N., Ibarra, D., Condit, R., Cedeño, N., Ibarra, D., Condit, R., & Ashton, P. M. S. M. S. (2007). Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management*, 243(1), 39–49. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2007.02.001>
- Wright, S. J., & Samaniego, M. J. (2008). Historical, demographic, and economic correlates of land-use change in the Republic of Panama. *Ecology and Society*, 13(2). <https://doi.org/10.5751/ES-02459-130217>

**IX. ANEXOS****Anexo 1. Hornos de convección yamato DKN812**

**Anexo 2.** Horno de convección yamato DKN612



**Anexo 3.** Formulario de captura de datos de campo

Proyecto Modelos alométricos para especies nativas  
 U.P-AGUA SALUD-STRI  
**FORMULARIO DE BIOMASA AÉREA**

Fecha				Nombre			
Sitio		Parcela		Coordenadas			
N° de árbol		Especie					

**MEDIDAS ÁRBOL EN PIE**

N° de fuste	N°	N°	N°	N°		
DAP						
DB						

Altura l rama (m)								
Altura (m)	F1							
	F2							
	F3							
Diámetro de copa	N	NO	O	SO	S	SE	E	NE

Observaciones

<b>MEDIDAS DE ÁRBOL CORTADO</b>											
<b>MUESTRAS</b>											
Fuste 0				Fuste 1				Fuste 2			
	Diámetro	Peso Kg	Bolsas /correas		Diámetro	Peso Kg	Bolsas /correas		Diámetro	Peso Kg	Bolsas /correas
Troza 1				Troza 1				Troza 1			
Troza 2				Troza 2				Troza 2			
Troza 3				Troza 3				Troza 3			
Troza 4				Troza 4				Troza 4			
Troza 5				Troza 5				Troza 5			
Troza 6				Troza 6				Troza 6			
Troza 7				Troza 7				Troza 7			
Troza 8				Troza 8				Troza 8			
Troza 9				Troza 9				Troza 9			
Troza 10				Troza 10				Troza 10			
Troza 11				Troza 11				Troza 11			
Troza 12				Troza 12				Troza 12			

- 1 -/3 Fecha inicio: \_\_\_/\_\_\_/19 ... Fecha Final: \_\_\_/\_\_\_/19

Parcela \_\_\_ N° Árbol \_\_\_

<b>SUBMUESTRAS-FUSTE (RODAJAS)</b>											
<b>FUSTE 0</b>				<b>FUSTE 1</b>				<b>FUSTE 2</b>			
	Peso 1 Kg	Bolsa/ Sin Bolsa	Notas		Peso 1 Kg	Bolsa/ Sin Bolsa	Notas		Peso 1 Kg	Bolsa/S in Bolsa	Notas
Troza 1				Troza 1				Troza 1			
Troza 2				Troza 2				Troza 2			
Troza 3				Troza 3				Troza 3			
Troza 4				Troza 4				Troza 4			
Troza 5				Troza 5				Troza 5			
Troza 6				Troza 6				Troza 6			
Troza 7				Troza 7				Troza 7			
Troza 8				Troza 8				Troza 8			
Troza 9				Troza 9				Troza 9			
Troza 10				Troza 10				Troza 10			
Troza 11				Troza 11				Troza 11			

**RAMAS**

<b>MUESTRA</b>					<b>MUESTRA</b>					<b>MUESTRA</b>				
<b>PRIMARIAS</b>	Peso Total (Kg)	Bolsa (g)	Ganchos	Notas	<b>SECUNDARIAS</b>	Peso total (Kg)	Bolsa (g)	Ganchos	Notas	<b>TERCIARIA</b>	Peso total (Kg)	Bolsa (g)	Ganchos	Notas
	G1					G1					G1			
	G2					G2					G2			
	G3					G3					G3			
<b>SUBMUESTRA</b>					<b>SUBMUESTRA</b>					<b>SUBMUESTRA</b>				
Nº	Diámetro	Peso (g)	Bolsa (g)		Nº	Diámetro	Peso (g)	Bolsa (g)		Nº	Diámetro	Peso (g)	Bolsa (g)	
1					1					1				
2					2					2				
3					3					3				

<b>MUESTRA</b>					<b>MUESTRA</b>					Observaciones
<b>RAMITAS VERDES</b>	Peso Total (Kg)	Bolsa (g)	Notas		<b>RAMAS SECAS</b>	Peso Total (Kg)	Bolsa (g)	Notas		
	G1					G1				
	G2					G2				
	G3					G3				
<b>SUBMUESTRA</b>					<b>SUBMUESTRA</b>					
Nº	Peso (g)	Bolsa	Notas		Nº	Peso (g)	Bolsa	Notas		
1					1					
2					2					
3					3					

- 2 -/3 Fecha inicio: \_\_\_\_/\_\_\_\_/19 --- Fecha Final: \_\_\_\_/\_\_\_\_/19

Parcela \_\_\_\_ N° Árbol \_\_\_\_

**HOJAS**

MUESTRA				MUESTRA				MUESTRA						
HOJAS MADURAS	Peso total	Bolsa	Notas	HOJAS NUEVAS	Peso total	Bolsa	Notas	HOJAS SECAS	Peso total	Bolsa	Notas			
	(Kg)	(g)			(Kg)	(g)			(Kg)	(g)				
	G1					G1						G1		
	G2					G2						G2		
G3			G3			G3								
SUBMUESTRA				SUBMUESTRA				SUBMUESTRA						
Nº	Peso (g)	Bolsa (g)	Notas	Nº	Peso (g)	Bolsa (g)	Notas	Nº	Peso (g)	Bolsa (g)	Notas			
1				1				1						
2				2				2						
3				3				3						

**FRUTOS**

MUESTRA				MUESTRA				MUESTRA						
FRUTOS VERDES	Peso total	Bolsa	Notas	FRUTOS MADUROS	Peso total	Bolsa	Notas	FRUTOS SECOS	Peso total	Bolsa	Notas			
	(Kg)	(g)			(Kg)	(g)			(Kg)	(g)				
	G1					G1						G1		
	G2					G2						G2		
G3			G3			G3								
SUBMUESTRA				SUBMUESTRA				SUBMUESTRA						
Nº	Peso (g)	Bolsa (g)	Notas	Nº	Peso (g)	Bolsa (g)	Notas	Nº	Peso (g)	Bolsa (g)	Notas			
1				1				1						
2				2				2						
3				3				3						

**Arquitectura del árbol****CÓDIGOS**

- P: Parcela
- F: Fuste
- T: Troza
- SM: Submuestra
- RP: Ramas primarias
- RS: Ramas secundarias
- RT: Ramas terciarias
- RV: Ramas verdes
- RD: Ramas secas
- HM: Hojas maduras
- HN: Hojas nuevas
- HS: Hojas secas
- FV: Frutos verdes
- FM: Frutos maduros
- FS: Frutos Secos
- SB: Sin bolsa

- 3 -/3 Fecha inicio: \_\_\_\_/\_\_\_\_/19 ... Fecha Final: \_\_\_\_/\_\_\_\_/19

Parcela \_\_\_\_ Nº Árbol \_\_\_\_



**Anexo 5.** Modelo lineal con 10 entradas de variables aplicadas para multiespecies de tres especies de árboles nativos (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*) en Panamá. Valores calculados con base en 80 árboles cosechados en el proyecto Agua Salud

Posición	Número del modelo	Variables	Valor AIC
1	8	$(DB^2) + \ln(H) + \ln(WSG)$	38,36
2	7	$\ln(DB^2 + H)$	65,16
3	9	$\ln(DB^2 * H)$	99,16
4	10	$\ln(DAP^2 * H)$	121,94
5	3	$\ln(H)$	150,40
6	6	$\ln(DAP^2)$	167,97
7	5	$\ln(DB^2)$	188,32
8	1	$\ln(DB)$	188,32
9	2	$\ln(DAP)$	325,95
10	4	$\ln(WSG)$	338,45

**Anexo 6.** Ecuaciones alométricas para estimar biomasa aérea de las especies focales (*T. amazonia*, *D. retusa*, *P. quinata*) en sus tres tratamientos con solo la variable diámetro a la altura del pecho

Tratamiento	Ecuación	AIC	R2adj	SEE	Coeficientes		p	RSE	n
<i>T. amazonia</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	33.24	0.60	0.95	<i>a</i>	-1.01	0.53	1.54	9
					<i>b</i>	1.06	0.01	0.29	
<i>T. amazonia con P. quinata</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	3.68	0.98	0.17	<i>a</i>	-2.71	0.00	0.41	8
					<i>b</i>	1.38	0.00	0.07	
<i>T. amazonia con D. retusa</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	2.90	0.99	0.16	<i>a</i>	-2.36	0.00	0.27	8
					<i>b</i>	1.29	0.00	0.05	
<i>D. retusa</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	18.92	0.94	0.41	<i>a</i>	-1.08	0.01	0.34	11
					<i>b</i>	0.93	0.00	0.07	
<i>D. retusa con T. amazonia</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	11.57	0.96	0.27	<i>a</i>	-2.02	0.00	0.30	8
					<i>b</i>	1.22	0.00	0.09	
<i>D. retusa con P. quinata</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	26.48	0.82	0.70	<i>a</i>	-2.19	0.00	1.05	8
					<i>b</i>	1.23	0.00	0.23	
<i>P. quinata</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	16.04	0.96	0.37	<i>a</i>	-0.98	0.00	0.25	10
					<i>b</i>	0.82	0.00	0.05	
<i>P. quinata con T. amazonia</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	12.81	0.97	0.26	<i>a</i>	-1.73	0.00	0.29	8
					<i>b</i>	0.96	0.00	0.07	
<i>P. quinata con D. retusa</i>	$\ln(\beta a) = a + b \times \ln(\text{DAP}^2)$	21.12	0.94	0.47	<i>a</i>	-2.91	0.00	0.45	10
					<i>b</i>	1.19	0.00	0.10	

Todas las ecuaciones utilizan el modelo lineal y se realizó una regresión para evaluar cuáles eran las mejores variables que mejor se ajustaban a cada tratamiento.  $\beta a$ : Biomasa aérea; AIC: Criterio de Información de Akaike;  $R^2_{\text{adj}}$ : Coeficiente de determinación ajustado; SEE: Error estándar de la estimación; *a* y *b*: Parámetros estimados de la ecuación; p: significancia estadística; RSE: Error estándar de los residuales; n: Número de la muestra; DB: Diámetro basal (cm); H: Altura (m); DAP: Diámetro a la altura del pecho (cm).

**Anexo 7.** Mejores modelos seleccionados de acuerdo con el AIC, en el tratamiento *T. amazonia*. Menor valor de AIC indica que es el mejor modelo de entre los diez evaluados.

Posición	Número del modelo	Variables	Valor AIC
1	9	(DB <sup>2</sup> * H)	7,87
2	1	ln (DB)	8,41
3	5	ln (DB <sup>2</sup> )	8,41
4	7	ln (DB <sup>2</sup> + H)	14,46
5	8	(DB <sup>2</sup> ) + ln(H) + ln (WSG)	14,46
6	3	ln(H)	21,06
7	10	ln (DAP <sup>2</sup> * H)	30,27
8	6	ln (DAP <sup>2</sup> )	33,24
9	2	ln (DAP)	37,91
10	4	ln (WSG)	37,91

**Anexo 8.** Mejores modelos seleccionados de acuerdo con el AIC, en el tratamiento *D. retusa* monocultivo. Menor valor de AIC indica que es el mejor modelo de entre los diez evaluados.

Posición	Número del modelo	Variables	Valor AIC
1	9	$\ln (DB^2 \times H)$	4,38
2	7	$\ln (DB^2 + H)$	8,98
3	8	$\ln (DB^2) + \ln(H) + \ln (WSG)$	8,98
4	1	$\ln (DB)$	11,02
5	5	$\ln (DB^2)$	11,02
6	10	$\ln (DAP^2 \times H)$	12,53
7	3	$\ln(H)$	18,39
8	6	$\ln (DAP^2)$	18,92
9	2	$\ln (DAP)$	47,93
10	4	$\ln (WSG)$	47,93

**Anexo 9.** Mejores modelos seleccionados de acuerdo con el AIC, en el tratamiento *D. retusa* plantada con *P. quinata*. Menor valor de AIC indica que es el mejor modelo de entre los diez evaluados.

Posición	Número del modelo	Variables	Valor AIC
1	9	$\ln (DB^2 \times H)$	10,53
2	1	$\ln (DB)$	14,27
3	5	$\ln (DB^2)$	14,27
4	7	$\ln (DB^2 + H)$	19,63
5	8	$\ln (DB^2) + \ln(H) + \ln (WSG)$	19,63
6	10	$\ln (DAP^2 \times H)$	20,19
7	3	$\ln(H)$	21,49
8	6	$\ln (DAP^2)$	26,48
9	2	$\ln (DAP)$	33,06
10	4	$\ln (WSG)$	33,06

**Anexo 10.** Mejores modelos seleccionados de acuerdo con el AIC, en el tratamiento *D. retusa* plantada con *T. amazonia*. Menor valor de AIC indica que es el mejor modelo de entre los diez evaluados.

Posición	Número del modelo	Variables	Valor AIC
1	9	$\ln (DB^2 \times H)$	8,38
2	6	$\ln (DAP^2)$	11,57
3	1	$\ln (DB)$	13,58
4	5	$\ln (DB^2)$	13,58
5	10	$\ln (DAP^2 \times H)$	14,43
6	7	$\ln (DB^2 + H)$	17,62
7	8	$\ln (DB^2) + \ln(H) + \ln (WSG)$	17,62
8	3	$\ln(H)$	21,42
9	2	$\ln (DAP)$	33,06
10	4	$\ln (WSG)$	33,06