

UNIVERSIDAD NACIONAL
FACULTAD CIENCIAS DE LA TIERRA Y EL MAR
ESCUELA DE CIENCIAS AMBIENTALES

**EVALUACIÓN DEL CARBONO ALMACENADO EN LA
BIOMASA, NECROMASA Y CARBONO ORGÁNICO DEL
SUELO DE TRES DIFERENTES HÁBITATS EN LA
PENÍNSULA DE OSA, COSTA RICA**

Tesis para optar al grado de Licenciatura en
Ciencias Forestales con énfasis en Manejo Forestal

Presentada por:
Damián Felipe Sánchez Rodríguez

Heredia, Costa Rica
Diciembre, 2016

Hoja miembros del tribunal

Tesis de Grado presentada a la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ciencias Forestales con énfasis en Manejo Forestal

Tribunal examinador

Decano de la Facultad de Ciencias
de la Tierra y el Mar.

M. Sc. José Castro Solís
Representante de la dirección de la
Escuela de Ciencias Ambientales.

M. Sc. Albert Morera Beita
Tutor de tesis

Ing. Ruth Rodríguez Flores
Lectora de tesis

M. Sc. Federico Alice Guier
Lector de tesis

Damián Felipe Sánchez Rodríguez
Estudiante

Fecha:

Resumen

Los bosques desempeñan un papel importante en el ciclo global del carbono (C), poseen la capacidad para almacenar C en la vegetación y en el suelo, incorporándolo a su estructura por largos periodos. Esta investigación tiene como objetivo determinar y comparar el contenido de C asociado a la biomasa, necromasa y C almacenado en el suelo de tres hábitats, como herramienta de gestión del recurso forestal en los bosques tropicales de la Península de Osa. Se trabajó en tres parcelas permanentes de 10 000 m² (100x100m), designadas en bosques primarios de cima (BPC), ladera (BPL) y con influencia hídrica (BPIH) en el sector de Agua Buena, Reserva Forestal Golfo Dulce. Se identificó y midió el diámetro a la altura del pecho y las alturas de los árboles, palma y bejucos superiores a 10 cm de diámetro, para conocer su biomasa mediante ecuaciones alométricas y luego estimar el C. Además se realizó un muestreo aleatorio con submuestreo e igual número de repeticiones, para cuantificar la necromasa y madera muerta y comprobar el C almacenado en laboratorio. Se tomaron muestras de suelo a tres profundidades: 0 – 15 cm, 15 – 30 cm y 30 – 45 cm para determinar su C almacenado mediante el método de combustión seca. El BPC presentó las mayores reservas de C en la biomasa aérea en los árboles con 245.09 Mg/ha, seguido del hábitat de BPL con 222.57 Mg/ha y el BPIH con 175.65 Mg/ha, principalmente concentrada en las familias Fabaceae, Meliaceae y Myristicaceae en cada sitio. Los más altos contenidos de C asociados al mantillo se encontraron en la necromasa fina y gruesa del BPC con 0.75 Mg/ha y 0.95 Mg/ha respectivamente, luego el BPL con 0.65 Mg/ha y 0.54 Mg/ha y por último el BPIH con 0.49 Mg/ha y 0.41 Mg/ha. Los valores de C en la madera muerta fina y gruesa fueron superiores en el BPC con 2.24 Mg/ha y 26.79 Mg/ha respectivamente, seguido del BPL con 1.81 Mg/ha y 5.17 Mg/ha; y el BPIH con 1.07 Mg/ha y 4.38 Mg/ha, donde se registró este componente como el más variable en los bosques estudiados. Las mayores reservas de C orgánico del suelo se encontraron en el BPL, seguido del BPC y BPIH, donde incrementa el C presente, en cuanto aumenta la profundidad del suelo. Se plantearon escenarios forestales para simular las posibilidades de manejo de los bosques en función de la silvicultura del C y se observó que es posible obtener mejores ingresos económicos al aprovechar la masa forestal en pie y caída, además que se contribuye con la dinámica del ciclo del C presente para favorecer un balance positivo del C.

Dedicatoria

**A Dios quien me ha dado todo y me permitió conocer los maravillosos bosques de la
Península de Osa**

**A Dios y a la Virgen, quienes me acompañaron en todas las giras y me resguardaron
para salir adelante con el trabajo.**

A mi familia y seres queridos por su amor, apoyo y paciencia durante todo el trabajo.

A mi abuelito que me mira desde el cielo.

Agradecimientos

Al M.Sc. Albert Morera Beita (el roco) quién se desempeñó como profesor, consejero y amigo, para que yo asumiera los retos y desarrollara esta investigación; en especial por creer en mí, por su dedicación y gran apoyo en la parte logística, financiera, académica y profesional.

A la Ing. Ruth Rodríguez Flores quien a pesar de las circunstancias realizó acertados comentarios, por su colaboración desinteresada y por brindarme su confianza para sobrellevar el trabajo de campo y de laboratorio.

Al M. Sc. Federico Alice Guier por su colaboración, que a pesar de la distancia y responsabilidades con sus estudios doctorales, asistió y aportó para poder culminar esta meta.

A mi novia, compañera y amiga Hazel Mora Aparicio por su enorme apoyo, comprensión, paciencia, y amor durante todo el proceso en los muestreos de campo y análisis de laboratorio. En especial por aconsejarme y decirme esas palabras que me podían reanimar para seguir adelante.

Al Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada por ser la plataforma necesaria para realizar la investigación y muy particularmente al Ing. Alejandro Jiménez Fonseca (Milpa), Ing. Guillem Crespo Cepas (El Pollo), Javier Rodríguez (Naranja) y a todos los estudiantes que contribuyeron conmigo en el trabajo de campo.

Índice General	Pág.
1. Introducción.....	1
1.1. Antecedentes	1
1.2. Justificación.....	2
2. Objetivos.....	4
2.1. General	4
2.2. Específicos	4
3. Marco teórico.....	5
3.1. Bosques y cambio climático.....	5
3.2. Biomasa forestal.....	5
3.3. Métodos para estimar el contenido de biomasa	6
3.4. Materia orgánica del suelo	6
3.5. Ciclo del carbono	7
3.6. Carbono en el suelo.....	8
3.7. Métodos para determinar el carbono orgánico en el suelo.....	8
3.8. Silvicultura asociada a la productividad del bosque	9
4. Marco metodológico.....	10
4.1. Caracterización del área de estudio.....	10
4.2. Selección de los hábitats	12
4.3. Diseño de muestreo	12
4.4. Establecimiento de las parcelas permanentes de muestreo	13
4.5. Recopilación de la información de la biomasa aérea	13
4.6. Estimación de la biomasa aérea por métodos indirectos.....	13
4.7. Estimación de la biomasa del sistema radicular por métodos indirectos	16
4.8. Muestreo de necromasa.....	16
4.9. Determinación de la necromasa	18
4.9.1. Mantillo.....	18
4.9.2. Madera muerta	18
4.10. Cálculo del contenido de carbono de la biomasa	20
4.11. Parámetros del suelo	20
4.11.1. Densidad aparente	20
4.11.2. Carbono orgánico del suelo.....	21
4.12. Análisis de la información	21
4.12.1. Índice de importancia familiar	21
4.12.2. Índice de valor de importancia.....	22
4.12.3. Criterios estructurales.....	22
4.12.4. Evaluación del estado fitosociológico.....	23

4.12.5.	Procesamiento de datos	24
4.12.6.	Escenarios forestales de carbono	25
5.	Resultados y Discusión	26
5.1.	Estimación del carbono en la biomasa	26
5.1.1.	Caracterización de la vegetación	26
5.1.1.1.	Riqueza.....	26
5.1.1.2.	Índice de Valor de Importancia Familiar	28
5.1.1.3.	Índice de Valor de Importancia.....	30
5.1.2.	Biomasa y carbono de los bosques	33
5.1.2.1.	Depósitos de carbono en la biomasa aérea.....	33
5.1.2.2.	Distribución del carbono según estructura horizontal.....	36
5.1.2.3.	Distribución del carbono según estructura vertical.....	39
5.1.2.4.	Depósitos de carbono en la biomasa del sistema radicular	42
5.2.	Determinación del carbono en la necromasa.....	43
5.2.1.	Existencias de carbono asociado al mantillo	43
5.2.2.	Existencias de carbono asociado a la madera muerta.....	47
5.2.3.	Correlación de los componentes de la necromasa.....	50
5.3.	Cuantificación del carbono orgánico del suelo	52
5.3.1.	Contenido de carbono en el suelo.....	52
5.3.2.	Existencias de carbono a nivel de hábitat.....	57
5.4.	Análisis silvicultural de las reservas de carbono.....	58
6.	Conclusiones.....	68
7.	Recomendaciones.....	70
8.	Bibliografía.....	71
9.	Apéndices.....	90

Índice de cuadros	Pág
Cuadro 1. Variables recomendadas para el modelo propuesto por Goodman <i>et al.</i> (2013) según las diferentes especies para estimar la biomasa aérea de palmas.	15
Cuadro 2. Fracción de masa seca de nueve especies muestreadas según Goodman <i>et al.</i> (2013).....	15
Cuadro 3. Tamaño e intensidad de muestreo por componente evaluado de la necromasa en cada hábitat de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.	17
Cuadro 4. Clasificación de las variables silviculturales evaluadas según Synnott (1991) para conocer el estado fitosociológico en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	24
Cuadro 5. Clasificación del número de individuos por forma de vida encontrados en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.	26
Cuadro 6. Familias más importantes según el Índice de valor de importancia familiar (IVIF) en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.	29
Cuadro 7. Especies más importantes según el Índice de valor de importancia (IVI) en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.	32
Cuadro 8. Distribución de los individuos por forma de vida según clase diamétrica, abundancia y contenido de carbono en cada hábitat evaluado de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	39
Cuadro 9. Distribución de los individuos por forma de vida según estrato, abundancia y contenido de carbono en cada hábitat evaluado de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	41
Cuadro 10. Contenido de carbono de la biomasa del sistema radicular según forma de vida, abundancia y contenido de carbono en cada hábitat evaluado de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	43
Cuadro 11. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para el componente de necromasa fina, en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	45
Cuadro 12. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para el componente de necromasa gruesa, en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	46
Cuadro 13. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para la madera fina (MF) y gruesa (MG), en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	49

Cuadro 14. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para tres profundidades, en los hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.	55
Cuadro 15. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para cada bosque según profundidad, en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	56
Cuadro 16. Contenido de carbono total para cada hábitat evaluado según los diferentes componentes analizados en los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	57
Cuadro 17. Distribución de la abundancia, área basal, volumen, carbono aéreo y radicular según uso de mercado y clase diamétrica en los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	60

Índice de figuras	Pág
Figura 1. Ciclo del carbono (FAO 2007).....	8
Figura 2. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo (PPM), Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Rincón, Península de Osa.	11
Figura 3. Diseño y distribución de las subparcelas en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	13
Figura 4. Diseño de las subparcelas utilizadas para obtener las muestras de necromasa. Donde a: área de estudio de la madera muerta gruesa, b: área de estudio de la madera muerta fina, c: área de estudio de la necromasa gruesa, d: área de estudio de la necromasa fina.	17
Figura 5. Diversidad florística según familias, géneros y especies encontradas en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.	28
Figura 6. Índice de valor de importancia de las diez especies de mayor relevancia, evaluadas en los tres hábitats valorados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.	31
Figura 7. Distribución (%) de la abundancia y su equivalente en carbono, según las familias con mayor concentración de carbono, encontradas en cada hábitat evaluado de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	35
Figura 8. Distribución del contenido de carbono (Mg/ha) por clase diamétrica para los individuos ≥ 10 cm de DAP en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	37
Figura 9. Distribución del contenido de carbono por estrato (inferior, medio y superior) en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	40
Figura 10. Distribución del carbono (Mg/ha) para la necromasa fina en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	44
Figura 11. Distribución del carbono (Mg/ha) para la necromasa gruesa en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	46
Figura 12. Distribución del carbono (Mg/ha) para la madera fina en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	47
Figura 13. Distribución del carbono (Mg/ha) para la madera gruesa en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.....	48

- Figura 14. Relación entre los diferentes componentes de la necromasa en el BPIH de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. Donde NF: necromasa fina, NG: necromasa gruesa, MF: madera fina, MG: madera gruesa, r : coeficiente de correlación de Spearman. 51
- Figura 15. Distribución del carbono orgánico del suelo (Mg/ha) para tres profundidades en los hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. 53
- Figura 16. Comparación del carbono orgánico del suelo (Mg/ha) para tres profundidades en los hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. Los puntos representan la mediana, y las líneas verticales, el error estándar. 54
- Figura 17. Carbono presente en los individuos superiores (≥ 60 cm) e inferiores (< 60 cm) al diámetro mínimo de corta, según su uso de mercado para los bosques primarios en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. 61
- Figura 18. Abundancia de los individuos según categorías de fuste, copa e iluminación en bosques primarios en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. 63
- Figura 19. Distribución de las reservas de carbono según potencial productivo en tres escenarios forestales de bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. 65

1. Introducción

1.1. Antecedentes

Los bosques desempeñan un papel importante en el ciclo global del carbono (C) (Denman *et al.* 2007), poseen la capacidad para almacenar C en la vegetación y en el suelo, incorporándolo a su estructura por largos periodos (González 2006). Estos constituyen una alternativa para contrarrestar el CO₂ atmosférico, mediante el intercambio de carbono con la atmósfera, a través del proceso fotosintético y la respiración (Gasparri y Manghi 2004). De esta manera, es relevante entender que el carbono es un elemento que se encuentra contenido en los diversos tipos de biomasa y es expresado como toda materia orgánica viva o muerta generada a partir de un proceso biológico (IPCC 2001).

Los bosques tropicales son un recurso natural muy valioso, con alto valor económico y esenciales en el ciclo global del carbono, donde cerca de la mitad del carbono (C) mundial se encuentra almacenado en la biomasa de estos y el 14% del C mundial del suelo se halla en sus suelos (IPCC 2000). Este tipo de ecosistemas tropicales alberga el mantillo, el cual se compone de restos de tallos, ramas, hojas, flores y frutos, situados en la superficie del suelo, cuyos componentes originan la mineralización y humificación a través de la descomposición (Arreaga 2002); en esta se liberan elementos nutritivos que se incorporan al suelo para ser nuevamente utilizados por las plantas (Laossi *et al.* 2008). En este proceso, es posible interpretar la transformación de la materia orgánica en la hojarasca como la formación de carbono orgánico del suelo (COS) (Arreaga 2002). Los depósitos de COS naturales significan un balance dinámico entre la absorción de material vegetal muerto (necromasa) y la pérdida por mineralización (FAO 2002), existiendo la necromasa como una gran porción de la biomasa y de los nutrientes del ecosistema (Clark *et al.* 2002, Baker *et al.* 2007, Chao *et al.* 2009). Entre los materiales que conforman la necromasa se encuentra la madera muerta, componente integral del ciclo del carbono en los bosques (Kurz y Apps 1993, Bond-Lamberty *et al.* 2003). Asimismo, es un recurso que constituye una fuente potencialmente grande de dióxido de carbono (CO₂) (Hagemann 2010) y un reservorio a mediano y largo plazo (Kueppers *et al.* 2004, Boulanger y Sirois 2006), sin contar los múltiples servicios que ofrece a los seres vivos del bosque.

Los diferentes depósitos antes mencionados son fundamentales en el ciclo del carbono que los bosques albergan. Al conocer las cantidades almacenadas, se posibilita una adecuada

gestión de los recursos forestales mediante el manejo responsable (Ruiz 2011) y se garantiza la permanencia de estos.

1.2. Justificación

Los ecosistemas terrestres almacenan cerca de 2 100 Gt¹C en hojarasca, materia orgánica del suelo y organismos vivos, lo cual equivale aproximadamente al triple del que se encuentra presente en la atmósfera. En los distintos tipos de ecosistemas se acumulan diferentes cantidades de C dependiendo de la variabilidad de sus especies, el tipo de suelo, el clima y otras características específicas (Trumper *et al.* 2009). Los ecosistemas forestales se caracterizan por almacenar C en la biomasa aérea, según la composición florística, la edad y densidad de la población de cada estrato por comunidad vegetal (Schulze *et al.* 2000).

En los últimos años, los bosques tropicales han sobresalido como punto de interés para investigar el cambio climático, debido a que combinan altas tasas de fijación de C con gran área disponible (Vaccaro *et al.* 2003). Además, contienen más C por unidad de superficie que cualquier otro tipo de uso del suelo y sus suelos albergan cerca del 40% del total del C, de manera que resulta fundamental su consideración en el manejo de los bosques (Lettens *et al.* 2005, Correa *et al.* 2012). Según Arnaldos *et al.* (2004), los bosques tropicales mantienen componentes importantes como el mantillo y la madera muerta, reservorios de C que se acumulan en la mayoría de los casos, por las tasas de producción de cada tipo de comunidad vegetal y las tasas de mineralización o descomposición.

A pesar de que los ecosistemas forestales compensan uno de los gases de efecto invernadero más perjudiciales que se acumulan en la atmósfera (Kauffman *et al.* 2009), el incremento en la concentración de CO₂, perturba la fisiología y el desarrollo de la vegetación, particularmente las especies de árboles, repercutiendo los procesos biológicos y niveles de ordenación, desde los más simples (molecular) hasta el ecosistema (Larcher 1995). Esto ocasiona que en un hábitat las especies desarrollen diferentes adaptaciones (Larcher 1995) y puede reflejar cambios en los contenidos de C para cada uno de los componentes de un bosque.

Ante esta perspectiva, generar información resulta esencial para la toma de decisiones futuras, ya que el conocimiento del contenido de C en los distintos tipos de biomasa, es de

¹Gt: Gigatonelada = 10¹⁵ g

utilidad para comprender el ciclo y cómo el ser humano ocasiona la disminución de C en los diferentes reservorios de los ecosistemas terrestres (Mendiara 2012). Asimismo, el conocimiento actual de las cantidades de C almacenado en los distintos tipos de suelo es limitado (UNEP y WCMC 2011) y estudios realizados por la FAO (2001) demuestran que el 68,8% del carbono orgánico de la biosfera se encuentra en el suelo. Sin embargo, el C puede cambiar dependiendo del uso y manejo que se efectúe en el suelo (Lal 1997). De esta manera, resulta fundamental tener una idea de la capacidad de almacenamiento, liberación o neutralidad del C en los mismos (Lugo y Brown 1992), con el fin de proponer alternativas que contribuyan al manejo forestal en sitios que tienen cobertura. Según Nasi *et al.* (2012), un sistema de manejo de usos múltiples que integre el adecuado aprovechamiento y la conservación de áreas protegidas, representaría una opción para capturar más C que el manejo de uso único.

Finalmente, el manejo óptimo del bosque implica la ejecución de cualquier actividad que conlleve a mantener un balance positivo de C (mayor absorción que emisión) (Orellana *et al.* 2012). Además, el manejo resalta como el principal método mediante el cual el C atmosférico puede ser capturado (Segura y Kanninen 2002).

Esta investigación pretende establecer una línea base y llenar vacíos de información sobre el contenido de C en los bosques tropicales del suroeste del país, en los componentes de la biomasa aérea, el mantillo, la madera muerta, el COS y establecer pautas que permitan relacionarlos según hábitat. De esta manera, se pretende establecer un precedente para futuras investigaciones sobre aspectos ecológicos de los ecosistemas forestales. Asimismo, trata de plantear escenarios para realizar estudios de comparación con la vegetación y el C, con el fin de comprender los cambios y adaptaciones de los ecosistemas, así como proponer futuras decisiones sobre el manejo del recurso forestal.

2. Objetivos

2.1. General

Determinar y comparar el contenido de carbono asociado a la biomasa, necromasa y carbono almacenado en el suelo de tres diferentes hábitats, como herramienta de gestión del recurso forestal en los bosques tropicales de la Península de Osa, Costa Rica.

2.2. Específicos

1. Estimar el contenido de carbono almacenado en la biomasa de los fustales, palmas y bejucos presentes en cada hábitat.
2. Determinar el carbono que aporta la necromasa como el mantillo y la madera muerta sobre el suelo en los tres diferentes hábitats evaluados.
3. Cuantificar el carbono orgánico almacenado en el suelo en los tres diferentes hábitats evaluados.
4. Proponer tres escenarios sobre el manejo del recurso forestal en función de la silvicultura del carbono.

3. Marco teórico

3.1. Bosques y cambio climático

Los bosques cumplen una función elemental en el ciclo global del carbono y son valorados a nivel mundial por los servicios que brindan a la sociedad (Nabuurs *et al.* 2007). Sin embargo, entre el período 2000-2010 alrededor de 13 millones de hectáreas de bosque se transformaron a otros usos o se perdieron por causas naturales cada año. Asimismo, existe un aproximado de 850 millones de hectáreas de bosques degradados en el mundo, que podrían restaurarse para contribuir a mitigar el cambio climático y la adaptación a sus efectos (FAO 2010).

Los ecosistemas forestales albergan el mayor contenido de C de todos los ecosistemas terrestres (Sabine *et al.* 2004) y proporcionan una gran variedad de beneficios naturales. Sin embargo, requieren una comprensión del papel actual y potencial de las emisiones futuras del carbono forestal y el secuestro de bosques manejados y no manejados (Nabuurs *et al.* 2007).

Debido a que los bosques tienen gran capacidad para captar y almacenar el C, constituyen una de las maneras más efectivas y económicas para remover el C de la atmósfera a través del manejo sostenible de los bosques. En estos ecosistemas se encuentran los árboles y otras plantas que a medida que crecen, remueven importantes cantidades de CO₂ de la atmósfera y almacenan el C en la biomasa de las hojas, flores, frutos, ramas, tallos y raíces (Walker *et al.* 2011).

3.2. Biomasa forestal

La biomasa es la materia orgánica originada de un proceso biológico, que existe en un determinado ecosistema forestal por encima y por debajo del suelo, la cual por lo general se consume a un ritmo inferior o igual al que se produce (Nogués 2010). Es frecuente clasificarla en varios componentes, resaltando los más particulares: fuste, ramas, hojas, corteza, raíces, madera caída y hojarasca (Schlegel *et al.* 2001).

Los bosques tropicales mantienen importantes contenidos de biomasa y juegan un rol vital en el ciclo global del carbono variando según el uso al que han sido sometidos. Sin

embargo, la proporción absoluta y los determinantes ambientales en los componentes de la biomasa de los bosques tropicales son poco conocidos (Malhi *et al.* 2006).

La biomasa forestal se ha transformado en un importante tema de estudio debido a que existen intereses industriales, energéticos y ambientales (función en el ciclo global de carbono) (Merino *et al.* 2003). Asimismo, a partir de la biomasa forestal, es factible calcular la concentración de C en la vegetación y por consiguiente se pueden efectuar estimaciones sobre la cantidad de CO₂ que ingresa a la atmósfera cada vez que se tala o se quema un bosque. Finalmente, permite establecer comparaciones entre las características estructurales y funcionales de un ecosistema forestal (Álvarez 2008, Vidal *et al.* 2003).

3.3. Métodos para estimar el contenido de biomasa

El cálculo de la biomasa es la fase inicial para evaluar la productividad de los ecosistemas y el aporte de los bosques tropicales en el ciclo global del carbono (Álvarez 2008, Castañeda *et al.* 2005). Según Brown (1997) existen dos métodos, los cuales se resumen como:

- a. *Métodos directos*: este procedimiento se basa en cortar un árbol y determinar el contenido de biomasa pesando directamente cada uno de sus componentes (raíz, fuste, ramas, hojas) (Klinge y Herrera 1983, Araujo *et al.* 1999).
- b. *Métodos indirectos*: se realizan a través de ecuaciones alométricas y modelos matemáticos, para conocer el C del bosque sin la necesidad de derribar los árboles, relacionando la biomasa del árbol con sus dimensiones en pie (Acosta *et al.* 2002).

3.4. Materia orgánica del suelo

La materia orgánica del suelo (MOS) es un indicador de la calidad del suelo, beneficia las propiedades físicas del mismo y actúa como reserva de nutrientes (Varvel *et al.* 1994). Está constituida por una serie de residuos provenientes de animales, plantas y microorganismos en diferentes grados de descomposición, así como heteropolímeros orgánicos asociados con la parte inorgánica de los perfiles del suelo (Christensen 1996, Mendiara 2012). Según Stevenson y Cole (1999), se reconocen algunos componentes de la MOS como biomasa de la fauna, biomasa microbiana, fracción liviana, aportes de las plantas bajo el suelo, humus estable y sustancias orgánicas solubles en agua.

Muñoz (2006) asevera que el contenido y calidad de los residuos de origen vegetal, son un constituyente esencial para los procesos de humificación en los diferentes ecosistemas alrededor del mundo y en la formación de la MOS. La materia orgánica del suelo es posible dividirla de acuerdo con su dinámica regulada por procesos biológicos, físicos o químicos y tiempo de recambio en tres partes: fracción activa (entre 2 y 4 años), fracción lenta (de 20 a 50 años) y fracción pasiva (entre 800 y 1200 años) (Parton *et al.* 1987, Wander 2004).

3.5. Ciclo del carbono

El carbono es la unidad principal de la vida en el planeta, cumpliendo un ciclo esencial para el desarrollo de todos los organismos. Este elemento se acumula en depósitos como los océanos que almacenan la mayor cantidad (38 000 Gt), seguido por el suelo (15 000 Gt), la atmósfera (750 Gt) y las plantas (560 Gt), y circula activamente entre los mismos (FAO 2002).

El ciclo del C inicia con la fijación del carbono inorgánico disponible en la atmósfera, originado por causas antrópicas, incendios, erupciones volcánicas y respiración de los seres vivos (figura 1). Durante el proceso es transformado, mediante la fotosíntesis que cumplen las plantas y algunos microorganismos, en C orgánico (Valtueña 2002). En esta fase, el CO₂ y el agua reaccionan para formar carbohidratos y liberar oxígeno que pasa a estar disponible en la atmósfera. La planta obtiene energía debido al consumo de algunos carbohidratos y mediante las hojas o raíces libera anhídrido carbónico. Simultáneamente, una parte es consumida por animales, que de igual manera liberan CO₂ en sus funciones metabólicas. Finalizando el ciclo, una vez muertas las plantas y los animales, son descompuestos por microorganismos presentes en el suelo, ocasionando que el C de sus tejidos se oxide en Anhídrido carbónico y regrese a la atmósfera, iniciándose nuevamente el ciclo (Polzot 2004, Orellana *et al.* 2012).

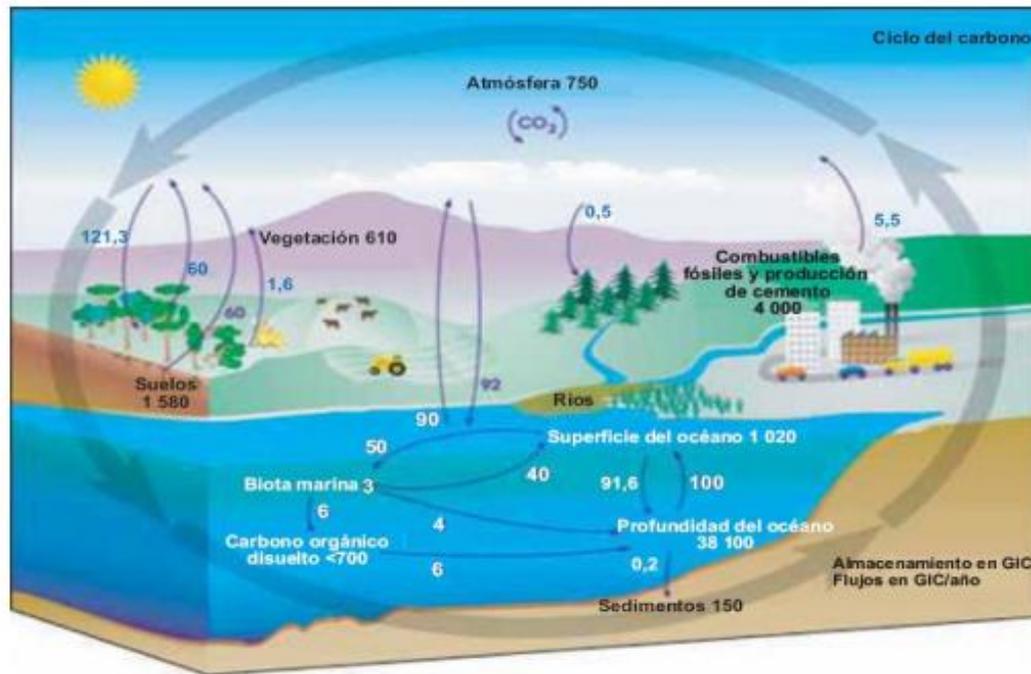


Figura 1. Ciclo del carbono (FAO 2007).

3.6. Carbono en el suelo

El carbono en el suelo es posible encontrarlo de dos formas: de manera orgánica e inorgánica. En su mayoría se encuentra como carbonatos minerales primarios del material parental o secundarios pedogénicos, los cuales originan la formación del suelo. Sin embargo, la disponibilidad del C en el suelo mineral, se ve altamente afectada por la biomasa aérea y factores como la densidad aparente, textura, profundidad, procesos de lixiviación y erosión o mineralización del suelo (IPCC 2006).

El carbono orgánico es la base para realizar los estudios de C en el suelo (Lagos y Vanegas 2003). Este representa el equilibrio entre la dinámica de la absorción del material inerte de las plantas y la pérdida por mineralización (FAO 2002). Además, cumplen una función primordial por medio de la respiración microbiana del suelo y favorecen el flujo anual de CO_2 hacia la atmósfera (Schlesinger 1995). En este sentido, el aumento y estabilización del C orgánico del suelo es una opción importante para mejorar la captura de C terrestre (Sollins *et al.* 2007).

3.7. Métodos para determinar el carbono orgánico en el suelo

Según Nelson y Sommers (1996) se utilizan varios métodos para determinar el contenido de carbono en los suelos. Existen los basados en la oxidación húmeda, como la dicromatometría clásica y los autoanalizadores (CHNS / O). Además, se encuentran los

métodos de combustión húmeda, los cuales son los más accesibles a pesar del uso de reactivos tóxicos (Pimentel *et al.* 2006) y el método de combustión seca. Este último se realiza mediante dispositivos automatizados (Análisis elemental CHNS / O) que permiten realizar determinaciones rápidas y fiables, aunque el costo de cada determinación es mayor que el de combustión húmeda (Segnini *et al.* 2008).

Los diferentes métodos tienen sus ventajas y limitaciones, sin embargo poseen distintas relaciones con la textura del suelo y la mineralogía (Zinn *et al.* 2007). Asimismo, la eficiencia de la recuperación del carbono por los múltiples métodos depende del tipo de sustrato que comprende la materia orgánica (Conyers *et al.* 2011, Carmo y Silva 2012), de manera que aún no existe un consenso para utilizar un método común (Hiromi *et al.* 2014).

3.8. Silvicultura asociada a la productividad del bosque

La silvicultura es el arte de manejar y producir un bosque por medio de la aplicación de técnicas y tratamientos. Involucra la biología y las interacciones ecológicas de las especies, con el fin de obtener utilidades sostenidas u otros beneficios de los árboles de futura cosecha (Ordóñez 2008) y es una de las prácticas más antiguas para mejorar la producción del bosque. Esta enlaza la ecología del ecosistema forestal, las carencias de manejo y el valor económico del recurso, para realizar un mejor uso de la masa forestal, implicando una serie de conocimientos ecológicos para manipular el bosque y las diferentes especies según su objetivo (Louman *et al.* 2001).

La silvicultura destaca por su papel en la actividad forestal, ya que sin una apropiada silvicultura, difícilmente se alcanzaría la ordenación forestal sostenible (FAO 1995). Sin embargo, esta práctica afronta algunos obstáculos en los países tropicales, porque se mantiene la extracción selectiva. Esta acción ha sido evidenciada al aprovechar el recurso de mayor valor, sin considerar las repercusiones para el futuro crecimiento y regeneración de los árboles no aprovechados, así como la permanencia de árboles deseables como fuentes semilleras (Fredericksen *et al.* 2001).

Según Sist y Ferreira (2007), aplicar diferentes tratamientos silviculturales después de un aprovechamiento, constituye una opción para mejorar las tasas de regeneración y crecimiento de las especies de interés comercial. Además, las prácticas de manejo forestal

en los trópicos, muestran gran potencial para secuestrar y conservar mayor cantidad de carbono (Brown *et al.* 1996).

Integrando esta premisa, la silvicultura como parte del manejo forestal constituye una opción para el manejo del recurso forestal y el C; los bosques manejados contribuyen de manera valiosa en el secuestro del C y puede incrementar según la utilización de la biomasa cosechada (Miner 2006, Van Deusen 2010, Hoover y Health 2011). Asimismo, un buen manejo garantiza la supervivencia de los ecosistemas forestales y optimiza sus funciones socioculturales, ambientales y económicas. Aunado a esto, el uso posibilita ampliar la contribución de los bosques en la mitigación del cambio climático y favorece la adaptación de especies a las nuevas condiciones originadas por el cambio climático (FAO 2010).

4. Marco metodológico

4.1. Caracterización del área de estudio

El sitio de estudio se encuentra en la Reserva Forestal Golfo Dulce, en el sector de Agua Buena, Rincón, Península de Osa (figura 2), la cual se encuentra inmersa en el Área de Conservación OSA (ACOSA). La reserva ocupa una superficie de 577,97 km² y se halla entre las coordenadas geográficas: 8°23'3" a 8°49'45" latitud norte y 83°15'53" a 83°43'42" longitud oeste. Según el Instituto Geográfico Nacional (IGN) se ubica en las hojas topográficas (escala 1:50 000) La Llorona, Sierpe, Rincón, Carate y Golfo Dulce (González 2011).

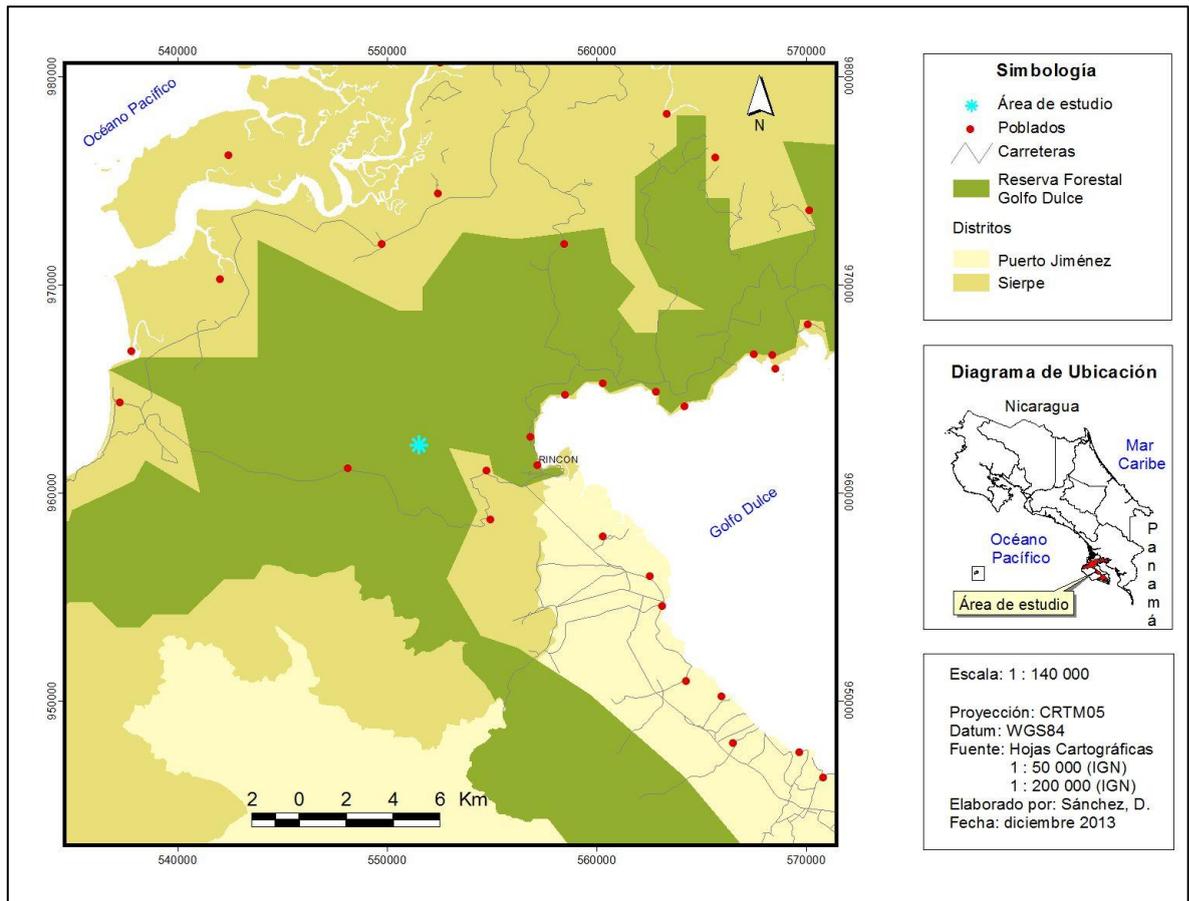


Figura 2. Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo (PPM), Reserva Forestal Golfo Dulce, Agua Buena, Rincón, Península de Osa.

En cuanto a las condiciones climáticas, Kappelle *et al.* (2002) describen que existen varios tipos de clima para ACOSA; se encuentra el clima muy húmedo, muy caliente, con una corta estación seca (menor a 35 días). La temperatura media anual se ubica entre los 23 y 27 °C, además, la precipitación media anual oscila entre 3420 y 6840 mm (considerada entre las áreas más lluviosas del país) y registra una estación seca de enero a marzo.

En la zona donde se ubica el delta de los ríos Térraba y Sierpe, se presenta un clima muy húmedo/caliente entre los meses de enero y marzo, con una estación seca (moderada) que perdura entre 35 y 75 días de déficit de agua y una precipitación media anual de 3420 a 6840 mm. En la Fila Costeña se identifica otro tipo de clima muy húmedo/caliente, el cual inicia en el mes de enero y perdura hasta mediados de abril, con una estación seca (corta) inferior a los 35 días con déficit de agua, con una temperatura anual de 18 a 26 °C y precipitación anual de 2840 a 6840 mm (Morales 2010).

Existen varios tipos de suelos debido a la extensión de la reserva, sin embargo la mayoría pertenece al orden de suelos Ultisoles. Este aspecto es importante, debido a que estos suelos poseen altos contenidos de aluminio que pueden influir en la composición de las especies de la flora local (Young 1976; Borggaard 1983) y limitar el crecimiento de las plantas (Korning y Thomsen 1994).

El área de estudio se encuentra dentro de la Zona de Vida Bosque Muy Húmedo Tropical, conforme a las categorías de Holdridge (1978). Este ecosistema se caracteriza por poseer bosques con una estructura de 4 a 5 estratos perennifolios, bien diferenciados, un abundante sotobosque, dominado por diferentes especies de palmas y árboles emergentes que superan los 50 m de altura. Algunas de las especies de árboles presentes en esta zona de vida son *Ceiba pentandra*, *Hieronyma alchorneoides*, *Hura crepitans*, *Vochysia guatemalensis*, entre otras (Quesada 2007) y las palmas *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Attalea butyracea*, *Cryosophila guagara*, *Euterpe precatoria*, etc. se pueden encontrar en abundancia (Hartshorn 1983).

4.2. Selección de los hábitats

Los hábitats estudiados se seleccionaron según los criterios expuestos por Morera (2013), los cuales comprenden criterios de fisiografía, estado de madurez y accesibilidad. De esta manera, mediante una evaluación de la contribución espacial relativa de los diferentes tipos de microambientes en los sitios, se determinaron los siguientes hábitats:

Bosque primario de cima (BPC): sitios con un bosque maduro y que su fisiografía está asociada a los sitios más altos de la montaña, cordillera o punto de expresión máxima en cuanto a la altitud del terreno.

Bosque primario de ladera (BPL): sitios con un bosque maduro que presentan algún grado de pendiente y que su extensión es a lo largo de la ladera de montaña.

Bosque primario con influencia hídrica (BPIH): bosques primarios que se extienden a lo largo de un río o quebrada e independientemente de su fisiografía.

4.3. Diseño de muestreo

El diseño de la investigación se realizó de manera aleatoria con submuestreo e igual número de repeticiones, donde se trabajó en tres parcelas permanentes para determinar el

contenido de carbono en fustales, palmas y bejucos. El submuestreo se realizó en subparcelas anidadas para coleccionar el mantillo, madera muerta y las muestras del suelo.

4.4. Establecimiento de las parcelas permanentes de muestreo

Se trabajó en tres parcelas permanentes de 100 x 100 m (10 000 m²) de forma cuadrada cada una, las cuales se establecieron como parte del proyecto “*Efecto del cambio climático sobre el paisaje y la biodiversidad de los bosques tropicales muy húmedos del suroeste de Costa Rica*” del Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada de la Universidad Nacional. Cada parcela se dividió en 100 subparcelas de 10 x 10 m (100 m²) cada una (figura 3), para facilitar el registro y recopilación de datos de los individuos en la parcela.

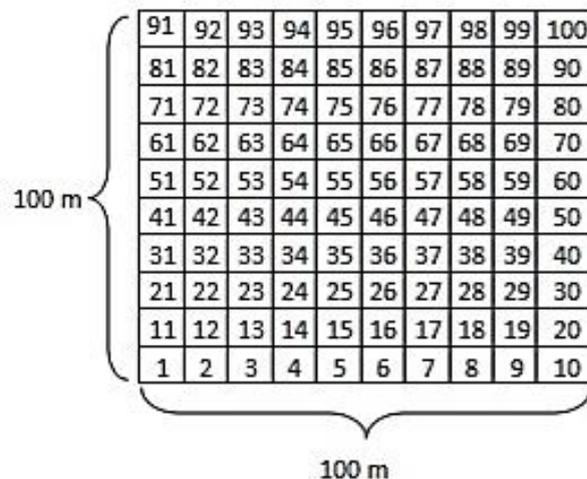


Figura 3. Diseño y distribución de las subparcelas en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

4.5. Recopilación de la información de la biomasa aérea

En cada parcela se identificaron las especies y se midió el diámetro a 1.30 m, con una cinta diamétrica, por encima del suelo de todos los árboles, palmas y bejucos con diámetros ≥ 10 cm. Asimismo, se midieron las alturas (comercial y total) de los individuos utilizando un hipsómetro Vértex IV y Transponder de Haglof.

4.6. Estimación de la biomasa aérea por métodos indirectos

En el caso de los árboles se ha comprobado que gran parte de las investigaciones utilizan el diámetro como variable predictora de la biomasa, no obstante, la literatura ha señalado la importancia de utilizar la altura y densidad de la madera en los modelos, pues estas

variables explican un alto porcentaje de la variación de la biomasa encontrada en los bosques tropicales (Chave *et al.* 2005). De esta manera, se seleccionó el modelo desarrollado por Chave *et al.* (2014), el cual se expresa como:

$$BA = 0.673 *(De * DAP^2 * H)^{0.976}$$

Donde: BA: biomasa aérea (Kg/ind.)
 De: densidad de la madera (g/cm³)
 DAP: diámetro a la altura del pecho (cm)
 H: altura total (m)

Según la lista de especies en las parcelas (Apéndice 1), se comprobó la densidad de la madera de cada una, utilizando la recopilación bibliográfica elaborada por Zanne *et al.* (2009) y Moya *et al.* (2014).

Para estimar la biomasa de las palmas se aplicó el modelo propuesto por Goodman *et al.* (2013), debido a que las palmas como monocotiledóneas tienen patrones de crecimiento y propiedades internas muy distintas, las cuales crecen en altura, pero carecen de crecimiento secundario. Además, muchas especies tienen poca o ninguna relación entre la altura y el diámetro (Rich *et al.* 1986; Tomlinson 2006). El modelo utilizado se expresa como:

$$y = a + bx_1 + cx_2$$

Las variables fueron elaboradas para ser utilizadas desde el punto de vista de género o familia (cuadro 1); de esta manera se pretende establecer una mejor aproximación en el cálculo de la biomasa a nivel específico.

Cuadro 1. Variables recomendadas para el modelo propuesto por Goodman *et al.* (2013) según las diferentes especies para estimar la biomasa aérea de palmas.

Género	y	x ₁	x ₂	A	b	c	R ²	n	RSE	F	dfe	Pr<F	AIC
<i>Astrocaryum</i>	BP	H _{stem}			21.302		0.957	18	26.1	379	17	<0.0001	171.4
<i>Attalea</i>	ln(BP)	ln(H _{tallo} +1)		3.2579	1.1249		0.858	21	0.371	115	19	<0.0001	21.9
<i>Euterpe</i>	BP	H _{stem}		-108.81	13.589		0.973	8	8.37	215	6	<0.0001	60.4
<i>Iriartea</i>	ln(BP)	ln(D ² H _{tallo})		-3.483	0.9437		0.967	21	0.311	560	19	<0.0001	14.5
<i>Mauritia</i>	ln(BP)	ln(H _{tallo})		2.4647	1.3777		0.897	16	0.273	121	14	<0.0001	7.7
<i>Mauritiella</i>	BP	H _{tallo}			2.8662		0.972	18	8.21	591	17	<0.0001	129.9
<i>Oenocarpus</i>	ln(BP)	H _{tallo}		4.5496	0.1387		0.784	10	0.237	29	8	0.000658	3.4
<i>Socratea</i>	ln(BP)	ln(D ² H _{tallo})		-3.7965	1.0029		0.976	20	0.227	740	18	<0.0001	1.3
Nivel de familia	BP ^{0.25}	(dmf D ² H _{tallo}) ^{0.25}			0.5551		0.99	106	0.367	10,410	105	<0.0001	91.5
	ln(BP)	ln(D)		-3.3488	2.7483		0.802	97	0.588	384	95	<0.0001	176.1
	ln(BP)	ln(D)	ln(dmf)	-2.0752	2.6401	0.8426	0.815	97	0.57	208	94	<0.0001	171.1

BP: biomasa aérea de la palma (Kg), H: altura del tallo (m), D: diámetro (cm), dmf: fracción de masa seca. El modelo de nivel de familia con $dmf D^2 H_{tallo}$ sólo es válido para los individuos con $H_{tallo} \geq 1$ m y los modelos de nivel de familia sin altura son válidas sólo para los individuos con $H_{tallo} > 3$ my $6 \leq D < 40$ cm.

Los valores de la fracción de masa seca (cuadro 2), corresponden a la proporción de la masa seca por unidad de masa fresca. Estos son utilizados porque explican mejor las diferencias internas de las especies en relación con las densidades específicas (Goodman *et al.* 2013).

Cuadro 2. Fracción de masa seca de nueve especies muestreadas según Goodman *et al.* (2013).

Especie	Fracción de masa seca
<i>Astrocaryum murumuru</i>	0.400
<i>Attalea phalerata</i>	0.357
<i>Bactris gasipaes</i>	0.619
<i>Euterpe precatoria</i>	0.398
<i>Iriartea deltoidea</i>	0.244
<i>Oenocarpus bataua</i>	0.338
<i>Socratea exorrhiza</i>	0.339
Diferentes especies	0.463
<i>Mauritia flexuosa</i>	0.367
<i>Mauritiella aculeata</i>	0.269
Promedio	0.370

Para estimar la biomasa de los diferentes bejucos que se encontraron en cada hábitat, se empleó el modelo desarrollado por Fordjour y Rahmad (2013). Este representa la mejor ecuación elaborada por los autores (R²: 0.986; Índice de Furnival: 0.22); además evita

realizar las sobreestimaciones de estudios anteriores (Hozumi *et al.* 1969; Beekman 1981; Putz 1983; Gerwing y Farias 2000; Gehring *et al.* 2004; Schnitzer *et al.* 2006). El modelo se expresa como:

$$\text{Log}_{10}(\text{Bat}) = \beta + \alpha(\text{log}_{10}\text{D})$$

Donde: Bat: biomasa aérea total (Kg/ind.)
 β : 0.490
 α : 1.090
 D: diámetro del bejuco (cm)

4.7. Estimación de la biomasa del sistema radicular por métodos indirectos

La biomasa radicular se estimó utilizando la ecuación propuesta por Cairns *et al.* (1997), la cual es de carácter general, pero recomendada por el IPCC (2003) en los casos en que no se encuentran ecuaciones para la zona de estudio. La ecuación se expresa como:

$$\text{Br} = \exp(\gamma + \Omega \ln \text{BA})$$

Donde: Br: biomasa de raíces (Mg/ha)
 γ : -1.0587
 Ω : 0.8836
 BA: biomasa aérea (Mg/ind.)

4.8. Muestreo de necromasa

En cada parcela permanente se seleccionaron de manera aleatoria 12 subparcelas internas para determinar la madera muerta (fina y gruesa) y la necromasa (fina y gruesa), en las cuales se trabajó con parcelas anidadas en cada una de las subparcelas de 10 x 10 m seleccionadas (figura 4). Los diferentes componentes se evaluaron siguiendo una intensidad de muestreo preestablecida (cuadro 3); sin embargo, la necromasa fina se evaluó en función de las cuatro esquinas de cada subparcela.

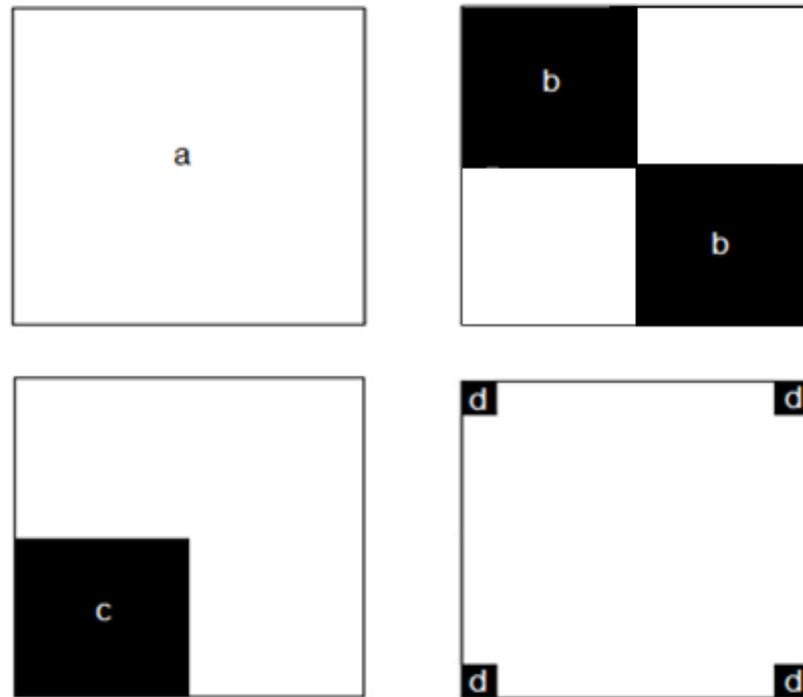


Figura 4. Diseño de las subparcelas utilizadas para obtener las muestras de necromasa. Donde a: área de estudio de la madera muerta gruesa, b: área de estudio de la madera muerta fina, c: área de estudio de la necromasa gruesa, d: área de estudio de la necromasa fina.

Cuadro 3. Tamaño e intensidad de muestreo por componente evaluado de la necromasa en cada hábitat de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Componente	Rango	Tamaño de parcela (m ²)	Número de subparcelas	Intensidad de muestreo (%)
Madera muerta gruesa	>30 cm de diámetro	100	12	12
Madera muerta fina	≤ 30cm y >10 cm de diámetro	25 x 2	24	6
Necromasa gruesa	≥2.5 cm y ≤ 10cm de diámetro	25	12	3
Necromasa fina	< 2.5 cm de diámetro	1 x 4	48	0.48

4.9. Determinación de la necromasa

En esta investigación se consideró como necromasa sobre el suelo, a los componentes correspondientes a mantillo y madera muerta.

4.9.1. Mantillo

Se trabajó en dos categorías según las dimensiones de los componentes (hojas, ramas, ramitas, flores, frutos, semillas, etc). Se consideró necromasa fina a todos los componentes de dimensiones ≤ 2.5 cm de diámetro, y se examinó en 48 microparcels de 1 x 1 m (1 m²). En cada una se combinó el material para homogeneizar su composición y se pesó con una báscula portátil para obtener el peso fresco.

Los componentes con dimensiones superiores a 2.5 cm de diámetro e inferior a 10 cm, se clasificaron como necromasa gruesa y se trabajó en 12 parcelas de 5 x 5 m (25 m²). En cada una se colectó el material y se pesó con una báscula portátil con el fin de obtener el peso fresco. Luego se conformó una submuestra representativa de 500 g para el material fino y otra para el material grueso y se colocó en una bolsa de polietileno para ser transportada al Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada de la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional.

Una vez en el laboratorio, las muestras se secaron en un horno a una temperatura de 65° C por un periodo de 48 horas. Luego se pesaron nuevamente para obtener el peso seco de la submuestra.

4.9.2. Madera muerta

Se pesó la madera muerta sobre el suelo (troncos, tocones, ramas y raíces expuestas) superior a 10 cm de diámetro e inferior o igual a 30 cm, en 24 parcelas de 5 x 5 m (50 m²) en cada hábitat para registrar su peso fresco. En esta investigación se excluyeron los árboles muertos en pie.

Adicionalmente, se colectó una muestra de 500 g que se trasladó al Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada, la cual se colocó en un horno a 65° C durante 48 horas para obtener su peso seco.

En el caso de la madera muerta mayor a 30 cm de diámetro (troncos), se trabajó en 12 parcelas por hábitat de 10 x 10 m (100 m²), la que se pesó (en el caso de madera descompuesta) o se midió cada troza y se calculó su volumen. En el caso de los troncos que se encontraron sobre el suelo, se realizaron dos medidas con una forcípula para obtener un promedio del diámetro, seguidamente se procedió a calcular el volumen mediante la ecuación (Prodan *et al.* 1997):

$$V = (a_1 + a_2) * L/2$$

Donde: V: volumen de la troza determinado por Smalian (cm³)
 a₁: área de la sección 1 (cm²)
 a₂: área de la sección 2 (cm²)
 L: largo de la troza (cm)

Posteriormente, se colectó una muestra de 500 g de los troncos \geq 30 cm de diámetro (madera muerta) para determinar la densidad de la madera y se trasladó al Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada, donde se registró el peso fresco y se determinó el volumen por el método de desplazamiento del agua. Luego, se colocaron las muestras en un horno a 65° C durante 48 horas para ser pesadas sin agua y obtener la densidad de la muestra utilizando la ecuación:

$$d = P_s / V_v$$

Donde: d: densidad de la muestra (g/cm³)
 P_s: peso seco de la muestra (g)
 V_v: volumen verde de la muestra, obtenido por desplazamiento (cm³)

La biomasa seca de cada muestra se determinó con la densidad y el volumen de cada árbol, mediante la ecuación:

$$b = V * d$$

Donde: b: biomasa seca (g)
 V: volumen de la troza (cm³)
 d: densidad de la muestra (g/cm³)

4.10. Cálculo del contenido de carbono de la biomasa

La biomasa estimada de los árboles, palmas y bejucos se transformó utilizando la fracción de carbono (FC) = 0.47, propuesta por el IPCC (2006) para la biomasa forestal aérea. En el caso de la biomasa radicular se utilizó la FC = 0.5 según lo recomendado por el IPCC (2003).

La determinación del carbono para los componentes de necromasa y madera muerta se realizó en el Laboratorio de Suelos de la Escuela de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional. En el laboratorio se utilizó el equipo Autoanalizador vario MACRO cube (Elementar) para determinar el C mediante el método de combustión seca (Segnini *et al.* 2008), en el cual se incineró la muestra a 960 °C y el carbono liberado se comprobó con un detector de conductividad térmica (Elementar Analysensysteme GmbH 2009).

4.11. Parámetros del suelo

A nivel de suelo se determinó la densidad aparente y el carbono orgánico del suelo en las 12 subparcelas donde se realizaron los muestreos de la necromasa. En cada sitio se colectaron muestras a tres profundidades: 0 – 15, 15 – 30 y 30 - 45 cm.

4.11.1. Densidad aparente

La densidad aparente se determinó (a cada una de las profundidades antes mencionadas), mediante un promedio de cuatro subparcelas seleccionadas de manera aleatoria, donde se utilizó el método de Frosythe (1975) con un cilindro de 7 cm de alto y 7.5 cm de diámetro. Las muestras se tomaron sin disturbar la profundidad; se colectaron en bolsas de polietileno etiquetadas y se llevaron al Laboratorio de Suelos de la Escuela de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional. En el laboratorio se pesó cada muestra para obtener su peso húmedo y luego se secaron en un horno a una temperatura de 105° C por 48 horas; posteriormente se dejaron enfriar para registrar su peso. El volumen del cilindro se determinó utilizando la ecuación:

$$V_{dc} = \pi * r^2 * h$$

Donde: Vdc: volumen del cilindro (m³)
 r: radio del cilindro (m)

h: altura del cilindro (m)

Este resultado se utilizó en la ecuación de la densidad aparente, expresada como:

$$Da = M_s / V_c$$

Donde: Da: densidad aparente (Mg/m³)
 M_s: masa del suelo seco (Mg)
 V: volumen del cilindro (m³)

4.11.2. Carbono orgánico del suelo

En cada una de las 12 subparcelas seleccionadas se tomaron tres muestras de suelo (una según profundidad: 0 – 15, 15 – 30 y 30 – 45 cm); se pesaron 500 g con una báscula portátil y luego se transportaron al Laboratorio de Suelos de la Escuela de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional. En el laboratorio se secaron en una estufa a una temperatura de 35° C hasta alcanzar un peso constante. Posteriormente se utilizó el Autoanalizador vario MACRO cube (Elementar) donde se utilizó el método de combustión seca para obtener el carbono total (%). El contenido de carbono orgánico se determinó utilizando la fórmula:

$$COS = Da * Pr * C$$

Donde: COS: carbono orgánico del suelo (Mg/m²)
 Da: densidad aparente (Mg/m³)
 Pr: profundidad del suelo seco (m)
 C: carbono (%)

Posteriormente los resultados se transformaron por hectárea (ha).

4.12. Análisis de la información

4.12.1. Índice de importancia familiar

Se utilizó la diversidad (número de especies), abundancia (número de individuos) y dominancia (área basal) relativa de cada familia, para identificar las familias con mayor importancia ecológica según el Índice de valor de importancia familiar (Mori *et al.* 1983). Este se expresa como:

$$\text{IVIF} = \sum \text{DvRFi}\% + \text{ARFi}\% + \text{DoRFi}\%$$

Donde: IVIF: Índice de valor de importancia familiar (%)
 DvRFi (Diversidad Relativa Familiar): $(N^\circ \text{ de especies de la familia } i / N^\circ \text{ de especies totales}) * 100$
 ARFi (Abundancia Relativa Familiar): $(N^\circ \text{ de individuos de la familia } i / N^\circ \text{ de individuos totales}) * 100$
 DoRFi (Dominancia Relativa Familiar): $(\text{Área basal de la familia } i / \text{Área basal total}) * 100$

4.12.2. Índice de valor de importancia

Se utilizó el Índice de valor de importancia (IVI) sugerido por Lamprecht (1990), para determinar el peso ecológico de las 10 especies más importantes basadas en la abundancia, la dominancia y la frecuencia relativas. El índice se calcula mediante la fórmula:

$$\text{I.V.I} = \text{A}\%_i + \text{D}\%_i + \text{F}\%_i$$

Donde: A% (Abundancia relativa de la especie i): $(n_i/N) * 100$
 D% (Dominancia relativa de la especie i): $(G_i/\sum G_i) * 100$
 F% (Frecuencia relativa de la especie i): $[(f_i/2S) / (\sum f_i/2S)] * 100$
 n_i : sumatoria del número de individuos por especie
 N: número de individuos totales
 G_i : área basal de la especie i (m^2): $(\pi/4 * \text{DAP}) / 100$
 G_i : área basal de todos los individuos (m^2)
 f_i : número de veces que aparece la especie i
 S: número de especies totales

4.12.3. Criterios estructurales

A nivel general se analizaron los datos mediante una clasificación de los individuos por clases diamétricas de 10 cm según la estructura horizontal y vertical de cada hábitat. Utilizando la distribución del número de individuos, forma de vida y su contenido de carbono por clase diamétrica, se abordó el criterio horizontal. Además, se realizó una categorización de las especies de acuerdo a su uso de mercado, según Sanchún y González

(2006) y se utilizó un factor de forma de 0,7 para ajustar la sobreestimación del volumen en bosques tropicales (Ramírez *et al.* 1995; González y Cuadra 2004). El volumen comercial se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$V_c = \pi/4 * (dap/100)^2 * H_c * ff$$

Donde: V_c = volumen comercial (m^3)
 dap = diámetro a la altura del pecho (cm)
 H_c = altura comercial (m)
 ff = factor de forma (0.7)

Posteriormente, se empleó la información sobre las alturas totales correspondientes al componente vertical y se clasificó mediante clases altimétricas según la metodología de International Union of Forest Reserch Organizations (IUFRO) (Lamprecht 1990) como:

Piso superior: >2/3 de la altura superior del vuelo
Piso medio: <2/3 y >1/3 de la altura superior del vuelo
Piso inferior: <1/3 de la altura superior del vuelo

Para fines de este estudio se refirió como estrato superior, medio e inferior a las clases altimétricas determinadas en los diferentes hábitats.

4.12.4. Evaluación del estado fitosociológico

A cada uno de los individuos censados se le realizó una evaluación para conocer el estado fitosociológico de cada bosque, en lo que se valoró la forma del fuste, copa e iluminación (cuadro 4).

Cuadro 4. Clasificación de las variables silviculturales evaluadas según Synnott (1991) para conocer el estado fitosociológico en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Clase	Forma de fuste	Forma de copa	Iluminación
1	Árboles completamente rectos, con ausencia de defectos visibles en los primeros 4 m del fuste. Actualmente maderable	Círculo perfecto: copas que presentan el mejor tamaño y forma, generalmente amplia, plana y simétrica	Emergente (Iluminación total de la copa).
2	Árboles levemente torcidos o con presencia de algunos defectos o gambas. Potencialmente maderable	Círculo irregular: copas que se acercan a lo ideal, pero con algún defecto leve de simetría o algún extremo de rama muerta	Plena vertical (luz plena por arriba, pero no por los lados).
3	A los árboles deformados o con torceduras o defectos más severos, muy inclinados. Posee poco valor maderable	Media copa, tolerante: asimétrica o rala	Vertical parcial (poca luz por arriba y la mayor parte de forma lateral).
4	Árboles dañados o muy enfermos. Muy poco valor comercial o nulo	Menor de media copa, pobre: presencia de muerte regresiva en forma extensa, fuertemente asimétrica	Iluminación oblicua (Indirecta o difusa).
5	Aquellos árboles podridos, con un porcentaje bajo de sobrevivencia. Con ningún valor maderable	Una o pocas ramas, muy pobre: degradada o suprimida, mucho daño	Copa completamente cubierta (No recibe luz directa).

4.12.5. Procesamiento de datos

Se utilizó el software libre InfoStat para calcular los estadísticos descriptivos correspondientes de los componentes de la necromasa y el suelo en cada una de las parcelas. Además se realizaron comparaciones entre los componentes por tipo de hábitat mediante un análisis de varianza (ANDEVA), que evidencia la existencia de diferencias (o

no) entre los tipos de hábitats. Posteriormente se efectuó la prueba de Duncan para determinar la significancia de las diferencias entre los bosques.

4.12.6. Escenarios forestales de carbono

El contenido de carbono total según los componentes en cada hábitat, se utilizó para obtener un promedio con el cual se generó una proyección de tres escenarios de manejo del recurso forestal. De esta manera, se analizó la abundancia (ind./ha), área basal (m^2/ha), volumen (m^3/ha) y otras características del bosque asociados al contenido de C, para considerar sitios de conservación o para fomentar el aprovechamiento forestal. Asimismo, se contemplaron aspectos generales del manejo forestal para simular beneficios ambientales y económicos por el desarrollo de este tipo de prácticas. Lo anterior se plantea bajo el enfoque de la silvicultura del carbono, como alternativa para el uso integral de los bosques en la Península de Osa.

5. Resultados y Discusión

5.1. Estimación del carbono en la biomasa

5.1.1. Caracterización de la vegetación

5.1.1.1. Riqueza

En los tres tipos de hábitats evaluados (3 hectáreas) se registraron 1586 árboles, 202 palmas y 38 bejucos (cuadro 5), los cuales se encuentran distribuidos en 63 familias, 180 géneros y 277 especies. Debido a la alta heterogeneidad y complejidad de los bosques en relación con su composición florística (Jiménez 2000), un 25% (70) de las especies se determinó a nivel de género y tres hasta el rango taxonómico de familia. Además, un 8.87% (162) de los individuos censados no se logró identificar (principalmente porque no existe claridad taxonómica a la hora de su revisión en herbario), de manera que se agruparon como especies indeterminadas. Asimismo, del total de especies se registraron 5 especies de palmas, 12 de bejucos, 15 especies endémicas, 65 especies comerciales y una vedada (*Caryodaphnopsis burgeri*) según Decreto Ejecutivo MINAE 25700 (MINAE 1996 y 1997).

De acuerdo con el levantamiento de información en las unidades de muestreo, el 86.8% (528.7 ± 40.92) de los individuos está compuesto por árboles, destacando el bosque primario de cima (BPC) con el mayor número y el bosque primario de ladera (BPL) con el menor. En el caso de las palmas, constituyen el 11.1% (67.3 ± 21.13) de los individuos y se encuentran con mayor presencia en el bosque primario con influencia hídrica (BPIH) y BPL. Con respecto a los bejucos, únicamente representan el 2.1% (12.7 ± 5.13) del total de individuos, existiendo una mayor presencia en el BPC y menor en el BPL.

Cuadro 5. Clasificación del número de individuos por forma de vida encontrados en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Forma de vida	BPC	BPL	BPIH	Total	Promedio
Árbol	562	483	541	1586	528.67 \pm 40.92
Palma	43	78	81	202	67.33 \pm 21.13
Bejuco	17	7	14	38	12.67 \pm 5.13
Subtotal	622	568	636		

BPC: bosque primario de cima; BPL: bosque primario de ladera; BPIH: bosque primario con influencia hídrica.

Las familias con mayor riqueza de especies son Fabaceae, Moraceae y Lauraceae con 28, 21 y 20 especies respectivamente, además con 14 especies las familias Malvaceae, Rubiaceae, Sapotaceae y con 11 Annonaceae y Burseraceae (Apéndice 2). Un estudio realizado por Vargas (2012), obtuvo resultados similares en bosques investigados con diferentes estadios de sucesión en el Corredor Biológico de Osa, donde las familias Fabaceae, Moraceae y Lauraceae se encuentran entre los grupos con mayor cantidad de especies (36, 34, 31 respectivamente), únicamente superados por la familia Rubiaceae (37 especies). Además, de acuerdo con la riqueza de especies se comprobó que un 41.9% (116) de las especies de este estudio coinciden con el realizado por Vargas (2012). Estos resultados demuestran que a pesar de la cercanía de los bosques de la zona, se registran importantes diferencias con respecto a su riqueza específica, aspecto que se podría explicar por la distribución de las especies en un rango geográfico diferente, donde los factores climáticos como la temperatura y la precipitación son determinantes (Ayyad y El-Ghareeb 1972). Asimismo, a un nivel de escala más pequeño (por ejemplo cada parcela), la distribución de las especies está estrechamente relacionada con factores edáficos (Chapman 1966; Ayyad y El-Ghareeb 1972; Mohammadi 2000, He *et al.* 2007) y los grupos de vegetación son determinados por los efectos combinados de los factores ecológicos de cada sitio (Hooper y Vitousek 1997).

Según la diversidad florística a nivel de hábitat (figura 5), el bosque primario de cima (BPC) presenta la mayor cantidad de familias (51) y el bosque primario con influencia hídrica (BPIH) la menor (41); estas condiciones se mantienen de igual manera a nivel de género (116 y 98 respectivamente). En el caso de las especies, sobresale el bosque primario de ladera (BPL) con el mayor número (154) y el BPIH como el de menor diversidad (125).

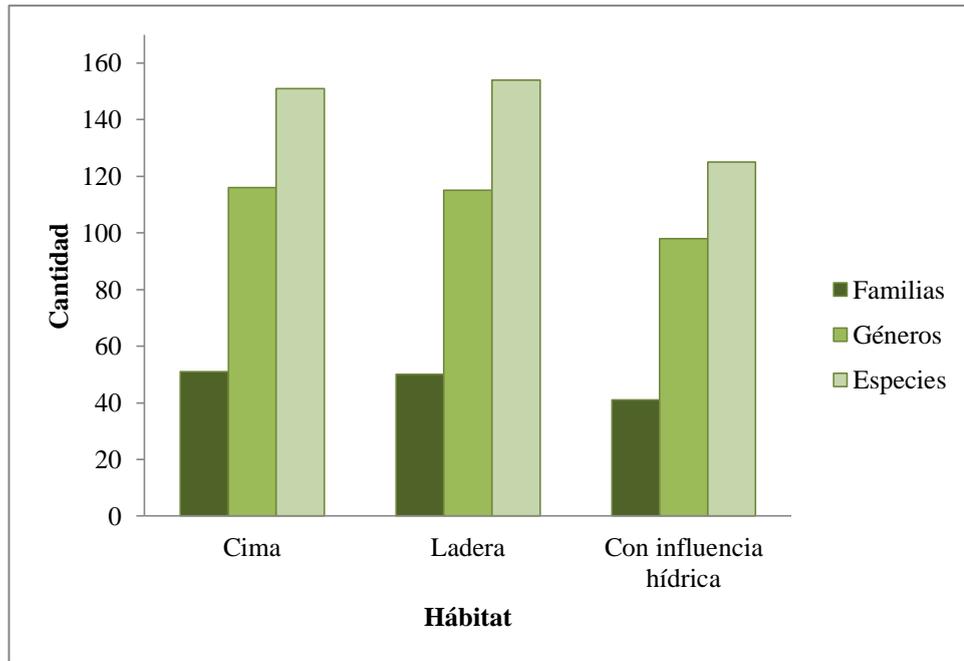


Figura 5. Diversidad florística según familias, géneros y especies encontradas en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

5.1.1.2. Índice de Valor de Importancia Familiar

De acuerdo con el Índice de valor de importancia familiar (IVIF), se determinó que la dominancia ejercida por las primeras nueve familias supera el 50% de los valores totales del índice en cada hábitat (registrando hasta un 59.2% en el BPIH). Destaca en el BPC la familia Myristicaceae (8.67%) mostrando la mayor cantidad de individuos (84), en el BPL la familia Fabaceae (10.03%), la cual mantiene el mayor número de especies (15) y área basal (5.78 m²). Finalmente en el BPIH la familia Moraceae (12.68%), presenta los valores superiores según número de individuos (74), especies (14) y área basal (5.07 m²) del hábitat (cuadro 6). Adicionalmente, se identificó que aproximadamente el 50% de las familias son representadas por una especie en los tres hábitats, posiblemente por la gran diversidad y rareza de las especies presentes en la zona. Según Richards (1996) la diversidad existente en un bosque depende de la cantidad de especies que lo constituyan, así cuanto mayor sea el número de especies, mayor será la diversidad; de esta manera se podría comprender la alta diversidad y heterogeneidad presente en cada hábitat.

A nivel general se encontró que las familias Myristicaceae, Moraceae, Fabaceae, Meliaceae y Arecaceae se encuentran entre las principales nueve familias que componen el IVIF en los tres hábitats evaluados. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Morales

(2010) en bosques investigados con diferentes estadios de sucesión en el Corredor Biológico de Osa y Leiva (2001), en bosques primarios de la Estación Biológica la Selva, los cuales hallaron que los bosques primarios se encuentran básicamente dominados por las familias Moraceae, Fabaceae y Arecaceae. Además, Thomsen (1997) realizó un estudio en una parcela de cuatro hectáreas en Quebrada Aguabuena, Rincón y encontró que las 10 familias que predominan son Moraceae, Fabaceae, Sapotaceae, Clusiaceae, Myristicaceae, Arecaceae, Vochysiaceae, Meliaceae, Lauraceae y Euphorbiaceae. Otros autores como Gentry (1988) afirma que la familia Leguminosae (Fabaceae) es la más diversa en los bosques neotropicales y Kalliola *et al.* (1993) asevera que las familias Fabaceae, Lauraceae, Annonaceae, Rubiaceae, Moraceae, Myristicaceae, Sapotaceae, Meliaceae, Arecaceae y Euphorbiaceae son responsables de entre un 38% y 73% de la riqueza de especies en el neotrópico.

En términos de área basal, el BPC registró el mayor valor con 40.20 m²/ha, seguido del BPL y BPHI con 37.50 m²/ha y 33.34 m²/ha respectivamente. Estos resultados son semejantes al promedio reportado por Thomsen (1997) para la zona, el cual obtuvo 37.71±3.47 m²/ha (incluyendo bejucos). Sin embargo, el BPHI concentra un 61.31% (20.44 m²/ha) del área basal en las primeras diez familias con respecto al IVIF, el BPL un 56.21% (21.08 m²/ha) y el BPC un 55.76% (22.41 m²/ha), tendencia (BPHI > BPL > BPC) que es congruente con el comportamiento de la diversidad y abundancia relativa, presentes en cada bosque. Estos valores demuestran que las primeras diez familias presentan una mayor dominancia en el BPHI y son más representativas a nivel de hábitat según el IVIF.

Cuadro 6. Familias más importantes según el Índice de valor de importancia familiar (IVIF) en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Hábitat	Familia	Especies (N/ha)	Individuos (N/ha)	Área basal (m ² /ha)	IVIF (%)
Bosque primario de cima	Myristicaceae	6	84	3.42	8.67
	Sapotaceae	11	44	4.42	8.45
	Moraceae	13	53	2.30	7.62
	Fabaceae	14	34	1.71	6.33
	Clusiaceae	4	35	1.96	4.39
	Vochysiaceae	3	9	3.47	4.02
	Meliaceae	4	22	1.97	3.70
	Lauraceae	8	11	1.54	3.64
	Arecaceae	2	43	0.60	3.24
	Apocynaceae	5	16	1.02	2.80
	Otras (41 familias)	84	271	17.78	47.14

Bosque primario de ladera	Fabaceae	15	28	5.78	10.03
	Myristicaceae	4	65	3.00	7.34
	Moraceae	14	37	2.40	7.33
	Arecaceae	2	78	1.22	6.10
	Clusiaceae	8	36	1.93	5.56
	Sapotaceae	8	23	2.46	5.27
	Lauraceae	11	22	0.71	4.30
	Salicaceae	5	37	1.15	4.27
	Meliaceae	5	16	1.75	3.58
	Rubiaceae	7	24	0.68	3.53
	Otras (40 familias)	75	202	16.42	42.69
Bosque primario con influencia hídrica	Moraceae	14	74	5.07	12.68
	Fabaceae	14	33	2.70	8.16
	Malvaceae	11	46	2.19	7.53
	Euphorbiaceae	6	54	1.81	6.24
	Myristicaceae	4	44	2.52	5.90
	Arecaceae	2	81	1.08	5.86
	Meliaceae	7	23	1.64	4.71
	Burseraceae	8	25	1.15	4.60
	Rubiaceae	4	21	1.35	3.51
	Clusiaceae	4	12	0.93	2.62
	Otras (31 familias)	51	223	12.90	38.19

5.1.1.3. Índice de Valor de Importancia

De acuerdo con los resultados del Índice de valor de importancia (IVI) es posible conocer el peso ecológico de una determinada especie y cómo se evidencia la distribución de los recursos disponibles dentro del ecosistema. Esto significa que a mayores valores corresponde un mayor peso ecológico y concentración de recursos (Acosta 1998). En el presente estudio, el IVI demuestra que entre las 10 especies más importantes de los tres hábitats, se registraron nueve árboles, con la especie *Otoba novogranatensis* en común y la palma *Iriartea deltoidea* (figura 6); esta especie es posible apreciarla como una de las tres más importantes y abundantes en los bosques estudiados; además, se reporta como una de las más importantes en la Península de Osa (Thomsen 1997; Morales 2010). De la misma manera, Wattenberg *et al.* (1996) registraron esta palma como la especie más abundante en un bosque muy húmedo premontano en la Reserva Biológica Alberto Brenes, San Ramón, Alajuela, Costa Rica. Estas características son reconocidas en algunas palmas en el neotrópico, debido a que los climas cálidos y húmedos favorecen su desarrollo (Ávalos *et al.* 2005; Bjorholm *et al.* 2005), señalan que dichas palmas desempeñan importantes

funciones en la composición y estructura de los bosques húmedos (Peres 1994, Aguilar y Jiménez 2009).

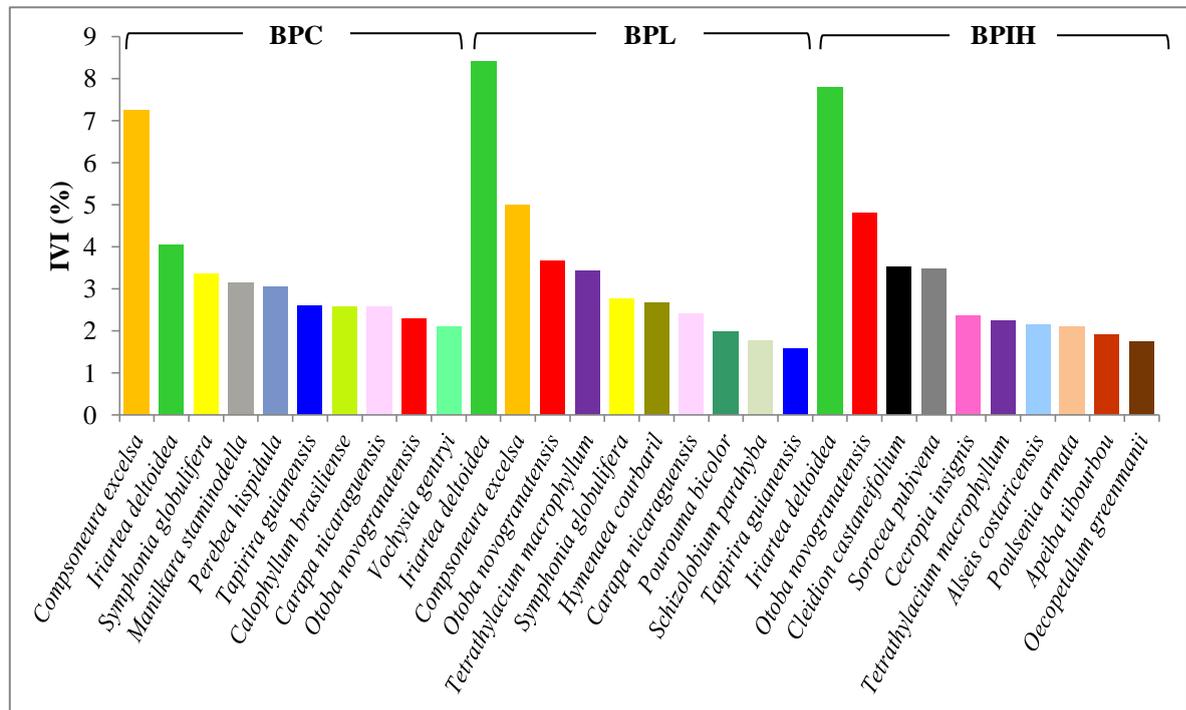


Figura 6. Índice de valor de importancia de las diez especies de mayor relevancia, evaluadas en los tres hábitats valorados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Si se comparan las 10 especies que poseen mayor peso ecológico en cada uno de los tres hábitats, se evidencia que el BPC y BPL son los que comparten mayor número de especies, donde se registraron cinco especies de árboles comunes (*Compsonевра excelsa*, *Symphonia globulifera*, *Tapirira guianensis*, *Carapa nicaraguensis* y *Otoba novogranatensis*) comunes, mientras que solo se encontraron dos (*Tetrathylacium macrophyllum* y *Otoba novogranatensis*) entre el BPL y BPIH (cuadro 7). Asimismo, el análisis del IVI muestra que las diez especies más importantes en cada bosque, explican entre el 32% y 34% del valor de importancia de las especies evaluadas, resultado que es semejante al obtenido por Thomsen (1997) el cual reportó un 31.8%.

Cuadro 7. Especies más importantes según el Índice de valor de importancia (IVI) en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Hábitat	Especie	Abund. (%)	Domin. (%)	Frec. (%)	IVI (%)
Bosque primario de cima	<i>Compsonaura excelsa</i>	9.81	2.89	9.06	7.25
	<i>Iriartea deltoidea</i>	6.27	1.35	4.53	4.05
	<i>Symphonia globulifera</i>	3.38	3.30	3.44	3.37
	<i>Manilkara staminodella</i>	2.09	5.00	2.36	3.15
	<i>Perebea hispidula</i>	4.02	1.19	3.99	3.06
	<i>Tapirira guianensis</i>	1.13	5.44	1.27	2.61
	<i>Calophyllum brasiliense</i>	0.48	6.75	0.54	2.59
	<i>Carapa nicaraguensis</i>	2.25	3.16	2.36	2.59
	<i>Otoba novogranatensis</i>	2.09	2.42	2.36	2.29
	<i>Vochysia gentryi</i>	0.80	4.57	0.91	2.09
	Otras especies (141)	67.68	63.93	69.20	66.94
Bosque primario de ladera	<i>Iriartea deltoidea</i>	13.38	3.19	8.66	8.41
	<i>Compsonaura excelsa</i>	6.51	1.69	6.80	5.00
	<i>Otoba novogranatensis</i>	3.70	3.57	3.71	3.66
	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	4.93	1.87	3.51	3.43
	<i>Symphonia globulifera</i>	2.46	3.16	2.68	2.77
	<i>Hymenaea courbaril</i>	0.53	6.84	0.62	2.66
	<i>Carapa nicaraguensis</i>	1.41	4.19	1.65	2.42
	<i>Pourouma bicolor</i>	2.11	1.97	1.86	1.98
	<i>Schizolobium parahyba</i>	0.53	4.15	0.62	1.77
	<i>Tapirira guianensis</i>	0.70	3.20	0.82	1.58
	Otras especies (144)	63.74	66.18	69.08	66.32
Bosque primario con influencia hídrica	<i>Iriartea deltoidea</i>	12.58	3.21	7.56	7.78
	<i>Otoba novogranatensis</i>	4.40	5.36	4.65	4.80
	<i>Cleidion castaneifolium</i>	4.87	1.44	4.26	3.53
	<i>Sorocea pubivena</i>	4.25	2.12	4.07	3.48
	<i>Cecropia insignis</i>	2.36	2.40	2.33	2.36
	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	2.83	0.66	3.29	2.26
	<i>Alseis costaricensis</i>	2.36	1.41	2.71	2.16
	<i>Poulsenia armata</i>	0.94	4.15	1.16	2.09
	<i>Apeiba tibourbou</i>	2.04	1.53	2.13	1.90
	<i>Oecopetalum greenmanii</i>	2.20	1.09	1.94	1.74
	Otras especies (115)	61.16	76.62	65.88	67.89

5.1.2. Biomasa y carbono de los bosques

5.1.2.1. Depósitos de carbono en la biomasa aérea

En cada uno de los hábitats se estimó el contenido de biomasa aérea, donde destaca el BPC, debido a que registra la mayor acumulación con 521.47 Mg/ha, seguido del BPL con 473.53 Mg/ha y el BPIH con 373.71 Mg/ha. En lo que respecta al contenido de carbono aéreo, el BPC presenta 245.09 Mg C/ha, seguido del BPL con 222.57 Mg C/ha y por último el BPIH con 175.65 Mg C/ha.

Existen diferentes estudios en los cuales los resultados se asemejan con el contenido de C obtenido en los bosques estudiados, Cains y Meganck (1994) señalan que en promedio los bosques húmedos tropicales oscilan entre 155 y 187 Mg C/ha, hasta valores de 220 Mg C/ha. Otros autores como Brown y Lugo (1992) y Kanninen (2000) señala que los sumideros superficiales en los trópicos varían entre 60 y 230 Mg C/ha.

Al realizar un análisis de las familias con mayor contenido de carbono (FCMCC) y más de un individuo por hectárea (Apéndice 3), se obtiene que el BPIH presenta siete familias que concuerdan con el IVIF, mientras que en BPL y BPC, solo seis. En el caso del BPIH y BPL, se comprobó que las familias Moraceae y Fabaceae con mayor contenido coinciden con las de mayor IVIF. Y, en cuanto a la familia Moraceae, estas condiciones se podrían atribuir a su predominancia en el estrato arbóreo (Vázquez 1981) y en la familia Fabaceae, se adjudican por sus numerosas especies abundantes e importantes, además de ser la tercera familia más grande de las angiospermas (Rodríguez y Gámez 2010).

A pesar de realizar una clasificación de las FCMCC en los tres hábitats evaluados, únicamente en el BPIH se encontró una relación directa de la abundancia de individuos con respecto al C total (figura 7), donde el 57.7% (367 ind.) de la abundancia in situ explica el 66.93% del C (117.56 Mg C/ha). En el caso del BPC y BPL la abundancia de las familias con mayor contenido es inferior al 50%, sin embargo concentran el 64.72% y 69.89% del C total registrado.

Asimismo, destacan las familias Fabaceae, Meliaceae y Myristicaceae entre las más importantes de los tres hábitats. En el BPL la familia Fabaceae alcanza el 4,93% (28 ind.) de la abundancia total, sin embargo concentra el 22.33% del C (49,70 Mg C/ha) total del hábitat, siendo la familia con mayor acumulación. Para el BPC sobresale la familia Sapotaceae con un 7.07% (44 ind.) de la abundancia del hábitat y expresa el 15.33% (37,54

Mg/ha) del C. En el caso del BPIH resalta la familia Moraceae con un 11.64% (74 ind.) del total de individuos en el bosque y denota el 14.63% (25,70 Mg C/ha) del C total.

Rodrigues *et al.* (2013) realizaron un estudio en 15 hectáreas de bosques tropicales en la Amazonía Occidental, donde encontraron que las familias Fabaceae, Sapotaceae, Lecythidaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae, Moraceae, Humiraceae y Lauraceae poseen el mayor contenido de carbono en los bosques. Estos resultados son análogos a los obtenidos en el presente estudio, en el cual existe una coincidencia con cinco familias (Fabaceae, Sapotaceae, Lecythidaceae, Moraceae y Lauraceae) a nivel de los tres hábitats evaluados. Aunado a esto, la gran diversidad observada y la complejidad de la estructura de los bosques (Kappelle *et al.* 2002), concuerdan con los resultados obtenidos por Cavanaugh *et al.* (2014), quienes demuestran que la biodiversidad tiene un impacto significativo sobre el almacenamiento de C, por encima del suelo en diversos bosques tropicales, los cuales en grandes escalas espaciales son relevantes para la gestión y conservación.

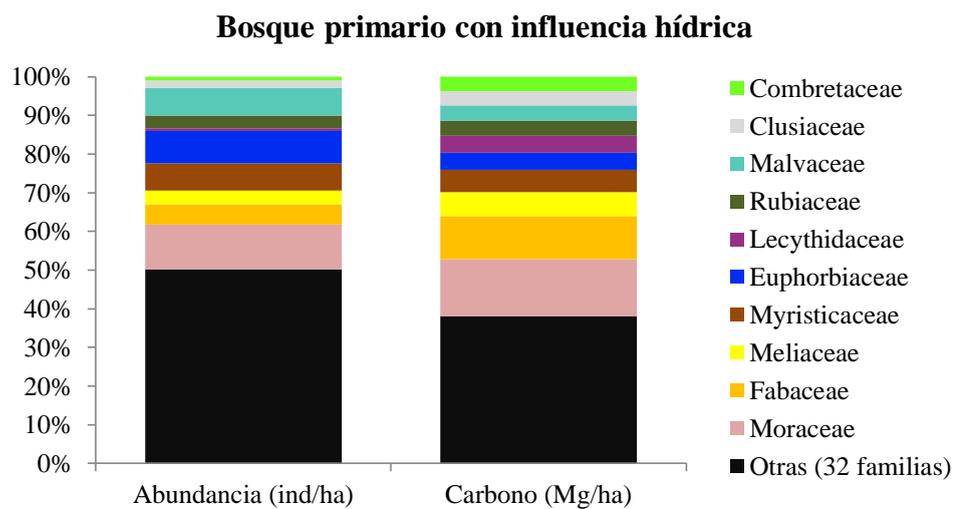
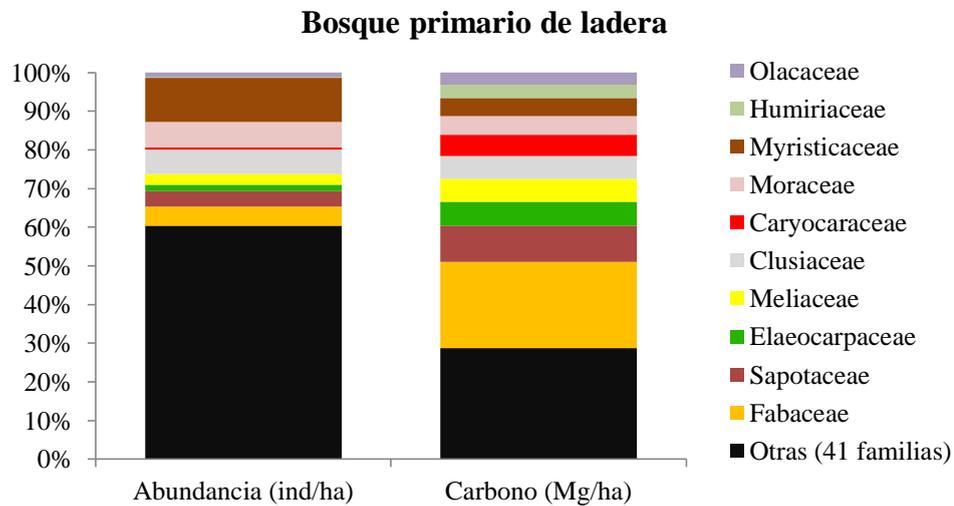
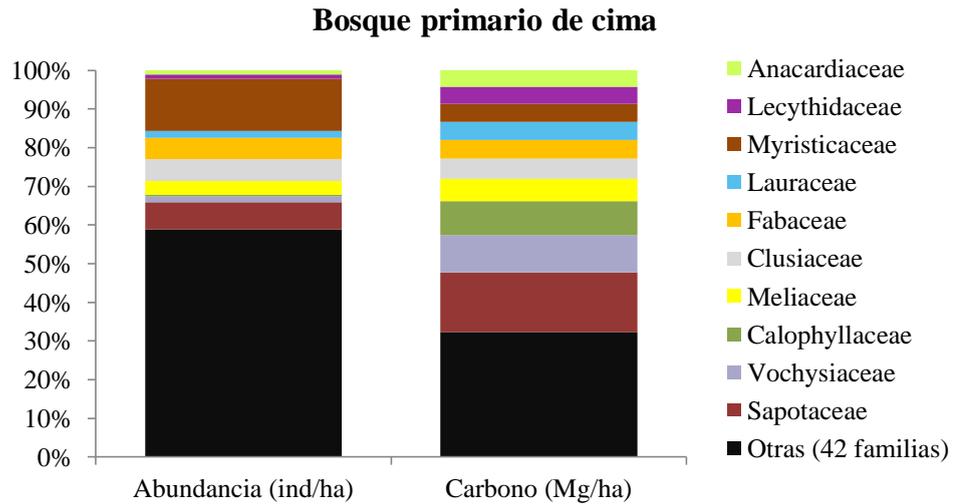


Figura 7. Distribución (%) de la abundancia y su equivalente en carbono, según las familias con mayor concentración de carbono, encontradas en cada hábitat evaluado de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

5.1.2.2. Distribución del carbono según estructura horizontal

La distribución del contenido de carbono por clase diamétrica evidencia semejanzas entre los tres hábitats hasta los 50 cm. Específicamente, en la clase 40 – 50 cm se registraron valores de 22.08, 23.01 y 23.72 Mg C/ha en el BPC, BPL y BPIH respectivamente, sin embargo, los valores por clase difieren de forma importante en las clases posteriores (figura 8).

En el caso del BPL, se evidencia una tendencia al aumento en la concentración de carbono conforme incrementa el diámetro de los individuos. En la primera clase diamétrica (10 – 20 cm), este hábitat presenta el valor más bajo de los tres diferentes bosques, albergando 13.85 Mg C/ha y registra 35.61 Mg C/ha como valor máximo en la clase de 90 – 100 cm. Para el caso del BPIH se aprecia el comportamiento más irregular de los hábitats, seguido del BPC según el contenido de carbono por clase diamétrica. El BPIH presenta el valor máximo de los tres hábitats en la clase 60 – 70 cm con 36.62 Mg C/ha, así como el mínimo en la clase 90 – 100 cm con 3.28 Mg C/ha. Además, según la distribución del carbono total el 76.13% se encuentra en las clases inferiores a 70 cm de diámetro. En términos generales el BPC muestra los mayores contenidos de carbono por clase diamétrica, con la particularidad de presentar el valor inferior en la clase 40 – 50 cm con 22.08 Mg C/ha. Sin embargo, existen mayores diferencias entre los hábitats después de los 50 cm de diámetro, lo cual se puede atribuir a la cantidad de árboles maduros encontrados en los sitios de estudio.

Los resultados obtenidos en los bosques primarios de ladera y cima concuerdan con los obtenidos por Vásquez y Arellano (2012), los cuales utilizaron ecuaciones alométricas generadas para bosques tropicales para determinar la biomasa aérea y carbono almacenado en los bosques del sur y noroccidente de Córdoba, Colombia. Los autores reportaron que a nivel general la mayor concentración de biomasa y carbono se produce en las clases superiores a 70 cm de diámetro.

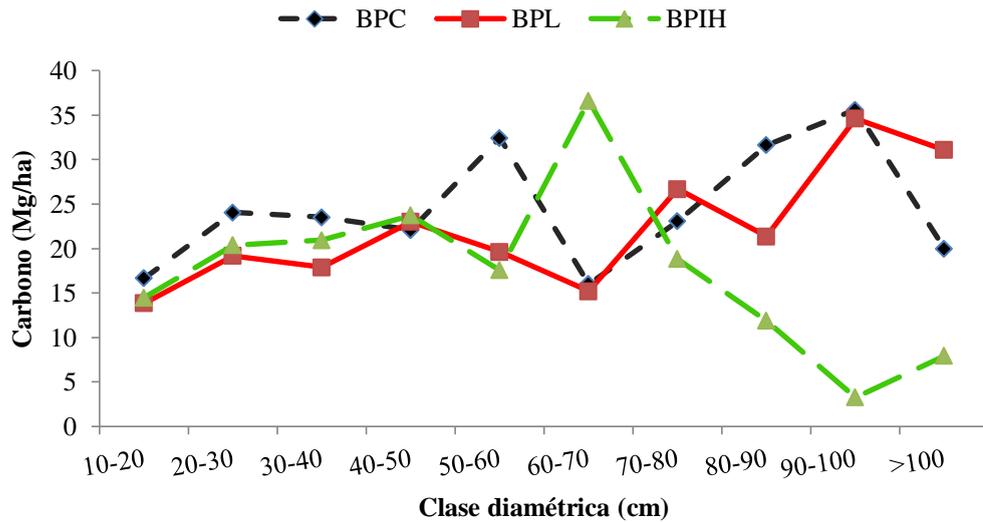


Figura 8. Distribución del contenido de carbono (Mg/ha) por clase diamétrica para los individuos ≥ 10 cm de DAP en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Una particularidad de los hábitats es que la totalidad de las palmas registradas no sobrepasaron los 20 cm de diámetro. Esta característica se podría atribuir a su tallo columniforme, debido a que el engrosamiento de las palmas se produce a partir del crecimiento primario y puede tardar años de manera constante (Müller 2008).

En el caso de los bejucos, los individuos se encuentran en la primera clase diamétrica (10 – 20 cm) a excepción de dos que sobrepasan los 20 cm de diámetro en el BPIH (cuadro 8); sin embargo, presentan un desarrollo similar a las palmas porque crecen rápido en longitud, pero de forma muy lenta en diámetro (Putz 1983), de manera que es raro encontrar bejucos de grandes diámetros, factor determinante en el cálculo del carbono por forma de vida. En promedio se obtuvo que el 99.66% (213.73 ± 35.50 Mg/ha) del carbono se encuentra en los árboles, 0.19% (0.41 ± 0.14 Mg/ha) en las palmas y un 0.15% (0.30 ± 0.11 Mg/ha) en los bejucos. En el caso de la abundancia de los individuos censados, el 86.82% (528.67 ± 40.92 ind./ha) se encuentra en árboles, 11.13% (67.33 ± 21.13 ind./ha) lo constituyen las palmas y el 2.05% (12.67 ± 5.13 ind./ha) en bejucos. Estas condiciones pueden estar relacionadas con los escenarios propios de cada sitio, debido a que las palmas son más abundantes en bosques con inundaciones frecuentes (Kahn *et al.* 1988; Terborgh y Andresen 1998) y suelos con propiedades físicas pobres como la profundidad de enraizamiento superficial (Emilio *et al.* 2013); además, se observa una cantidad importante de palmas de

dimensiones pequeñas, aspecto fundamental en la estimación del C debido a sus bajos contenidos de biomasa. Asimismo, los bejucos son componentes característicos de la vegetación en bosques disturbados (Putz 1983; Schnetzer *et al.* 2000), contextos diferentes a los encontrados en los hábitats estudiados.

A nivel general el 57.87% (306 ± 25.63 ind./ha) de los árboles se ubica en la primera clase diamétrica, los cuales explican el 6.79% (21.18 ± 2.56 Mg C/ha) del contenido total de C para los árboles; sin embargo, se observa que la abundancia tiende a disminuir según aumenta el diámetro. Monge *et al.* (2009) señalan que gran cantidad de árboles son capaces de establecerse durante los primeros años, pero advierten que al engrosar el diámetro, la proporción disminuye debido a las exigencias lumínicas que requieren algunas especies. Este proceso se origina por la competencia natural y ocasiona una alta mortalidad de individuos de algunas especies que no logran competir por las nuevas condiciones en cada sitio.

Por otra parte, se encontraron importantes diferencias con respecto al contenido de carbono por hábitat. El BPIH presenta la abundancia más alta de individuos con respecto a los otros bosques y contrasta como el de menor contenido de C, condición que se podría explicar por la gran presencia de individuos con diámetros pequeños. Asimismo, sobresale como el sitio con mayor contenido de C (0.370 Mg/ha) para el total de los bejucos observados.

Para el caso del BPL se notó el valor superior de carbono en las palmas (0.547 Mg/ha), a pesar de no presentar el mayor número de individuos por hábitat (78 ind./ha). Esta condición puede atribuirse a que la especie dominante entre las palmas es *Iriartea deltoidea*, la cual ha demostrado que sitios con pendientes pronunciadas, son favorables para que los individuos juveniles alcancen la madurez (Cordero y Boshier 2003) y por consiguiente, se observen palmas de mayor tamaño. No obstante, el BPL registró las menores abundancias de árboles (85.04%) y bejucos (2.23%) según los bosques censados.

El BPC se muestra como el sitio con los valores máximos por abundancia (90.35%) y carbono (99.74%) para el total de árboles estudiados. Además, sobresale con la abundancia más alta de bejucos (2.73%) y presenta los valores mínimos para el caso de las palmas con una abundancia de 43 ind./ha (6.91%) y 0.260 Mg C/ha (0.11%). Estas condiciones pueden ser originadas por factores abióticos presentes en el bosque como mayor disponibilidad de luz, debido a que este es uno de los factores determinantes en la germinación y establecimiento de las plántulas (Willan, 1991; Camacho *et al.* 2000; Harms y Paine 2003).

Además, con mayor cantidad de plántulas existen más probabilidades de que estas avancen en sus etapas de desarrollo, hasta posicionarse como regeneración establecida y por consiguiente individuos adultos. Asimismo, es importante destacar la presencia de bejucos, los cuales necesitan de luz solar directa para su desarrollo (Linares 2001).

Cuadro 8. Distribución de los individuos por forma de vida según clase diamétrica, abundancia y contenido de carbono en cada hábitat evaluado de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Forma de vida	BPC		BPL		BPIH	
	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)
Árbol	562	244.465	483	221.849	541	174.869
10-20 cm	330	16.041	279	13.124	309	13.791
20-30 cm	113	24.074	95	19.189	123	20.289
30-40 cm	46	23.511	38	17.901	47	20.944
40-50 cm	22	22.075	26	23.013	24	23.723
50-60 cm	21	32.437	14	19.645	13	17.580
60-70 cm	8	16.016	8	15.212	15	36.616
70-80 cm	6	23.082	9	26.678	5	18.816
80-90 cm	9	31.643	6	21.376	3	11.887
90-100 cm	5	35.608	5	34.634	1	3.283
>100 cm	2	19.979	3	31.078	1	7.942
Bejuco	17	0.363	7	0.177	14	0.370
10-20 cm	17	0.363	7	0.177	12	0.282
20-30 cm	-	-	-	-	2	0.088
Palma	43	0.263	78	0.547	81	0.408
10-20 cm	43	0.263	78	0.547	81	0.408
Total	622	245.091	568	222.574	636	175.647

5.1.2.3. Distribución del carbono según estructura vertical

La distribución del contenido de carbono según la clasificación de las alturas de los individuos, muestra que las mayores concentraciones se encuentran en el estrato medio con valores promedio del 50.96% (108.12 ± 20.47 Mg/ha), seguido del estrato superior con un 39.79% (87.33 ± 3896 Mg/ha) y el inferior con 9.25% (18.99 ± 4.44 Mg/ha). No obstante, esta distribución difiere en el caso del BPC, el cual presenta el valor máximo de C de los hábitats en el estrato superior con un 53.78% (131.80 Mg/ha). Esto puede estar asociado con la fisiografía del hábitat, ya que se sitúan en un punto de máxima expresión en cuanto a la altitud del terreno, donde recibe mayor cantidad de luz solar directa que los bosques de

ladera o con influencia hídrica. De manera inversa a lo expuesto, el BPC registra un 5.76% (14.12 Mg/ha) del contenido total de C en el estrato inferior, resaltando con el valor mínimo de los sitios estudiados (figura 9).

Con respecto al BPL y BPIH se aprecian mayores similitudes según la distribución por estrato. En el primero se encuentra como valor máximo el 59.10% (131.54 Mg/ha) del carbono en el estrato medio, mientras que en el estrato inferior y superior registra los valores medios (8.99 y 31.91 Mg/ha respectivamente) de los bosques. Para el BPIH se encontró que el 53.31% (93.65 Mg/ha) se sitúa en el estrato medio y el 33.69% (59.18 Mg/ha) en el superior y resalta con el valor máximo de los tres hábitats según el contenido en el estrato inferior con un 12.99% (22.82 Mg/ha). Lo anterior podría evidenciar una mayor concentración de árboles de porte medio en estos bosques, los cuales se pueden ver afectados por la fisiografía del terreno, condiciones poco favorables de luz, entre otras causas.

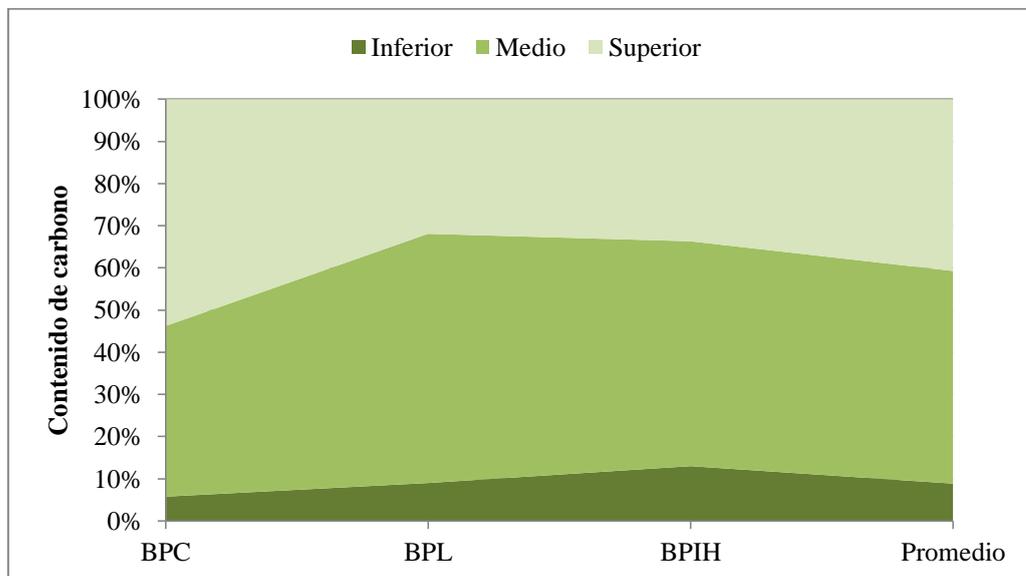


Figura 9. Distribución del contenido de carbono por estrato (inferior, medio y superior) en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Al clasificar el contenido de carbono según la forma de vida (cuadro 9), se observa cómo los árboles presentan las mayores abundancias de individuos y carbono almacenado en cada bosque. Para el caso de las palmas, estas tienden a posicionarse en los primeros dos

estratos (inferior y medio), característica dada porque las cuatro especies observadas (*Astrocaryum standleyanum*, *Cryosophila guagara*, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza*), registran alturas que generalmente oscilan entre los 5 y 30 m (Quesada *et al.* 1997) y se encuentra muy por debajo del dosel. Para el BPIH se reconoció la totalidad (81) de las mismas en el estrato inferior, las cuales equivalen al 18.75% de la abundancia total en el hábitat y únicamente constituyen el 1.80% (0.41 Mg/ha) del contenido de C. Por otro lado, en el BPC se estimaron los valores mínimos del estrato con una abundancia del 12.46% (42 ind/ha), lo que representa el 1.77% (0.25 Mg/ha) del carbono.

Cuadro 9. Distribución de los individuos por forma de vida según estrato, abundancia y contenido de carbono en cada hábitat evaluado de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Estrato	BPC		BPL		BPIH	
	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)
Inferior	337	14.12	380	20.01	432	22.82
Árbol	295	13.87	306	19.52	351	22.42
Bejuco	-	-	1	0.03	-	-
Palma	42	0.25	73	0.47	81	0.41
Medio	238	99.17	171	131.54	179	93.65
Árbol	230	99.02	161	131.33	171	93.43
Bejuco	7	0.14	5	0.13	8	0.22
Palma	1	0,01	5	0.08	-	-
Superior	47	131.80	17	71.02	25	59.18
Árbol	37	131.58	16	71.00	19	59.03
Bejuco	10	0.22	1	0.02	6	0.15
Total	622	245.09	568	222.57	636	175.65

Con respecto al BPL, se observó menor número de palmas (73) que en el BPIH, pero con mayor cantidad de C (0.47 Mg/ha) a nivel del estrato. Esta condición se puede atribuir a que los individuos presentan mayores diámetros y alturas totales en el BPL, lo cual tiene un efecto directo en los resultados, debido a que el modelo seleccionado estima la biomasa utilizando estas variables (Goodman *et al.* 2013).

Los tres bosques evidencian un incremento en la presencia de bejucos en el estrato medio, situándose más individuos en el BPIH (4.47%), seguido del BPC (2.94%) y BPL (2.92%), con reservas del 0.23 (0.22 Mg/ha), 0.14 (0.14 Mg/ha) y 0.10% (0.13 Mg/ha)

(respectivamente) de C en cada hábitat. Caso contrario ocurre con las palmas, en las que se observa una disminución, tanto en la presencia como en el contenido.

En el estrato superior se produce una reducción en la abundancia y las reservas de C de los bejucos en el BPL y BPIH; estas condiciones son opuestas a lo registrado en el BPC, donde se contempla el 58.82% (10 ind./ha) de los bejucos, con un equivalente al 0.17% del carbono del hábitat. Además, este bosque concentra el 99.83% (131.58 Mg/ha) de las reservas de C en 37 individuos, y registra el valor máximo de los tres hábitats. Esta situación se podría explicar debido a que los individuos se encuentran en una posición sociológica ventajosa sobre los demás, de manera que no necesitan competir por luz. Asimismo, son favorecidos en su engrosamiento por la exposición plena, lo cual se traduce en un aumento en la biomasa del individuo y por ende en el contenido de C de cada árbol.

5.1.2.4. Depósitos de carbono en la biomasa del sistema radicular

Para tener una apreciación del C a nivel de ecosistema, es necesario cuantificar las existencias en el suelo procedentes de las raíces y el suelo mineral (Cairns *et al.* 1997). De acuerdo con lo anterior, la estimación del contenido de carbono correspondiente a la biomasa radicular (cuadro 10), mantiene el mismo comportamiento de las reservas de C asociado a la biomasa aérea de los bosques.

En promedio los árboles mantienen el 99.40% (31.17 ± 4.42 Mg/ha) del carbono, seguido por las palmas y los bejucos con el 0.35 y 0.23% (0.11 ± 0.04 y 0.07 ± 0.03 Mg/ha) respectivamente. A nivel general se observa mayor similitud en las reservas de la biomasa radicular que en el componente aéreo, sin embargo, las diferencias se mantienen a menor escala debido a una transformación utilizando una variable logarítmica (Cairns *et al.* 1997).

Sin embargo, los contenidos de C en las raíces pueden estar sujetos a condiciones propias de cada sitio, como profundidad del suelo, ocupación de sitio y por ende de raíces, presencia de rocas, entre otras. De esta manera, existen estudios donde los bosques tropicales presentan sistemas radiculares que alcanzan profundidades máximas de 2 a 5 m según el tipo de bosque (Canadell *et al.* 1996), e incluso hay reportes de profundidades máximas hasta de 18 m en un bosque amazónico (Nepstad *et al.* 1994), de manera que se

podría asumir que a mayor profundidad de suelo (según estratos), incrementan las posibilidades para el desarrollo de las raíces y por consiguiente de su contenido de C.

Cuadro 10. Contenido de carbono de la biomasa del sistema radicular según forma de vida, abundancia y contenido de carbono en cada hábitat evaluado de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Forma de vida	BPC		BPL		BPIH	
	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)	Abundancia (ind./ha)	Carbono (Mg/ha)
Árbol	562	35.34	483	31.62	541	26.54
Bejuco	17	0.09	7	0.04	14	0.08
Palma	43	0.07	78	0.14	81	0.11
Total	622	35.50	568	31.81	636	26.74

5.2. Determinación del carbono en la necromasa

5.2.1. Existencias de carbono asociado al mantillo

El análisis de la necromasa fina revela que existen similitudes entre los valores promedio y la mediana en los tres hábitats evaluados (figura 10). Esto evidencia que existe homogeneidad entre los datos y podría indicar semejanzas en los componentes más finos del mantillo en cada una de las subparcelas muestreadas. Sin embargo, en el BPC y BPIH se aprecian distribuciones más asimétricas. Asimismo, sobresale el BPL como el único bosque donde se registraron valores atípicos leves (0.22 y 1.09 Mg/ha) (Palomino 2004), los cuales se podrían explicar debido a la pendiente pronunciada del terreno. Doll et al. (2008) señalan que existen sitios donde el mantillo se acumula al quedar retenido entre troncos o la vegetación del sotobosque, así como otros donde el mantillo tiende a caer por efecto de la pendiente, suelo desnudo o por efecto de la precipitación.

En términos generales, se encontró que el mayor contenido de carbono según la necromasa fina, lo presenta el BPC (0.75 ± 0.14 Mg/ha), seguido por el BPL (0.65 ± 0.24 Mg/ha) y el BPIH (0.49 ± 0.11 Mg/ha). Esta situación es posible atribuirla a una mejor iluminación en el BPC, producto de su posición con respecto a la fisiografía del terreno, así las especies que reciben mayor luz vertical presentan copas completas y globosas (Acosta *et al.* 2001), aspecto que propiciaría mayor producción de hojas en la vegetación. Además, es posible

que durante los meses en que se realizó el muestreo, coincidiera con el período de floración y fructificación de las especies presentes, el cual se encuentra estrechamente relacionado con la caída de hojas (Gómez 2010) y por consiguiente un aumento en los componentes del mantillo.

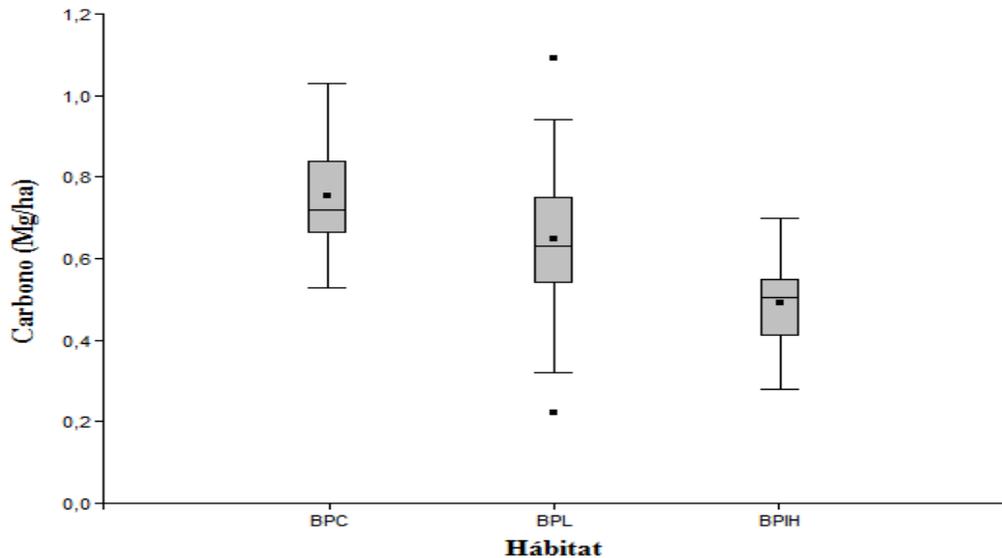


Figura 10. Distribución del carbono (Mg/ha) para la necromasa fina en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.0028$) mediante el análisis de varianza (ANDEVA) (utilizando un $\alpha = 0.05$) para los contenidos de carbono por necromasa fina (Apéndice 4). Además, mediante la prueba de Duncan ($\alpha = 0.05$) se logra determinar que en el BPC las reservas de carbono presentes en la necromasa fina son significativamente diferentes con respecto a los otros hábitats (cuadro 11).

Según el coeficiente de variación, el BPC presenta la mayor homogeneidad de los datos con respecto a los sitios de muestreo, sin embargo no representa la menor desviación estándar (0.14 Mg C/ha). Por el contrario, el BPL muestra la mayor heterogeneidad, reflejada en los valores de los parámetros estadísticos antes mencionados.

Es importante recalcar que el mantillo y su permanencia, depende de la producción primaria de las comunidades vegetales, tasas de descomposición, clima, sustrato y condiciones fisiográficas. Además, los descomponedores de este tipo de materia orgánica suelen incrementarse con la temperatura y la humedad (Arnaldos *et al.* 2004), factores que se conjugan para determinar la variabilidad del mantillo.

Cuadro 11. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para el componente de necromasa fina, en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Hábitat	C (Mg/ha)	s (Mg/ha)	CV (%)
BPC	0.75 a	0.14	18.86
BPL	0.65 b	0.24	36.69
BPIH	0.49 b	0.11	22.14
Promedio	0.63	0.16	25.90

C: carbono; s: desviación estándar; cv: coeficiente de variación. Valores promedio con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Para el caso de la necromasa gruesa se observó mayor heterogeneidad entre los datos analizados, reflejada en las diferencias entre los valores del promedio y la mediana en cada uno de los hábitats (figura 11). Asimismo, según la distribución de los valores de las subparcelas muestreadas, en el BPC se aprecia la mayor variabilidad y rango de los valores de la necromasa gruesa, seguido del BPL y BPIH. Es posible explicar estas condiciones por el motivo de la posición fisiográfica de los bosques, debido a que el BPC se encuentra más expuesto a ser afectado por los fuertes vientos de la zona (observación personal) y en segunda instancia el BPL, lo cual aumenta la caída de partes de la vegetación, mientras que el BPIH se encuentra más resguardado en las cercanías de las pendientes que orientan los cuerpos de agua de la zona. No obstante, en este último bosque se registra la mayor simetría de los datos con respecto a los otros hábitats, sin embargo resalta como el único sitio donde se manifestó un valor atípico extremo (1.44 Mg C/ha) (Palomino 2004) sobre el promedio, el cual se puede atribuir a la gran cantidad de componentes sobre suelo, producto de la caída de una rama en la parcela de medición.

De acuerdo con las reservas de carbono en la necromasa gruesa, se manifiestan las mismas condiciones encontradas en la necromasa fina, donde el mayor contenido se sitúa en el BPC (0.95 ± 0.64 Mg/ha), luego el BPL (0.54 ± 0.34 Mg/ha) y por último el BPIH (0.41 ± 0.37 Mg/ha).

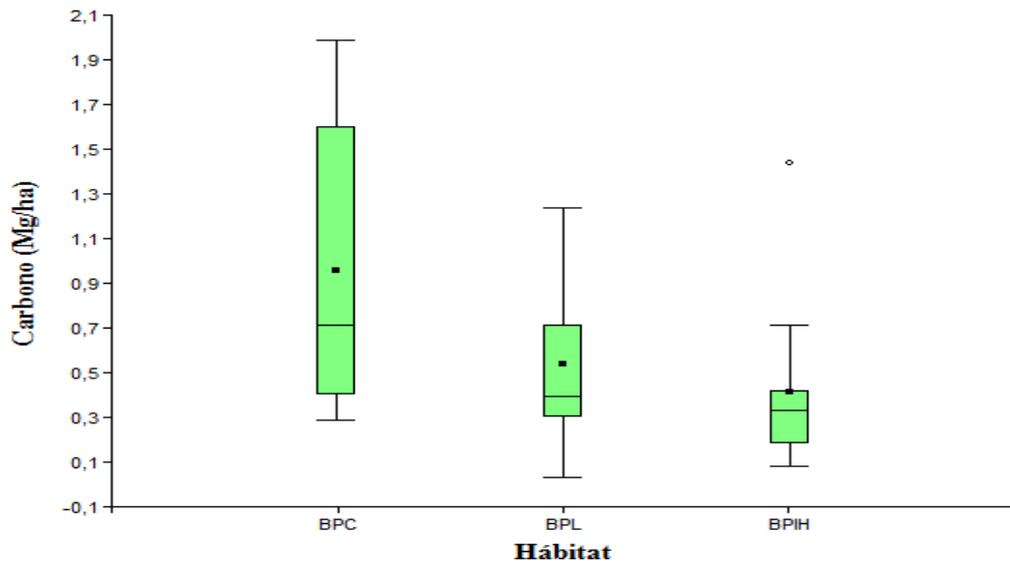


Figura 11. Distribución del carbono (Mg/ha) para la necromasa gruesa en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

El ANDEVA (para un $\alpha = 0.05$) revela que existen diferencias significativas ($p < 0.0205$) en las reservas de carbono presentes en la necromasa gruesa (Apéndice 5). A nivel de sitio, el contenido de C de la necromasa gruesa en el BPC, es significativamente diferente con los otros bosques estudiados de acuerdo con la prueba de Duncan ($\alpha = 0.05$). Este aspecto indica que la diferencia no se debe a causas del azar según la estadística (Manterola *et al.* 2008), de manera que existe una probabilidad muy alta de que se deba a condiciones propias del bosque.

A pesar de que los valores del carbono en la necromasa gruesa presentaron gran variabilidad, se observaron mayores similitudes en los valores promedio, presentes en el BPL y BPIH. Además, el BPL muestra la menor heterogeneidad según los parámetros de los estadísticos calculados (cuadro 12), opuesto a los valores observados en la necromasa fina.

Cuadro 12. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para el componente de necromasa gruesa, en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Habitat	C (Mg/ha)	s (Mg/ha)	CV (%)
BPC	0,95 a	0,64	67,22
BPL	0,54 b	0,34	64,01
BPIH	0,41 b	0,37	89,36
Promedio	0,63	0,45	73,53

C: carbono; s: desviación estándar; cv: coeficiente de variación. Valores promedio con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

5.2.2. Existencias de carbono asociado a la madera muerta

Los contenidos de carbono en madera fina presentan distribuciones asimétricas en los tres hábitats evaluados, existiendo importantes diferencias entre el valor promedio y la mediana del C a nivel general (figura 12). Conjuntamente, se observan valores atípicos en todos los bosques: uno leve (7.33 Mg/ha) en el BPC, uno extremo en el BPL (8.06 Mg/ha) y uno leve (3.83 Mg/ha) y otro extremo (5.67 Mg/ha) en el BPIH, los cuales repercuten directamente en el resultado del promedio por hábitat (Perea y Algarabel 1999).

Según los resultados obtenidos el BPC alberga los mayores contenidos de C (2.24 Mg/ha), seguido del BPL (1.81 Mg/ha) y BPIH (1.07 Mg/ha). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ($p < 0.4196$) según el ANDEVA ($\alpha = 0.05$) para los contenidos de C en la madera fina (Apéndice 6), por lo tanto la diferencia entre los contenidos de madera fina para los tres hábitats se debe a causas aleatorias y a su alta variabilidad (Manterola *et al.* 2008).

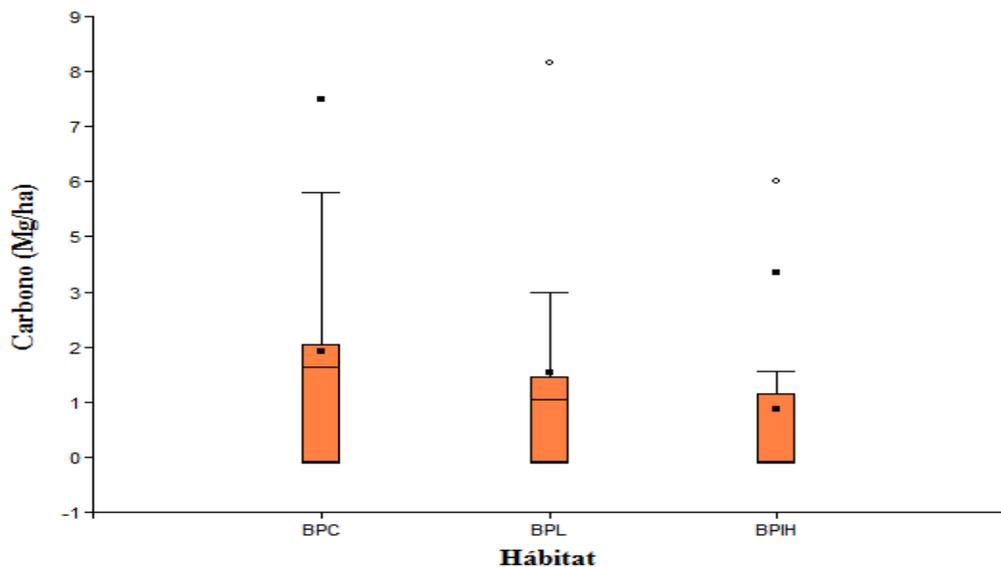


Figura 12. Distribución del carbono (Mg/ha) para la madera fina en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Los valores de C asociados a la madera gruesa evidencian distribuciones más asimétricas que las correspondientes a la madera fina, reflejándose mayor heterogeneidad en los contenidos por hábitat. Además, se encontraron valores atípicos extremos para los tres bosques, acentuándose la presencia de los mismos en el BPL (figura 13).

Las reservas de C en la madera gruesa demuestran mayores contenidos en el BPC (26.79 Mg/ha), después en el BPL (5.17 Mg/ha) y por último en el BPIH (4.38 Mg/ha) (cuadro

13), patrón que se repite con la madera fina. Además, según el ANDEVA ($\alpha= 0.05$) no existen diferencias significativas ($p<0.0790$) entre los bosques (Apéndice 7), de manera que las diferencias entre los contenidos de C en la madera gruesa se deben a causas aleatorias y a su alta variabilidad (Manterola *et al.* 2008) en los tres hábitats.

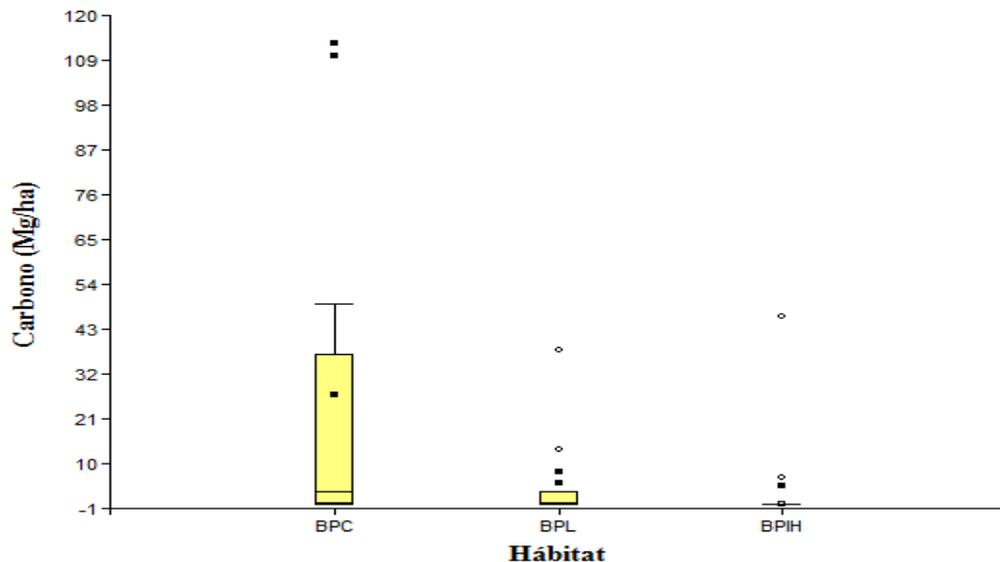


Figura 13. Distribución del carbono (Mg/ha) para la madera gruesa en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Los valores promedio de las reservas de C de la madera muerta concuerdan con diferentes estudios (Navarrete *et al.* 2011), los cuales señalan que las estimaciones de C en la madera muerta en bosques del trópico, oscilan entre 0 y 30 Mg/ha y constituyen entre el 6 y 25% de la biomasa total de un ecosistema forestal. En términos de carbono llegan a representar hasta el 22% del total que alberga el bosque (Delaney *et al.* 1998; Eaton y Lawrence 2006; Chao *et al.* 2009).

Estudios realizados en bosques primarios montanos de Colombia, hallaron un total de 3.1 Mg C/ha en la madera muerta (Herrera *et al.* 2003), mientras que Navarrete *et al.* (2011) realizaron una prueba piloto en una gradiente altitudinal en bosques andinos del Departamento de Antioquía y encontraron valores entre los 6.3 y 34.4 Mg C/ha. Además, los autores sugieren que a menores altitudes, la mortalidad en pie de los árboles tiende a disminuir, pero en estos, se incrementa la mortalidad por caída.

El contexto de los bosques en Antioquía difiere de lo observado en los bosques evaluados, pues para el BPC (punto más alto en cuanto a la altitud del terreno) se registraron las mayores concentraciones de madera muerta, mientras que en el BPIH (bosques asociados a

cuerpos de agua) hábitat ubicado en el plano más bajo según la altitud de los tres, se observaron los menores. Además, Chao *et al.* (2009) indica que la manera de como mueren los árboles, puede obedecer a condiciones abióticas del bosque, de manera que existen diferentes causas en estos, que repercuten en el contenido de madera muerta.

Bajo esta premisa, existen varias razones que podrían explicar el comportamiento de los valores de C en la madera muerta. Primero la cantidad, Harmon y Sexton (1996) afirman que la presencia de este recurso en los ecosistemas forestales depende de la longitud y el diámetro considerado, así como la posición del material desprendido en el suelo, debido a que puede fraccionarse en otros componentes. Además, el tiempo que el C permanece en la madera muerta obedece a la mortalidad de los individuos, pero también a la tasa de descomposición de estos, (Palace *et al.* 2007), entre otras causas.

Cuadro 13. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para la madera fina (MF) y gruesa (MG), en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Hábitat	C (Mg/ha)		s (Mg/ha)		CV (%)	
	MF	MG	MF	MG	MF	MG
BPC	2.24a	26.79a	2.32	42.69	103.69	159.37
BPL	1.81a	5.17a	2.28	11.09	126	214.53
BPIH	1.07a	4.38a	1.87	13.24	174.2	301.93
Promedio	1.71	12.11	2.16	22.34	134.63	225.28

C: carbono; s: desviación estándar; cv: coeficiente de variación. Valores promedio con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

En general, en la dinámica de la sucesión y cicatrización del bosque, la necromasa fina está más asociada a caída de hojas y ramas de pequeñas dimensiones, lo cual son procesos continuos y muy relacionados con la variación estacional y los cambios en las fases fenológicas de las especies. En el caso de componentes de mayor tamaño como la necromasa gruesa, madera gruesa y fina, se relaciona con aquellas partes del árbol que están constituidas por madera principalmente, donde la misma requiere de mayores periodos para completar los procesos de descomposición y repercute en la acumulación de material por periodos más extensos.

5.2.3. Correlación de los componentes de la necromasa

Existen correlaciones positivas entre los diferentes componentes de la necromasa en los bosques evaluados. Según el coeficiente de correlación de Spearman (figura 14) y la clasificación propuesta por Evans (1996) se establecen las siguientes relaciones:

- **MG – NF**: la correlación entre la madera gruesa y la necromasa fina es débil ($r = 0.29$), no es significativa ($p < 0.086$) y sucede de la madera gruesa a la necromasa fina.
- **MG – NG**: la correlación de la madera gruesa y la necromasa gruesa es moderada ($r = 0.48$), es significativa ($p < 0.004$) y puede originarse de la madera gruesa a la necromasa gruesa.
- **MG – MF**: la correlación entre la madera gruesa y fina es débil ($r = 0.31$), no es significativa ($p < 0.065$) y ocurre de la madera gruesa a la fina.
- **MF – NG**: la correlación entre madera fina y necromasa gruesa es muy débil ($r = 0.14$), no es significativa ($p < 0.423$) y se produce en sentido madera muerta – necromasa.
- **MF – NF**: la correlación entre la madera fina y la necromasa fina es débil ($r = 0.34$), es significativa ($p < 0.050$) y únicamente puede darse de la madera muerta a la necromasa.
- **NG – NF**: la correlación entre la necromasa gruesa y fina es débil ($r = 0.36$), es significativa ($p < 0.030$) y se origina de la necromasa gruesa a la fina.

Estas relaciones se establecen respetando el sentido biológico de los componentes y considerando su significancia estadística. De esta manera, a nivel general no se evidencian dependencias muy marcadas, sin embargo es posible apreciar correlaciones positivas, las cuales podrían ser ocasionadas por los procesos de descomposición y segmentación de los componentes leñosos en partes más pequeñas.

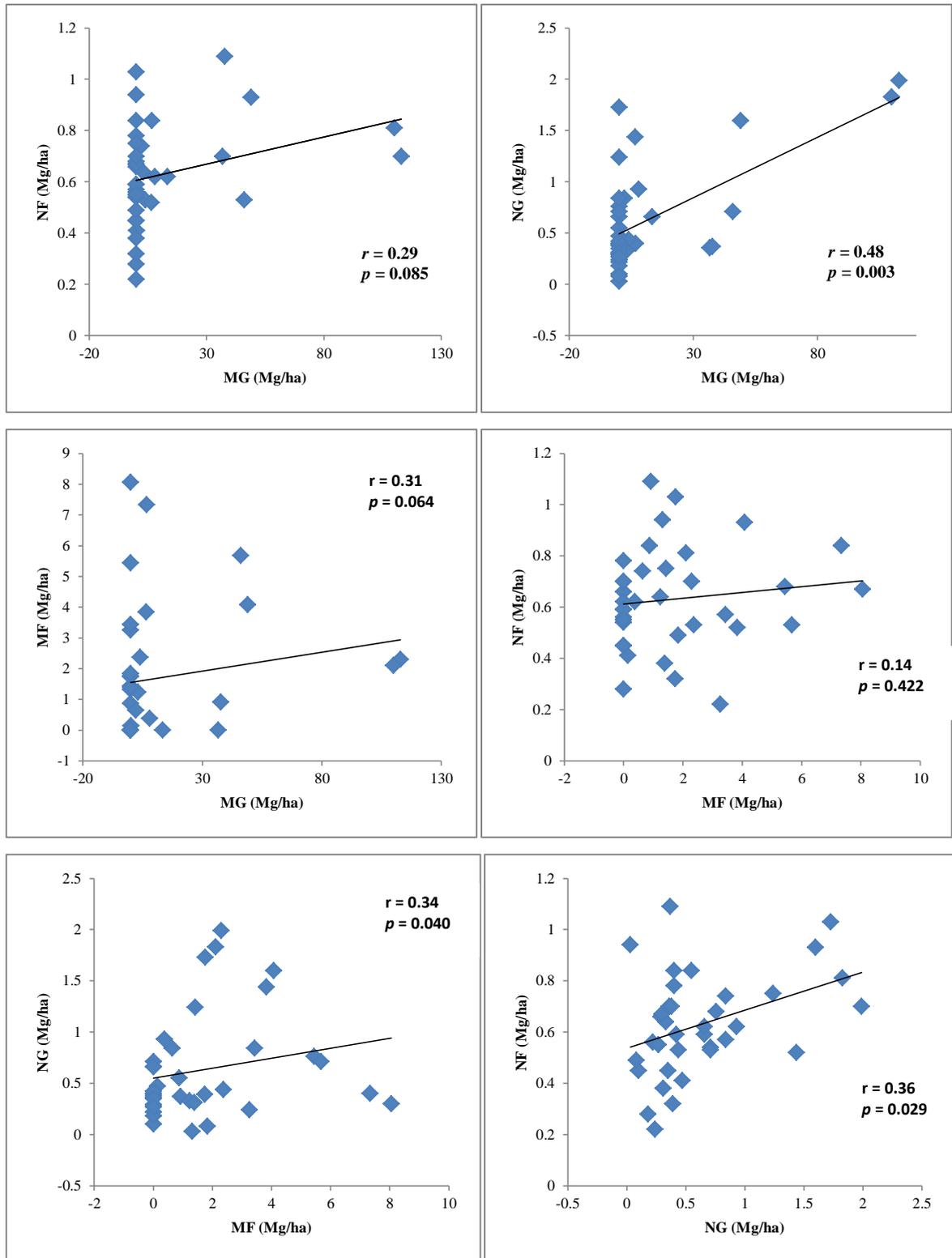


Figura 14. Relación entre los diferentes componentes de la necromasa en el BPIH de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. Donde NF: necromasa fina, NG: necromasa gruesa, MF: madera fina, MG: madera gruesa, r : coeficiente de correlación de Spearman.

5.3. Cuantificación del carbono orgánico del suelo

5.3.1. Contenido de carbono en el suelo

A nivel general, los contenidos de C en el suelo presentan distribuciones simétricas para las tres profundidades estudiadas (0 -15, 15 – 30 y 30 – 45 cm) (figura 15). Específicamente, en el BPC se evidencia mayor homogeneidad entre los datos según las semejanzas dentro de los valores promedio (39.05, 64.67 y 81.19 Mg/ha). De manera inversa, en el BPL se observó mayor heterogeneidad según incrementa la profundidad del suelo, resaltando dos valores atípicos leves (Palomino 2004) entre los 15 y 30 cm de profundidad y un valor máximo (203.8 Mg C/ha) entre los 30 y 45 cm.

El BPIH presenta los menores contenidos de C a nivel de suelo para las tres profundidades, condición que se podría atribuir a la alta “pedregosidad” observada en el suelo del bosque (apreciación en campo) y su estrecha relación con la densidad aparente (proporción entre los sólidos y el espacio poroso). Además, exhibe dos valores atípicos, los cuales según Palomino (2004) se consideran como leve (42.01 Mg C/ha) en los primeros 15 cm de profundidad del suelo y otro extremo (157.02 Mg C/ha) entre los 15 y 30 cm.

Una de las posibles causas por las que se aprecien los valores atípicos con tendencias a incrementar los contenidos de C, se puede atribuir a la presencia de residuos orgánicos como la madera muerta. Este material puede acumularse por periodos prolongados (años) y perdurar por sus procesos de descomposición muy reducidos cuando se encuentra bajo el suelo (Martínez *et al.* 2008; Moroni *et al.* 2015). De esta manera, existe la posibilidad de que los puntos de muestreo coincidan con este material, el que al encontrarse en el suelo fija y acumula C (Barranco 2002).

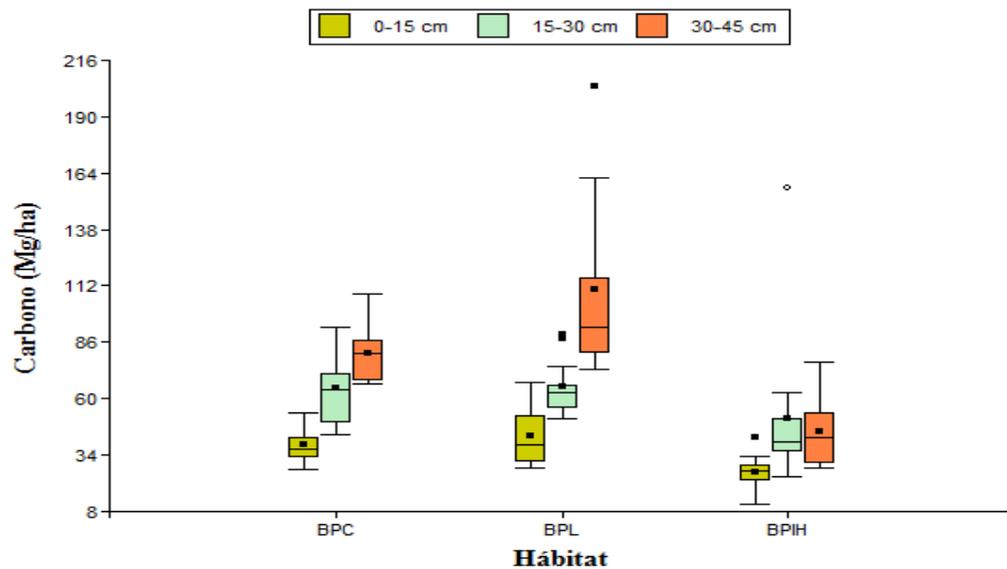


Figura 15. Distribución del carbono orgánico del suelo (Mg/ha) para tres profundidades en los hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

El BPL presenta el mayor contenido de C en cada una de las profundidades y registra el valor máximo de los hábitats (110.16 ± 41.05 Mg/ha) entre los 30 y 45 cm de profundidad. Posteriormente, el BPC presenta los valores intermedios y con menor contenido de C resalta el BPIH, el cual cuenta con el valor mínimo de los bosques (26.13 ± 8.26 Mg/ha) en los primeros 15 cm de profundidad (figura 16).

A nivel general, la materia orgánica es un componente que se encuentra en grandes cantidades en los primeros centímetros de suelo y disminuye conforme se incrementa la profundidad, lo cual produce una disminución del contenido de C orgánico (Núñez 1985, Carvajal *et al.* 2009). Sin embargo, en el presente estudio se observa una tendencia que a mayor profundidad, mayor contenido de C orgánico, no obstante, este comportamiento se mantiene en los bosques de ladera y cima, pues para el caso del BPIH se da una mayor concentración del C entre los 15 y 30 cm de profundidad. Estos resultados son opuestos a lo encontrado por Powers y Schlesinger (2002) en suelos de bosques de la zona norte de Costa Rica, los cuales determinaron que el contenido de C tiende a disminuir con la profundidad. Por otro lado, Cunalata *et al.* (2013) en los páramos de Ecuador, observaron que el carbono orgánico total también aumentaba con la profundidad. Estos incrementos se podrían explicar gracias al aporte que realizan las raíces de la vegetación o la microfauna del suelo (Diekow *et al.* 2005); sin embargo, el C en los suelos forestales puede variar entre

20 y más de 300 Mg/ha debido a las condiciones climáticas y tipo de bosque (Aguilar 2011).

De acuerdo con las investigaciones realizadas por Aguilar (2011) en bosques primarios distribuidos en el Corredor Biológico Osa, se determinó que los suelos almacenaban 92.29 ± 14.37 Mg C/ha en los primeros 30 cm de profundidad. Una comparación con el presente estudio demostraría alta afinidad, pues los bosques estudiados concentran 96.42 ± 17.05 Mg C/ha hasta los 30 cm de profundidad. Estos valores son superiores a los reportados por Powers y Schlesinger (2002) en bosques ubicados en el noreste del país, los cuales encontraron que en promedio acumulan 82.20 ± 16.43 Mg C/ha (igual profundidad).

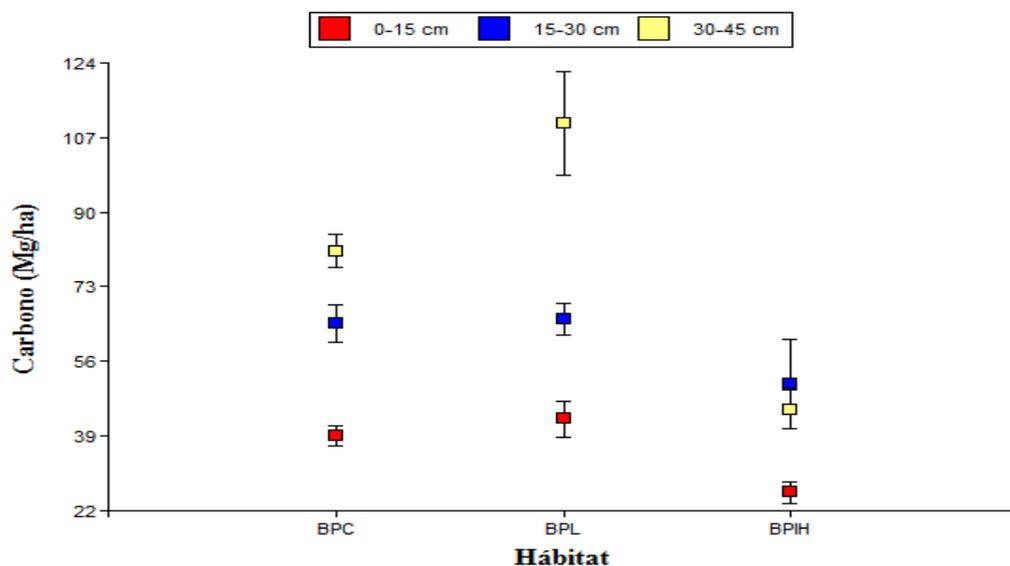


Figura 16. Comparación del carbono orgánico del suelo (Mg/ha) para tres profundidades en los hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. Los puntos representan la mediana, y las líneas verticales, el error estándar.

Al analizar las diferencias entre el C orgánico según profundidad, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.0001$) según el ANDEVA ($\alpha = 0.05$) entre las profundidades evaluadas en el BPC y BPL (Apéndice 8). Asimismo, mediante la prueba de Duncan ($\alpha = 0.05$) se logró determinar que las diferencias en los contenidos de C se evidencian entre las tres profundidades evaluadas en cada uno de los hábitats (cuadro 14).

En el caso del BPIH el ANDEVA (para un $\alpha = 0.05$) revela que existen diferencias significativas ($p < 0.0295$). Específicamente, se determinó que entre los primeros 15 cm de suelo, el contenido de C orgánico es significativamente diferente a las demás.

Cuadro 14. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para tres profundidades, en los hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Hábitat	Profundidad (cm)	C (Mg/ha)	s (Mg/ha)	CV (%)
BPC	0-15	39.06 a	7.99	20.47
	15-30	64.67 b	14.68	22.70
	30-45	81.19 c	12.88	15.86
BPL	0-15	42.88 a	13.86	32.33
	15-30	65.72 b	12.4	18.86
	30-45	110.16 c	41.05	37.27
BPIH	0-15	26.13 a	8.26	31.63
	15-30	50.81 b	35.09	69.06
	30-45	45.06 b	15.12	33.56

C: carbono; s: desviación estándar; cv: coeficiente de variación. Valores promedio con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Según las comparaciones de C orgánico por hábitat, se encontraron diferencias significativas estadísticamente ($p < 0.0010$) en los primeros 15 de profundidad ($\alpha = 0.05$), observándose que el C orgánico es significativamente diferente en el BPC con respecto a los otros sitios y presenta la menor variabilidad (Apéndice 9), de manera que no se debe a causas aleatorias del muestreo (Manterola *et al.* 2008). Por otro lado, entre los 15 y 30 cm no se encontraron diferencias significativas ($p < 0.2257$), sin embargo, en el BPL resalta con la variabilidad más alta de los bosques, de acuerdo con el coeficiente de variación.

Finalmente, se aprecia que entre los 30 y 45 cm existen diferencias significativas ($p < 0.0001$), en las que las concentraciones de C difieren estadísticamente entre los tres hábitats estudiados (cuadro 15). Además, resalta el hecho de que a mayor profundidad, existe mayor variabilidad entre las reservas de C orgánico con respecto a la desviación estándar.

Cuadro 15. Contenido de carbono, desviación estándar y coeficiente de variación para cada bosque según profundidad, en los tres tipos de hábitats evaluados de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Profundidad (cm)	Hábitat	C (Mg/ha)	s (Mg/ha)	CV (%)
0-15	BPC	39.06 a	7.99	20.47
	BPL	42.88 b	13.86	32.33
	BPIH	26.13 b	8.26	31.63
	Promedio	36.02	10.04	28.14
15-30	BPC	64.67 a	14.68	22.70
	BPL	65.72 a	12.40	18.86
	BPIH	50.81 a	35.09	69.06
	Promedio	60.40	20.72	36.87
30-45	BPC	81.19 a	12.88	15.86
	BPL	110.16 b	41.05	37.27
	BPIH	45.06 c	15.12	33.56
	Promedio	78.80	23.02	28.90

C: carbono; s: desviación estándar; cv: coeficiente de variación. Valores promedio con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

El contenido de C orgánico del suelo puede ser afectado por diversos factores como la disminución en la cantidad de biomasa (sobre y debajo del suelo) que se integra a la tierra, los cambios en la humedad del suelo y en los regímenes de temperatura que acentúan la velocidad de descomposición de la materia orgánica y perturbaciones inducidas como la labranza (Lal 2005). Además, otro factor que influye en la capacidad de los suelos para almacenar C orgánico, es el alto régimen de precipitación pluvial (Arreaga 2002, Lal 2005). Lugo y Brown (1993) concuerdan en este aspecto, debido a que observaron en un bosque primario de Costa Rica, que la variabilidad del C orgánico del suelo incrementa de acuerdo con la disponibilidad de agua; en cuanto al caso del sitio de estudio se tiene para el periodo 2000-2005 un promedio de precipitación anual colectado en la estación de Rincón de Osa del Instituto Meteorológico Nacional (IMN) de 4191,6 mm (Solano 2007), lo que permite deducir que existe una mayor disponibilidad de agua en estos hábitats.

5.3.2. Existencias de carbono a nivel de hábitat

A nivel de hábitat se encontraron marcadas diferencias entre el aporte del C total que se encuentra en los componentes evaluados (cuadro 16), donde se observa que cerca del 49% del carbono se halla almacenado en la biomasa aérea y especialmente en los árboles. En segunda instancia se aprecia que en promedio un 40% se ubica en el suelo, destacando los mayores contenidos entre los 15 y 30 cm de profundidad. Luego le siguen los componentes de la biomasa del sistema radicular, madera muerta y necromasa con un 7.30%, 3% y 0.30% respectivamente. Estos resultados refuerzan la importante labor que desempeña el componente aéreo en los ecosistemas forestales, así como las existencias de carbono orgánico del suelo, donde ambos se encuentran estrechamente relacionados, en especial el aporte que realiza la biomasa a través de la incorporación y cambios en los contenidos de materia orgánica que reciben e incorporan lentamente en los macro y microporos del suelo; además, es relevante tomar en cuenta cómo las formas de vida presentes pueden ser determinantes para contar con áreas de mayor o menor capacidad para almacenar carbono. En el caso de la biomasa aérea, este componente va a tener un efecto directo sobre los otros reservorios; asimismo, conforme la vegetación alcanza la madurez y luego muere, estos se verán reflejados en los componentes a nivel de biomasa muerta y de suelo.

Cuadro 16. Contenido de carbono total para cada hábitat evaluado según los diferentes componentes analizados en los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Hábitat	Biomasa aérea						Biomasa radicular						NF		NG		MF		MG		Carbono orgánico del suelo						Total
	A		P		B		A		P		B								0-15		15-30		30-45				
	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha	%	Mg/ha		
BPC	244.45	49.26	0.26	0.05	0.36	0.07	35.34	7.12	0.07	0.01	0.09	0.02	0.75	0.15	0.95	0.19	2.24	0.45	26.79	5.40	39.06	7.87	64.67	13.03	81.19	16.36	496.22
BPL	221.85	46.09	0.18	0.04	0.55	0.11	31.62	6.57	0.14	0.03	0.04	0.01	0.65	0.14	0.54	0.11	1.81	0.38	5.17	1.07	42.88	8.91	65.72	13.65	110.16	22.89	481.31
BPIH	174.87	52.87	0.37	0.11	0.41	0.12	26.54	7.24	0.11	0.03	0.08	0.02	0.49	0.15	0.41	0.12	1.07	0.32	4.38	1.32	26.13	7.90	50.81	15.36	45.06	13.62	330.73
Promedio	213.72	49.41	0.27	0.07	0.44	0.10	31.17	6.98	0.11	0.02	0.07	0.02	0.63	0.15	0.63	0.14	1.71	0.38	12.11	2.60	36.02	8.23	60.40	14.01	78.80	17.62	436.09

A: árbol; P: palma; B: bejuco; NF: necromasa fina; NG: necromasa gruesa; MF: madera fina; MG: madera gruesa

5.4. Análisis silvicultural de las reservas de carbono

Se considera proponer tres escenarios para visualizar la silvicultura del carbono como una técnica de manejo del bosque. En el primer escenario no se realiza ningún tipo de manejo sobre el bosque evaluado. El segundo consiste en un manejo de la masa forestal en pie. Y el tercero concierne al manejo de los árboles en pie y al potencial de la madera muerta o caída.

5.4.1. Estado actual del recurso forestal

La distribución de los individuos según la abundancia, muestra que en promedio un 63.3% (385.3 ± 19.4 ind) de los individuos se ubican en la clase diamétrica inferior (10 – 20 cm). Un 18.2% (111 ± 15.1 ind) de los individuos se sitúan en la clase 20 – 30 cm y 7.16% (43.7 ± 15.1 ind) en la clase 30 – 40 cm. Asimismo, se evidencia un patrón en el que las clases diamétricas inferiores poseen un alto número de individuos y conforme aumenta el diámetro, el número de individuos disminuye proporcionalmente en cada una de las clasificaciones, según el tipo de individuo (cuadro 17). De acuerdo con Lamprech (1990), se denota una distribución diamétrica discetánea en forma de “J” invertida, típica de bosques naturales. Este comportamiento es importante porque permite garantizar la viabilidad de las poblaciones de las especies. De esta manera, los individuos que se encuentran entre la regeneración no establecida (<10 cm de diámetro), con el transcurso de los años ocupan las clases diamétricas superiores y se encargan de renovar las poblaciones (Garzón 2001).

Al realizar una clasificación de los individuos según su tipo (comercial, no comercial y no se dispone de información), se observó que el 20.29% de los mismos se clasifica como especies comerciales, el 47.57% no son comerciales y para el 32.14% restante no se encontró información. Estas condiciones se pueden atribuir a la alta diversidad de especies presentes en los bosques húmedos tropicales (Louman *et al.* 2001), a la falta de información de estas, que algunas no alcanza dimensiones comerciales, mala forma o porte del tronco, nicho de mercado no definido, entre otros aspectos. Lamprecht (1990), Whitmore (1997), Berry (2002) y Asquith (2002), indican que existen muchas especies en los bosques tropicales, que mantienen una diversidad extraordinaria, no obstante, el número de individuos por especie es bajo, en particular las utilizadas como comerciales. Además, según Guariguata y Ostertag (2002), la mayor acumulación de individuos pequeños, permite la agrupación de mayor riqueza en las clases inferiores, en las que

muchas de ellas no llegan a alcanzar el diámetro mínimo de corta (60 cm Dap). Condit *et al.* (1996) explican que estas condiciones de los bosques se atribuyen a que la riqueza de especies disminuye al aumentar la clase diamétrica.

Las especies comerciales presentan una relación inversa con respecto a la distribución de la abundancia de los individuos según tipo, las cuales mantienen los valores superiores con respecto al comportamiento del área basal (41.68%), volumen (52.39%), carbono aéreo (52.09%) y radicular (48.26%). Posteriormente, le siguen las especies no comerciales, y por último, de las que no se encontró información (cuadro 17). Estas condiciones de los bosques denotan la dominancia de individuos comerciales, un alto potencial productivo del recurso forestal y gran capacidad para almacenar carbono en la biomasa aérea y radicular.

De manera particular, los valores máximos de área basal, volumen y contenido de C de las especies comerciales se observan después de los 60 cm de diámetro (figura 17), en especial en el volumen de estos. Este aspecto concuerda con lo expuesto por Slik *et al.* (2013), quienes realizaron un estudio a nivel continental y pantropical, concluyendo que los árboles mayores a 70 cm de diámetro almacenan grandes cantidades de carbono debido a su volumen de madera.

Cuadro 17. Distribución de la abundancia, área basal, volumen, carbono aéreo y radicular según uso de mercado y clase diamétrica en los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Tipo de individuo	Ab (ind./ha)	G (m²/ha)	Vol (m³/ha)	CA (Mg/ha)	CS (Mg/ha)
Comercial	121.00±12.12	15.43±5.61	197.72±86.71	111.71±44.27	15.13±5.61
10-20	47.67±3.51	0.78±0.10	3.35±0.45	2.65±0.39	0.55±0.07
20-30	25.33±6.51	1.23±0.25	10.18±0.77	5.60±0.66	1.00±0.12
30-40	15.33±3.51	1.44±0.35	15.27±4.58	7.93±3.03	1.28±0.47
40-50	10.00±2.65	1.61±0.45	17.98±6.15	10.71±2.11	1.60±0.32
50-60	6.67±4.04	1.52±0.88	20.19±12.81	10.86±5.82	1.54±0.84
60-70	4.33±2.08	1.43±0.63	19.58±6.14	9.51±5.11	1.30±0.68
70-80	3.33±1.53	1.42±0.69	21.19±11.02	11.64±3.61	1.51±0.49
80-90	4.00±3.00	2.25±1.76	29.82±21.13	14.59±10.16	1.88±1.32
90-100	4.00±1.41	2.87±0.97	43.60±16.98	29.86±8.13	3.57±1.01
>100	1.67±0.58	1.84±0.84	31.11±15.64	18.33±9.66	2.09±1.05
No comercial	283.67±13.32	13.24±1.53	111.40±21.21	65.15±8.00	10.18±1.01
10-20	188.67±10.60	2.94±0.26	8.05±2.66	6.70±0.94	1.43±0.19
20-30	54.33±2.89	2.50±0.16	18.08±2.59	10.64±1.86	1.93±0.31
30-40	18.67±2.52	1.72±0.15	15.59±2.19	8.72±0.93	1.43±0.16
40-50	8.00±1.73	1.24±0.24	11.79±2.95	6.92±2.58	1.05±0.38
50-60	6.33±1.53	1.45±0.44	13.43±8.60	8.52±4.11	1.24±0.56
60-70	3.33±2.08	1.11±0.68	14.08±10.06	7.83±6.34	1.06±0.84
70-80	3.00±0.00	1.29±0.02	18.07±1.30	9.35±2.61	1.23±0.30
80-90	1.67±0.58	0.94±0.36	10.76±8.24	6.08±3.13	0.79±0.39
90-100	2.00	1.43	22.67	10.53	1.30
NI	191.67±38.55	8.35±2.40	68.25±12.44	37.58±9.55	6.03±1.58
10-20	149.00±25.12	2.22±0.39	7.15±1.31	5.65±1.11	1.23±0.24
20-30	31.33±11.02	1.40±0.49	9.63±3.39	4.98±1.61	0.92±0.30
30-40	9.67±5.51	0.90±0.51	8.35±3.21	4.14±2.19	0.68±0.36
40-50	6.00±2.00	0.96±0.37	9.58±2.31	5.30±2.01	0.81±0.30
50-60	3.00±1.73	0.70±0.40	6.59±3.79	3.85±1.94	0.56±0.29
60-70	2.67±2.08	0.88±0.65	9.18±6.14	5.28±4.02	0.73±0.56
70-80	2.00±1.41	0.85±0.62	12.68±5.09	7.48±4.07	0.97±0.54
80-90	1.00	0.52	6.78	2.91	0.39
90-100	1.00	0.73	6.25	3.28	0.43
>100	1.00	0.93	14.89	4.02	0.52
Total	596.33±31.90	37.02±3.46	377.36±82.10	214.44±35.43	31.35±4.40

Ab: abundancia; G: área basal; Vol.: volumen; CA: Carbono aéreo; CS: Carbono radicular; NI: no hay información

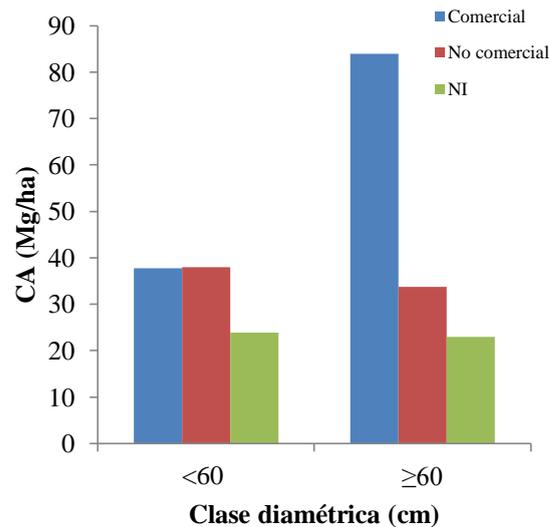


Figura 17. Carbono presente en los individuos superiores (≥ 60 cm) e inferiores (< 60 cm) al diámetro mínimo de corta, según su uso de mercado para los bosques primarios en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

5.4.2. Estado fitosociológico

Las condiciones del estado fitosociológico del bosque que permiten conocer las condiciones de iluminación, forma de copa y calidad de fuste, como un medio de evaluar el estado de la masa forestal y su factibilidad de manejo. A nivel general la mayoría de los individuos se ubican en las primeras tres clases según las condiciones de fuste y copa (figura 18). El grupo de las especies comerciales, constituye el 25% (48.33 ind./ha) de la clase I y el 22.92% (47.67 ind./ha) de la clase II, disminuyendo el número de individuos según aumenta la clase de fuste de estos. Con respecto a las condiciones de copa, la mayoría de individuos se sitúa en la clase III con un 40.69% (94 ind./ha), seguido de la clase II y I con 37.43% (93.33 ind./ha) y 19.93% (38.67 ind./ha) respectivamente. Esta misma tendencia es recurrente en las tres primeras condiciones de iluminación, destacando la clase III con la mayor concentración de individuos. Las características antes descritas son importantes porque permiten discernir condiciones de los individuos que favorecen su crecimiento y facilitan su clasificación como posibles “árboles de interés comercial”, así como clarificar procedimiento para direccionar tratamientos silviculturales sobre los recursos. Asimismo, se faculta el ordenamiento de la masa forestal, con el fin de aumentar el valor productivo del bosque y “dinamizar” el ciclo natural del carbono.

A nivel general, los individuos no comerciales dominan la mayoría de las clases en las tres condiciones evaluadas, presentando los valores máximos (52.24% y 56.01% respectivamente) en la clase I para las condiciones de fuste y copa, mientras que en la condición de iluminación se observó en la clase III (49.23%). Este tipo de clasificación así como la expuesta por los individuos de los que no se registró información, constituye la masa forestal potencial sobre la cual se apliquen medidas prácticas para manejar la abundancia de las mismas y favorecer el crecimiento de las especies comerciales.

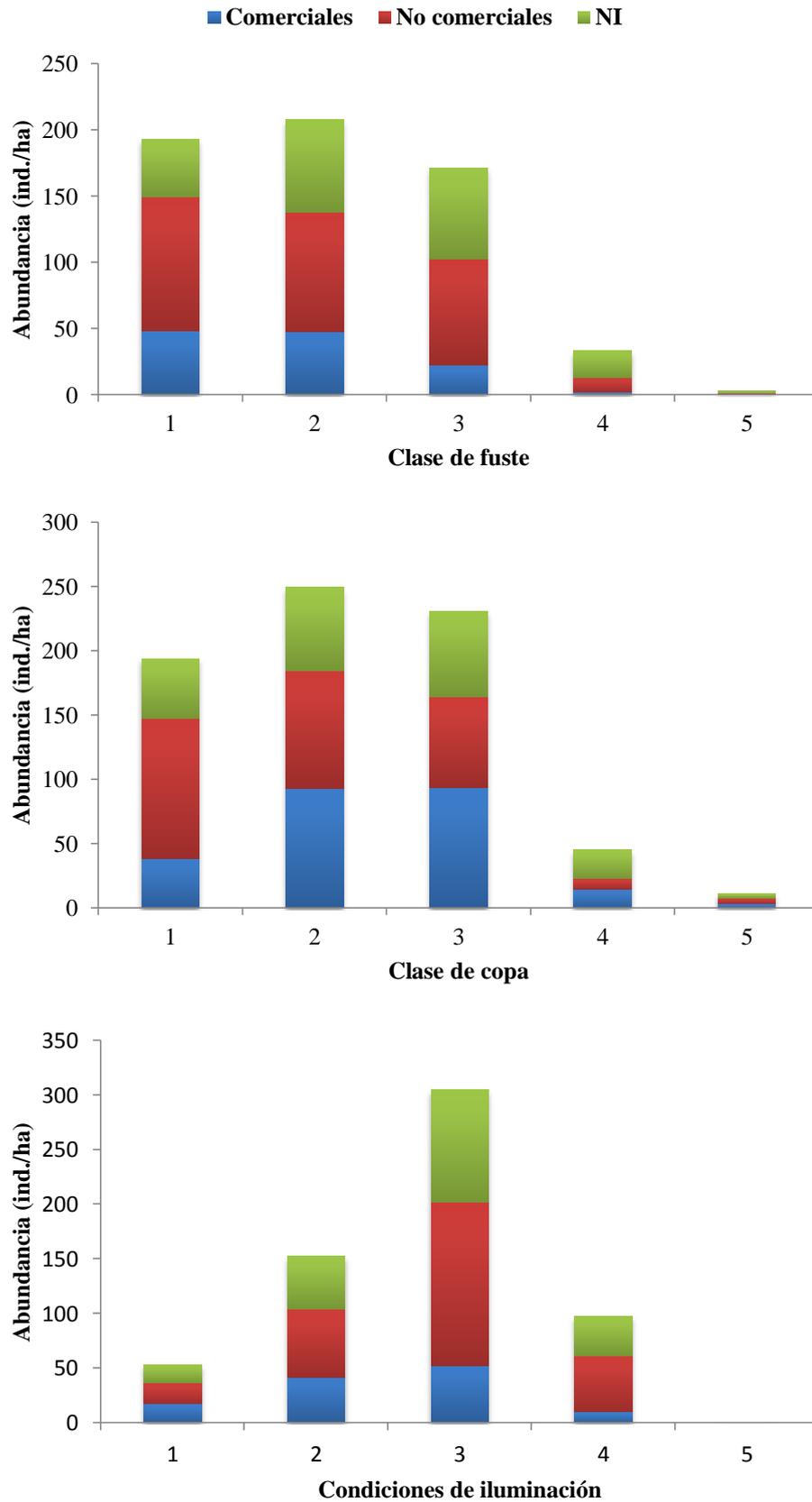


Figura 18. Abundancia de los individuos según categorías de fuste, copa e iluminación en bosques primarios en la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

5.4.3. Proyección y escenarios del carbono forestal

Los bosques tropicales son complejos ecosistemas donde ocurren múltiples procesos naturales que mantienen la dinámica de las masas forestales. Siguiendo esta premisa, los bosques pueden estar bajo esquemas de manejo de los recursos como la conservación o continuar en un estado prístino bajo la preservación de los mismos. En condiciones naturales sin la intervención humana (Escenario I), los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce pueden acumular hasta 260.87 Mg C/ha entre la biomasa aérea, radicular y necromasa, cifra que se encuentra sujeta a los cambios de la dinámica del bosque, los cuales están inmersos en el proceso del ciclo del carbono del ecosistema. Sin embargo, actualmente la conservación de los bosques naturales o plantados puede realizarse para la obtención de madera y mantener los servicios de secuestro de C (Ceccon 2013), aprovechando el valor de las especies comerciales (Escenario II) y la madera muerta o caída (Escenario III). Según la estructura y riqueza de los bosques estudiados, existe un potencial de manejo importante, el cual se halla estrechamente relacionado con las reservas de carbono encontradas. De esta manera, al considerarse el aprovechamiento de la madera como una opción, existe un 32.17% (83.93 Mg/ha) de C entre las especies comerciales (>60 cm de diámetro), el cual presenta alto potencial para ser fijado en productos acabados, mientras que existe un remanente de un 67.83% (176.94 Mg/ha) entre la biomasa aérea (figura 19).

Si se considera la madera muerta o caída, solo un 60% del total de este recurso puede ser aprovechable (árboles caídos), debido al deterioro natural de la madera, provocado por agentes externos (Castillo *et al.* 2009). Al considerar los distintos componentes en el bosque, la madera muerta almacena un 2.79% (7.27 Mg/ha) del C en el ecosistema, un 32.17% (83.93 Mg/ha) entre las especies comerciales y un 65.04% (169.67 Mg/ha) en la demás biomasa aérea.

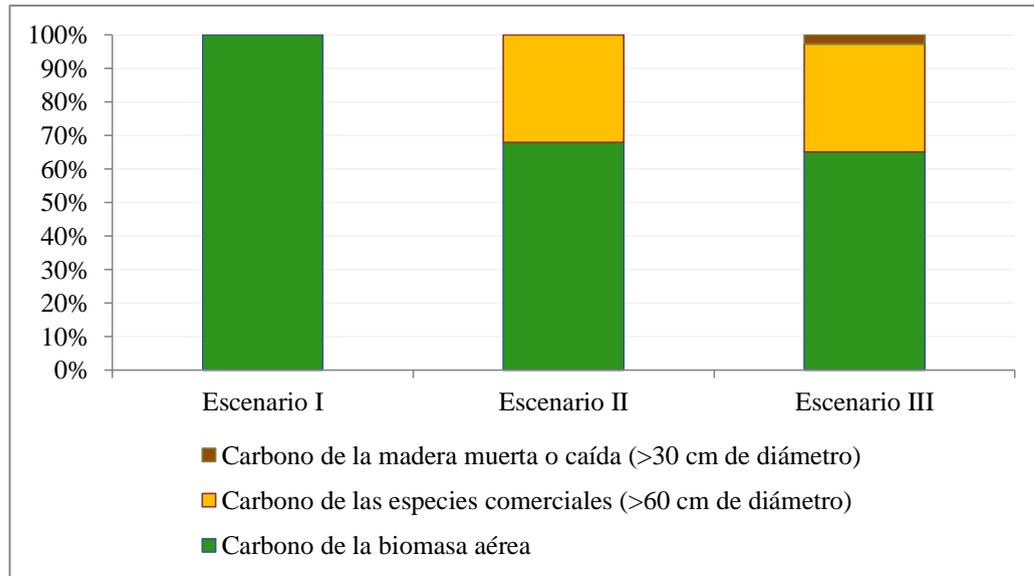


Figura 19. Distribución de las reservas de carbono según potencial productivo en tres escenarios forestales de bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Integrando la información relacionada con los diferentes componentes en el bosque y su contenido de carbono, se presentan los siguientes escenarios:

Escenario I

El esquema en este tipo de escenario corresponde a protección absoluta, es decir, la masa forestal se mantiene intacta, así como el área basal, abundancia y volumen comercial. De la misma manera, no se realiza ningún tipo de manejo sobre la madera muerta que corresponde a las trozas de los árboles que caen al suelo de forma natural en el ecosistema. En este caso, permanece la dinámica natural del bosque y el ciclo del carbono continúa sin alteraciones antrópicas; en cuanto a rentas, se puede optar por el pago de servicios ambientales (PSA) de conservación que le retribuye al propietario un ingreso único por la permanencia del bosque sin la implementación de acciones enfocadas al manejo forestal. Siguiendo este esquema, se podría participar por el PSA en la modalidad de protección de bosque e inclinarse por una retribución económica de 34 000 col/ha/año, desembolsados durante un periodo de cinco años según decreto Ejecutivo 39058 (MINAE 2015).

Escenario II

Se pretende realizar un manejo sobre el potencial de los individuos comerciales del bosque. Asumiendo que el bosque no posee registros, es posible aprovechar hasta un 60% de los

individuos comerciales que superan los 60 cm de diámetro según lo estipula la ley, sin embargo, tomando en cuenta las condiciones del ecosistema y la distribución de los individuos descritos en capítulos anteriores, se podría aprovechar el 50% de los individuos comerciales. El manejo forestal iría orientado a proponer una intensidad de corta donde se extraerían 4 ind./ha, lo cual representa el 15.28% ($2.36 \text{ m}^2/\text{ha}$) del área basal, que corresponde a un 17.67% ($34.93 \text{ m}^3/\text{ha}$) del volumen comercial y el mismo a un 18.06% ($20.17 \text{ Mg C}/\text{ha}$) del total de carbono presente en los árboles comerciales del bosque.

En promedio, el valor de la pulgada maderera tica para árboles (pmt) (excluyendo especies que no son de la zona) corresponde a 94.12 col./pmt (Barrantes y Ugalde 2016). Si se toma un equivalente de 362 pmt es igual a 1 m^3 (Muñoz 2006), de manera que si se realiza el aprovechamiento del volumen comercial, se estimaría un ingreso de 1 190 115.40 col./ha, sin tomar en cuenta el costo por el profesional forestal que realiza el plan de manejo, estimado en alrededor de un 20% (incluye el inventario, propuesta de plan de manejo, planificación y supervisión del aprovechamiento) que corresponde a 238 023.10, col./ha lo cual generaría un ingreso neto de 952 092.30 col./ha.

Aplicando la intervención propuesta, se respetan los parámetros de ley y es factible el promover una propuesta de manejo forestal, la cual busca potenciar aquellas acciones que promuevan cambios en las reservas de carbono presentes en la biomasa aérea.

Escenario III

En este escenario se retoma el manejo forestal bajo la misma intensidad propuesta en el escenario II (34.93 m³/ha y 20.17 Mg C/ha). Además, se considera el potencial de la madera caída en el bosque como un recurso que puede ser aprovechado *in situ*, de manera que se utiliza la misma maquinaria que se emplea para extraer los árboles comerciales. Como premisa del escenario, se podría plantear un estudio realizado por González (2011) sobre el aprovechamiento de madera caída en la Reserva Forestal Golfo Dulce, el cual afirma que del total de madera caída se aprovecha el 14.53% de la misma en un periodo de cinco años. Sin embargo, en la misma zona González (2011) reportó que es utilizable un 60% del volumen de los árboles desplomados. Asumiendo estos supuestos, se plantea que un 35% de la madera caída se utilice (2.55 m³/ha y 2.54 Mg C/ha) y se comercialice como madera aserrada (462 pmt es igual a 1 m³) (Muñoz 2006), con un valor en el mercado de 450 col./pmt (valor promedio excluyendo especies que no son de la zona) (Barrantes y Ugalde 2016) para obtener una remuneración de 106 029.00 col./ha/año, y si se añade el ingreso neto por aprovechamiento del escenario II (952 092.30 col./ha) se tendría un ingreso neto de 1 058 121.30 col./ha.

Tanto el escenario II como el III son acciones dirigidas a promover el manejo forestal sostenible y a la vez contribuyen a generar cambios en la dinámica del ecosistema que permite dar un aporte al control de la emisión de gases de efecto invernadero y mitigar el cambio climático.

6. Conclusiones

- En los bosques estudiados, los mayores contenidos de carbono se observan en la biomasa aérea de los árboles con un 99.66% (213.73 ± 35.50 Mg/ha), en los que se destacan, en cada hábitat, los individuos pertenecientes a las familias Fabaceae, Meliaceae y Myristicaceae.
- A nivel general, el mayor contenido de carbono se encuentra en el estrato medio de los bosques con 108.12 ± 20.47 Mg/ha, en el cual se presentan las tres formas de vida comprendidas en este estudio.
- El hábitat de cima presenta las mayores reservas de carbono en la biomasa aérea y radicular con 245.09 Mg/ha y 35.50 Mg/ha, seguido del hábitat de ladera con 222.57 Mg/ha y 31.81 y el menor contenido se registró en el hábitat con influencia hídrica con 175.65 Mg/ha y 26.74 Mg/ha.
- Los mayores contenidos de carbono asociados al mantillo se encontraron en la necromasa fina y gruesa del hábitat de cima con 0.75 Mg/ha y 0.95 Mg/ha respectivamente, luego el hábitat de ladera con 0.65 Mg/ha y 0.54 Mg/ha y el hábitat con influencia hídrica con 0.49 Mg/ha y 0.41 Mg/ha.
- La madera muerta (fina y gruesa) es uno de los recursos con mayor variabilidad de los bosques estudiados, la cual presentó los valores superiores en las reservas de carbono en el hábitat de cima e inferiores en el hábitat con influencia hídrica.
- En promedio, el mayor reservorio de carbono de la necromasa se encontró en la madera gruesa, posteriormente en la madera fina, necromasa gruesa y por último en la necromasa fina.
- Los mayores contenidos de carbono orgánico del suelo se encontraron en el hábitat de ladera, seguido del hábitat de cima y con influencia hídrica, registrándose las mayores diferencias entre los 30 y 45 cm de profundidad.
- El promedio de carbono orgánico del suelo de los bosques estudiados, evidencia que existe una tendencia en el comportamiento de este, a incrementar el carbono presente, en cuanto aumenta la profundidad del suelo.
- La composición de las especies que integran un bosque es un factor determinante para establecer el potencial del mismo, sin embargo, en los bosques más diversos se encuentran numerosas especies con pocos individuos y vacíos de información para mejorar su clasificación, de manera que las posibilidades de manejo son más limitadas en los bosques con una alta diversidad.

- Los bosques primarios poseen un potencial productivo debido a los altos valores registrados de área basal y volumen de los individuos comerciales.
- La biomasa aérea y el suelo son los componentes que almacenan mayor cantidad de carbono en un ecosistema forestal, los cuales explican el 89% del carbono en el bosque.
- El estado fitosociológico del bosque indica que la masa forestal presenta buenas características para el aprovechamiento, sin embargo, se deben aplicar técnicas o tratamiento silviculturales para modificar y favorecer el crecimiento de especies comerciales con diámetros inferiores al mínimo de corta.
- Los escenarios forestales constituyen una útil herramienta para simular las posibilidades de manejo de los bosques y permiten establecer propuestas para utilizar los recursos de manera integral y hacer posible su aprovechamiento.
- Según el planteamiento expuesto de los escenarios del manejo sobre el recurso forestal, es posible obtener mayores ingresos económicos al aprovechar tanto la masa forestal en pie como la caída, además de que se contribuye con la dinámica del ciclo del carbono presente para favorecer un balance positivo del carbono.

7. Recomendaciones

Consultar con especialistas de la zona y en los diferentes herbarios del país, para mejorar la identificación de los individuos en las parcelas y reducir el número de especies indeterminadas.

Efectuar estudios sobre la regeneración no establecida y los árboles muertos en pie para tener estimaciones más reales con respecto al contenido de carbono de la biomasa aérea en un ecosistema forestal.

Estudiar las propiedades físicas y químicas del suelo para relacionarlas con los contenidos de carbono orgánico, con el fin de explicar los contenidos *in situ*, su comportamiento y la productividad en el ecosistema.

Analizar de manera detallada las especies de las que no se cuenta con información para disponer de mejores apreciaciones en las características de la madera; de esta forma es posible realizar mejores clasificaciones respecto a su uso comercial y a las reservas de carbono: su potencial verdadero.

8. Bibliografía

- Acosta, L. 1998. Análisis de la composición florística y estructura para la vegetación del piso basal de la zona protectora La Cangreja, Mastatal de Puriscal. Informe de Práctica de Especialidad. Cartago, C R. ITCR. 69 p.
- Acosta, L; Louman, B; Galloway, G. 2001. Regeneración de especies arbóreas después del huracán Mitch, en bosques manejados de la costa Norte de Honduras. *Revista Forestal Centroamericana*. 2001:61–65.
- Acosta, M; Vargas, J; Velásquez, A; Etchevers, J. 2002. Estimación de la biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia* 36(6): 725–736.
- Aguilar, H. 2011. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques de la Península de Osa, Costa Rica. Tesis Lic. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 54 p.
- Aguilar, V; F. Jiménez. 2009. Diversidad y distribución de palmas (Arecaceae) en tres fragmentos de bosque muy húmedo en Costa Rica. *Biología Tropical* 1: 83-92.
- Álvarez, G. 2008. Modelos alométricos para la estimación de biomasa aérea de dos especies nativas en plantaciones forestales del trópico de Cochabamba, Bolivia. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 89 p.
- Araujo, T; Higuchi, N; Carvalho, J. 1999. Comparison of formula for biomass content determination in a tropical rain forest site in the state of Par Brazil. *Forest Ecology and Management* 117: 43-52.
- Arnaldos, J; Navalón, X; Pastor, E; Planas, E; Zárata, L. 2004. Manual de ingeniería básica para la prevención y extinción de incendios forestales. Madrid, ES, Ediciones Mundi-Prensa. 414 p.
- Arreaga, W. 2002. Almacenamiento del carbono en bosques con manejo forestal sostenible en la Reserva de Biosfera Maya, Petén, Guatemala. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 85 p.
- Asquith, N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. In: *Biología y conservación de bosques neotropicales*. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 377 – 406 p.

- Ávalos, G., D. Salazar & A.L. Araya. 2005. Stilt Root Structure in the Neotropical Palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza*. *Biotropica* 37: 44-53.
- Ayyad, M. A. and R. M. El-Ghareeb. 1972. Microvariations in edaphic factors and species distribution in a Mediterranean salt desert. *Oikos* 23:125-131.
- Baker, T; Honorio, E; Phillips, O; Martin, J; van der Heijden, G; García, M; Silva, J. 2007. Low stocks of coarse woody debris in a southwest Amazonian forest. *Oecologia* 152: 495-504.
- Barranco G., J. L. 2002. Captura de carbono retrospectivo, actual y potencial en el área natural protegida estatal Nahuatlaca-Matlazinca en el Estado de México. Tesis profesional. Tesis Lic. Facultad de Ciencias, UNAM, MX. 73p.
- Barrantes, A; Ugalde, S. 2016. Precios de la madera para las especies más comercializadas, primer semestre del 2016 (en línea). Consultado 13 nov. 2016. Disponible en <http://www.oficinaforestalcr.org/article/precios-de-madera/>
- Beekman, F. 1981. Structural and Dynamic Aspects of the Occurrence and Development of Lianes in the Tropical Rain Forest, Department of Forestry, Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. s.p.
- Berry, P. E. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. En: Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. Eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, CR. LUR. p. 83-96.
- Bjorholm, S., J.C. Svenning, F. Skov & H. Balslev. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 423-429.
- Bond-Lamberty, B; Wang, C; Gower, S. 2003. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *J. Geophys. Res.* 107: 8220–8229.
- Borggaard, O. 1983. The influence of iron oxides on phosphate adsorption by soil. *J. Soil Sci.* 34: 333-342.
- Boulanger, Y; Sirois, L. 2006. Postfire dynamics of black spruce coarse woody debris in northern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 36: 1770-1780.
- Brown, S. 1996. Papel actual y potencial de los bosques en el debate mundial sobre el cambio climático. *Unasylva* 17(185): 2-10.

- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forest. Roma, IT, FAO. 53 p.
- Cairns M.A; Meganck, R. Carbon Sequestration, Biological Diversity, and Sustainable Development: Integrated Forest Management. Environmental Management. 18(1): 13-22.
- Cairns M.A; Brown S; Helmer E.H; Baumgardner G.A. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111: 1-11.
- Camacho, A; González, J; Wolf, B; de Jong. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botanic* 78:1309-1318.
- Canadell, J; Jackson, R; Ehleringer; Mooney, H; Sala, A; Schulze, E. 1996. Maximum rooting depth for vegetation type at the global scale. *Oecología* 108.
- Carmo, D.L.; Silva, C.A. 2012. Quantification methods of carbon and organic matter in organic residues. *Revista Brasileira de Ciências Solo* 36: 1211-1220 (in Portuguese, with abstract in English).
- Carvajal, A; Feijoo, A; Quintero, H; Rondón, M. 2009. Carbono orgánico del suelo en diferentes usos del terreno de paisajes andinos colombianos. *Rev. Cienc. Suelo Nutr. / J. Soil. Sci. Plant Nutr.* 9(3): 222-235.
- Castañeda, A; Vargas, J; Gómez, A; Valdez, J; Vaquera, H. 2005. Acumulación en la biomasa aérea de una plantación de *Bambusa oldhamii*. *Agrociencia* 39(1): 107–117.
- Castillo, M; Quesada, R; Fallas, A. 2009. Sistemas de aprovechamiento de madera caída en la Península de Osa. Informe final del Proyecto. Cartago, CR, TEC/MINAET/SINAC. 42 p.
- Cavanaugh, K; Gosnell, J; Davis, S; Ahumada, J; Boundja, P; Clark, D; Mugerwa, B; Jansen, P; O'Brien, T; Rovero, F; Sheil, D; Vasquez, R; Andelman, S. 2014. Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. *Global Ecology and Biogeography*, *Global Ecol. Biogeogr.* 23: 563–573.
- Ceccon, E. 2013. Restauración en bosques tropicales. Fundamentos ecológicos, prácticos y sociales. MX, Ediciones Díaz de Santos. 290 p.

- Chao, K; Phillips, O; Baker, T; Peacock, K; Lopez, G; Vázquez, R; Monteagudo, A; Ledezma, T. 2009. After trees die: quantities and determinants of necromass across Amazonia. *Biogeosciences* 6: 1615 – 1626. (Disponible en <http://www.biogeosciences-discuss.net/6/1979/2009/bgd-6-1979-2009.pdf>)
- Chapman VJ. 1966. Vegetation and Salinity. *Monographiae Biologicae* 16: 23-42.
- Chave, J; Andalo, C; Brown, S; Cairns, M; Chambers, J; Eamus, D; Folster, H; Fromard, F; Higuchi, N; Kira, T; Lescure, J; Nelson, B; Ogawa, H; Puig, H; Riera B; Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- Chave, J; Réjou, 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, A; Mugasha, W. A; Muller, H. C; Mencuccini, M; Nelson, B. W; Ngomanda, A; Nogueira, E. M; Ortiz, E; Péliissier, R; Ploton, P; Ryan, C. M; Saldarriaga, J. G; Vieilledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20: 3177–3190.
- Christensen, B. 1996. Carbon in primary and secondary organomineral complexes. In: M.R. Carter y B.A. Stewart. (Eds). *Advances in Soil Science-Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. Boca Raton, US, CRC Lewis Publishers. 97-165.
- Clark, D; Clark, D; Brown, S; Oberbauer, S; Veldkamp, E. 2002. Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rain forest nutrient and topography gradient. *For. Ecol. Manag.* 164: 237-248.
- Condit, R; Hubbell, S; Lafrankie, J; Sukumar, R; Manokaran, N; Foster, R; Ashton, P. 1996. Species-Area and Species-Individual Relationships for Tropical Trees: A Comparison of Three 50-ha Plots. *Journal of Ecology* 84: 549-562.
- Conyers, M.K; Poile, G.J; Oaetes, A.A; Waters, D; Chan, K.Y. 2011. Comparison of three carbon determination methods on naturally occurring substrates and the implication for the quantification of 'soil carbon'. *Soil Research* 49: 27-33.
- Cordero, J; Boshier, D. 2003. *Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas*. Turrialba, CR. OFI/CATIE. 1079 p.

- Correa, G; Blanco, J; Rodríguez, M. 2012. Niveles de carbono orgánico total en el Suelo de Conservación del Distrito Federal, centro de México. Boletín del Instituto de Geografía, UNAM: 77: 18-30.
- Cunalata, C; Inga, C; Álvarez, G; Recalde, C; Echeverría, M. 2013. Determinación de carbono orgánico total presente en el suelo de la biomasa de los páramos de las comunidades de Chimborazo y Shobol Llinllin en Ecuador. Bol. Grupo Español Carbón. N° 27, marzo (Disponible en http://www.gecarbon.org/boletines/articulos/boletinGEC_027-A3.pdf)
- Delaney, M; Brown, S; Lugo, A; Torres, A; Bello, N. 1998. The quantity and turnover of dead Wood in permanent forest plots in six Life Zones of Venezuela. Biotrópica 30(1): 2-11.
- Denman, K; Brasseur, G; Chidthaisong, A; Ciais, P; Cox, P; Dickinson, R; Hauglustaine, D; Heinze, C; Holland, E; Jacob, D; Lohmann, U; Ramachandran, S; da Silva, P; Wofsy, S; Zhang, X. 2007. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. In: Solomon, S; Qin, D; Manning, M; Chen, Z; Marquis, M; Averyt, K; Tignor, M; Miller, H. (Eds.). Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York, USA. 996 p.
- Diekow, J; Mielniczuk, J; Knicker, H; Bayer, C; Dick, D; Ko Gel-Knabner, I. 2005. Soil C and N stocks as affected by cropping systems and nitrogen fertilization in a southern Brazil Acrisol managed under no-tillage for 17 years. Soil and Tillage Research 81: 87–95.
- Doll, U; Vallejos, O; Bilbao, N; Jara, C. 2008. Estimación preliminar de la retención de Carbono en raíces finas y mantilla de un renaval de *Nothofagus glauca* de la precordillera andina de la Región del Maule, Chile. Bosque 29(1): 91 – 96.
- Eaton, J; Lawrence, D. 2006. Woody debris stocks and fluxes during sucesion in a dry tropical forest. Forest Ecology and Management 232: 46-55.
- Elementar Analysensysteme GmbH. 2009. CHNOS Elemental Analyzer, vario MACRO cube: Operating Instructions. Hanau, DE. Elementar Analysensysteme GmbH. 667 p.

- Emilio, T; Quesada, C; Costa, F; Magnusson, W; Schietti, J; Feldpausch, T; Brienen, R; Baker, T; Chave, J; Álvarez, E; Araújo, A; Bánki, O; Castilho, C; Honorio C; Killeen, T; Malhi, Y; Oblitas, E; Monteagudo, A; Neill, D; Alexander, G; Peña, A; Ramirez, H; Schwarz, M; Silveira, M; ter Steege, H; Terborgh, J; Thomas, R; Torres, A; Vilanova, E; Phillips, O. 2013. Soil physical conditions limit palm and tree basal area in Amazonian forests. *Plant Ecol. Div.*, 1–15
- Evans, J. 1996. *Straightforward Statistics for the Behavioral Sciences*. Brooks/Cole Publishing. Pacific Grove, California, US. 600 p.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, IT). 1995. La silvicultura: Clave de la ordenación forestal sostenible. *Unasylva*, 46(181): 3.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, IT). 2001. Soil carbon sequestration for improved land management. *World soil reports* 96. Roma, IT. 58 p.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, IT). 2002. Captura de carbono en los suelos para un mejor manejo de la tierra. Informe sobre recursos mundiales de suelos. Roma, IT, FAO. 83 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, IT). 2007. Secuestro de carbono en tierras áridas. Roma, IT, FAO. 120 p.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, IT). 2010. La gestión de los bosques ante el cambio climático. La FAO trabaja con los países para hacer frente al cambio climático a través de la gestión forestal sostenible (en línea). Consultado 13 abr. 2015. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/014/i1960s/i1960s00.pdf>
- Fordjour, P; Rahmad, Z. 2013. Development of Allometric Equations for Estimating Above-Ground Liana Biomass in Tropical Primary and Secondary Forests, Malaysia. *International Journal of Ecology* 2013 (658140): 1-8.
- Forsythe, W. 1975. *Física de suelos*. San José, CR, IICA. 212 p.
- Fredericksen, T; Contreras, F; Pariona, W. 2001. *Guía de Silvicultura para Bosques Tropicales de Bolivia*. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, BO, Bolfor. 81 p.

- Garzón, E. 2001. Estudio poblacional de guayacán real (*Guaiacum sanctum* L.) en el Parque Nacional Palo Verde y en Las Delicias de Garza, Guanacaste. Tesis Lic. Heredia, CR, UNA. 89 p.
- Gasparri, I; Manghi, E. 2004. Estimación de volumen, biomasa y contenido de carbono de las Regiones Forestales Argentinas. Informe final (en línea). Consultado 2 jun. 2015. Disponible en http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/UMSEF/File/volumen_biomasa_carbono.pdf
- Gehring, C; Park, S; Denich, M. 2004. Liana allometric biomass equations for Amazonian primary and secondary forest. *Forest Ecology and Management* 195(1-2): 69–83.
- Gentry, A. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- Gerwing, J; Farias, D. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16(3): 327–335.
- Gómez, R. 2010. Fenología reproductiva de especies forestales nativas presentes en la jurisdicción de CORANTIOQUIA, un paso hacia su conservación. Medellín, CO, CORANTIOQUIA. 228 p.
- González, C. 2006. Identificación de bosques y sistemas agroforestales importantes proveedores de servicios ecosistémicos para el sector agua potable en Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 136 p.
- González, S. 2011. Análisis integral del aprovechamiento de madera caída en las subcuencas de los ríos Agujas, Drake, Rincón y Tigre, Reserva Forestal Golfo Dulce, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 167 p.
- González, Y; Cuadra, M. 2004. Estandarización de unidades de medidas y cálculo de volúmenes de madera. (en línea). NI. Consultado 20 oct. 2016. Disponible en http://www.inafor.gob.ni:8080/documentos_tecnicos/pdf/Manuales%20T%C3%A9cnicos/ESTANDARIZACION%20DE%20UNIDADES%20DE%20MEDIDA%20Y%20CALCULOS%20DE%20VOLUMENES%20DE%20MADERA.pdf

- Goodman, R; Phillips, O; del Castillo, D; Freitas, L; Tapia, S; Monteagudo, A; Baker, T. 2013. Amazon palm biomass and allometry. *Forest Ecology and Management* (310): 994–1004.
- Guariguata, M; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. In: *Biología y conservación de bosques neotropicales*. Eds. MR Guariguata; GH Kattan. Libro Universitario Regional (LUR). Cartago, CR. 591–624 p.
- Hagemann, U. 2010. Bryophyte-regulated deadwood and carbon cycling in humid boreal forests. . Ph.D. Thesis. Tasmania, AU, University of Tasmania. 151 p.
- Harmon, M; Sexton, J. 1996. “Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems”. Publication N° 20. U.S. LTER Network Office, University of Washington, Seattle, USA. 73 p.
- Harms, K; Paine, C. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Revista Ecosistemas* 3. 16p.
- Hartshorn, G. 1983. Plants: introduction. In: D. H. Janzen (ed.): *Costa Rican natural history*. Chicago: Univ. Chicago Press. 118-157.
- He MZ., Zheng JG., Li X R. and Qian YL., J. 2007. Environmental factors affecting vegetation composition in the Alxa Plateau, China. *Arid Environments* 69: 473-489.
- Herrera, M; del Vale, J; Orrego, S. 2003. Biomasa de la vegetación herbácea y leñosa pequeña y necromasa en bosques primarios intervenidos y secundarios. En: *Medición de la captura de carbono en ecosistemas forestales tropicales de Colombia. Contribución para la Mitigación del cambio climático*. S.A. Orrego, J.I. del Valle & F.H. Moreno Editores. CO. s.p.
- Hiroshi, J; Célio, C; Leandro, R; Emöke, B; Celino, L; Galba, J; Mendes, D. 2014. Methods of soil organic carbon determination in Brazilian savannah soils. *Scientia Agricola* 71(4): 302-308.
- Holdridge, LR. 1978. *Ecología basada en las zonas de vida*. San José, CR. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 216 p.
- Hooper DU. and Vitousek PM. 1997. The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science* 277, 1302–1305.

- Hoover, C; Heath, L. 2011. Potential gains in C storage on productive forestlands in the northeastern United States through stocking management. *Ecol. Appl*, 21: 1154–1161.
- Hozumi, K; Yoda, K; Kokawa, S; Kira, T. 1969. Production ecology of tropical rain forests in south-western Cambodia. I. Plant biomass. *Oecologia*, 145: 87–99.
- IPCC (Intergovernmental Panel On Climate Change, CH). 2000. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: *Land Use, Land-Use Change and Forestry: A Special Report of the International Panel on Climate Change* (eds Watson RT, Noble IR, Bolin B, Ravindranath NH, Verardo D, Dokken D), Cambridge University Press, Cambridge. Ginebra, CH, IPCC. 29 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, UK / US). 2001. Climate change 2001: Glosario de términos. Anexo B. Mitigation. Contribution of Working Group III to the Third Assessment Report of the IPCC. Eds. Metz, B, O.R. Davidson, R. Swart, y J. Pan. Cambridge, UK / US, Cambridge University Press. 752 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, UK / US). 2003. Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Ecology (en línea). Consultado 1 abr. 2015. Disponible en http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/gpplulucf/gpplulucf_files/GPG_LULUCF_FULL.pdf
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, UK / US). 2006. Directrices del IPCC de 2006 para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero (en línea). Consultado 13 abr. 2015. Disponible en <http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2006gl/spanish/index.html>
- Jiménez, G. 2000. Propuesta metodológica en el diseño y evaluación de un corredor biológico en La Reserva Forestal Golfo Dulce, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 89 p.
- Kahn, F; Mejia, K; Decastro, A. 1988. Species richness and density of palms in terra firme forests of Amazonia. *Biotropica* 20, 266–269.
- Kalliola, R; M. Puhakka; W. Dajoy. 1993. Amazonia peruana, vegetación húmeda tropical en el Llano Subandino. Proyecto Amazonia-Universidad de Turku, Oficina Nacional de Recursos Naturales y Agencia Internacional de Finlandia de Cooperación para el Desarrollo (FINNID), Turku. 265 p.

- Kanninen, M. 2000. Secuestro de carbono en los bosques: el papel de los bosques en el ciclo global del carbono. *In*: Pomareda, C. Steinfeld (eds). Intensificación de la ganadería en Centroamérica: beneficios económicos y ambientales. CATIE-SIDE-FAO. 334 p.
- Kapelle, M; *et al.* 2002. Ecosistemas del Área de Conservación Osa (ACOSA)= Ecosystems of the Osa Conservation Area (ACOSA). Ed. D Rueda Araya. Heredia, CR. INBio. 496 p.
- Kauffman, J; Hughes, R; Heider, C. 2009. Carbon pool and biomass dynamics associated with deforestation, land use and agricultural abandonment in the neotropics. *Ecological Applications* 19: 1211-1222.
- Klinge, H; Herrera, R. 1983. Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in Southern Venezuela: The tall Amazon Caatinga Forest. *Vegetation* 53: 65-64.
- Korning, J; Thomsen, K. 1994. A new method for measuring tree height in tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5: 139-140.
- Kueppers, L; Southon, J; Baer, P; Harte, J. 2004. Dead wood biomass and turnover time, measured by radiocarbon, along a subalpine elevation gradient. *Oecologia*: 141: 641-65.
- Kurz, W; Apps, M. 1993. Contribution of northern forests to the global C cycle: Canada as a case study. *Water Air Soil Pollut*: 70: 163-176.
- Lagos, O; Vanegas, S. 2003. Impacto del aprovechamiento forestal en la biomasa y carbono de bosques naturales de Nueva Quezada, Río San Juan (en línea). Consultado 13 abr. 2015. Disponible en <http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A0266E/A0266E.PDF>
- Lal, R. 1997. Residue management, conservation tillage and soil restoration for mitigating greenhouse effect by CO₂ - enrichment. *Soil Till. Res.* 43: 81-107.
- Lal, R. 2005. Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 220: 242-258.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los Trópicos*. Ed. GTZ. Instituto de Silvicultura de la Universidad de Göttingen, Eschborn. 335 p.

- Laossi, K; Barot, S; Carvalho, D; Desjardins, T; Lavelle, P; Martins, M; Mitja, D; Rendeiro, A; Rousseau, M; Velásquez, E; Grimaldi, M. 2008. Effects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures. *Pedobiologia* 51:397-407.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer, 506 p.
- Leiva, J. 2001. Comparación de las estrategias de regeneración natural entre los bosques primarios y secundarios en las zonas bajas del Atlántico costarricense. *Práctica de especialidad*. Cartago, CR, ITCR. 102 p.
- Lettens, S; Van Orshoven, J; Van Wesemael, B; De Vos, B; Muys, B. 2005. Stocks and fluxes of soil organic carbon for landscape units in Belgium derived from heterogeneous data sets for 1990 and 2000. *Geoderma*: 127(1): 11-23.
- Linares, E. 2001. Aproximación al conocimiento de los bejucos de Colombia. *Caldasia* 23(1): 169-179.
- Louman, B; Quirós, D; Nilsson, M. 2001. *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. Turrialba, CR, CATIE. 265 p. (Serie técnica. Manual técnico/ CATIE; no. 46)
- Lugo, AE; Brown, S. 1992. Tropical forest as sinks of atmospheric carbon. *Forest Ecology and Management* 54:239-255.
- Lugo, E; Brown, S. 1993. Management of tropical soils as sinks or sources of atmospheric carbon. *Plant and Soil* 149: 27-41.
- Malhi, Y; Wood, D; Baker, T; Wright, J; Phillips, O; Cochrane, T; Meir, P; Chave, J; Almeida, S; Arroyo, L; Higuchi, N; Killeen, T; Laurance, S; Laurance, W; Lewis, S; Monteagudo, A; Neill, D; Vargas, P; Pitman, N; Quesada, CA; Salomao, R; Silva, JNM; Lezama, A; Terborgh, J; Martinez, RV; Vinceti, B. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*. 12: 1107-1138.
- Manies, K; Harden, J; Bond-Lamberty, B; O'Neill, K. 2005. Woody debris along an upland chronosequence in boreal Manitoba and its impact on long-term carbon storage. *Can. J. For. Res* 35: 472-482.
- Manterola, C; Pineda, V; Grupo MINCIR. 2008. El valor de “p” y la “significación estadística”. Aspectos generales y su valor en la práctica clínica. Interpretation of medical statistics. *Rev. Chilena de Cirugía* 60(1): 86-89.

- Martínez, E; Fuentes, J; Acevedo, E. 2008. Carbono orgánico y propiedades del suelo. R.C. Suelo Nutr. Veg 8(1): 68-96.
- Mendiara, S. 2012. Efecto de los usos del suelo en la emisión de dióxido de carbono del suelo a la atmósfera en un agroecosistema semiárido del Valle del Ebro (en línea). Consultado 13 abr. 2015. Disponible en http://repositori.uvic.cat/bitstream/handle/10854/1889/trealu_a2012_mendiara_sarah_efecto.pdf?sequence=1
- Merino, A; Rey, C; Branas, J; Rodríguez, R. 2003. Biomasa arbórea y acumulación de nutrientes en plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Investigación agraria: Sistemas y recursos forestales. 12(2): 85–98.
- MINAE (Ministerio del Ambiente y Energía, CR). 1996. Ley Forestal N° 7575. (En línea). La Gaceta. Diario Oficial (CR). Abril N° 72. 8 p.
- MINAE (Ministerio del Ambiente y Energía, CR). 1997. Decreto Ejecutivo N° 25700-MINAE. La Gaceta. Diario Oficial (CR). ene. 16:9-10. (Vol. 119, N°11. Veda de 18 especies forestales).
- MINAE (Ministerio del Ambiente y Energía, CR). 2015. Decreto Ejecutivo N° 39058-MAG. La Gaceta. Diario Oficial (CR). jul. 24:7-15. (N°143. Pago de servicios ambientales).
- Miner, R. 2006. The 100-year method for forecasting carbon sequestration in forest products in use. Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Change (doi: 10.1007/s11027-006-4496-3).
- Mohammadi, F. 2000. Seminar on paleontology and biodiversity, dayereh sabz publications. 350 p.
- Monge, C; Solano, J; Castillo, M. 2009. Evaluación de la composición florística y estructural en un bosque primario intervenido en la zona norte de Costa Rica. Revista Forestal Kurú. 6 (19). 11 p.
- Mori, S; Boom, B; de Carvalho, A; Dos Santos, T. 1983. Southern Bahian moist forest. Bot. Rev. 49: 155-232.
- Morales, M. 2010. Composición florística, estructura, muestreo diagnóstico y estado de conservación de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico

- Osa, Costa Rica. Tesis Lic. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 115 p.
- Morera, A. 2013. Proyecto de investigación “*Evaluación de la heterogeneidad de hábitats en dos sitios de bosque muy húmedo tropical en el Suroeste de Costa Rica*”. Documento interno. Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada, Heredia, CR, UNA. s.p.
- Moroni, M; Morris, D; Shaw, C; Stokland, J; Harmon, M; Fenton, N; Merganičová, K; Merganič, J; Okabe, K; Hagemann, U. 2015. Buried wood: a common yet poorly documented form of deadwood. *Ecosystems*, 1–24.
- Moya, R; Rodríguez, A; Olivares, C. 2014. Árboles maderables de la Península de Osa: madera y corteza. Cartago, CR, Editorial Tecnológica de Costa Rica. 344 p.
- Müller, L. 2008. Anatomía y morfología de antófitos. Principios y prácticas. Turrialba, CR, CATIE. 270 p. (Serie técnica. Manual técnico / CATIE, no. 81)
- Muñoz, F. 2006. Sistemas de medición utilizados en Costa Rica para calcular volumen de madera en troza y aserrada. *Kurú: Revista Forestal (Costa Rica)* 3(7):1-4.
- Muñoz, M. 2006. Dinámica del carbono orgánico del suelo en ecosistemas de la zona mediterránea de Chile. Tesis Ph.D. Temuco, CL. Universidad de la Frontera. 140 p.
- Nabuurs, G; O. Masera; K. Andrasko; P. Benitez-Ponce; R. Boer; M. Dutschke; E. Elsidig; J. Ford-Robertson; P. Frumhoff; T. Karjalainen; O. Krankina; W.A. Kurz; M. Matsumoto; W. Oyhantcabal; N.H. Ravindranath; M.J. Sanz Sanchez; X. Zhang. 2007. Forestry. In *Climate Change 2007: Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [B. Metz, O.R. Davidson, P.R. Bosch, R. Dave, L.A. Meyer (eds)], Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 890 p.
- Nasi, R., Billand, A., van Vliet, N. 2012. Managing for timber and biodiversity in the Congo Basin. *Forest Ecology and Management* 268: 103- 111.
- Navarrete, D; Duque, A; Yepes, A; Phillips, J; Cabrera, K; López, E; Rivera, C; García, M; Ordoñez, M. 2011. Madera muerta: un reservorio de carbono en bosques naturales de Colombia. Validación metodológica para su medición en el marco de proyectos

- REDD+. Instituto de Hidrología, Meteorología, y Estudios Ambientales-IDEAM-. Bogotá D.C., CO. 29 p.
- Nelson, D.W.; Sommers, L.E. 1996. Total carbon, organic carbon, and organic matter. p. In: Black, C.A., ed. Methods of soil analysis. Part 3. Chemical methods. Soil Science of America and American Society of Agronomy, Madison, WI, USA. 961-1010.
- Nepstad, D; De Carvalho, C; Davidson, E; Jipp, P; Lefebvre, P; Negreiros, G; Da Silva, E; Stone, T; Trumbore, S; Vieira, S. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbón cycles of Amazonian Forest and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- Nogués, F. 2010. Energía de la biomasa. Zaragoza, ES, Universidad de Zaragoza. 545 p.
- Núñez, J. 1985. Fundamentos de Edafología. 2 ed. San José, CR. EUNED. 188 p.
- Ordoñez, J. 2008. Cómo entender el manejo forestal, la captura de carbono y el pago de servicios ambientales. *Redalyc* 90: 37-42.
- Orellana, G; Sandoval, M; Linares, G; García, N; Tamariz, J. 2012. Descripción de la dinámica de carbono en suelos forestales mediante un modelo de reservorios. *ACI*: 3(1): 123-135.
- Palace, M; Keller, M; Asner, G; Silva, J; Passos, C. 2007. Necromass in undisturbed and logged forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology Management* 238: 309–318.
- Palomino, R. 2004. Notas breves sobre estadística descriptiva., Escuela de Estadística, Universidad Nacional de Colombia (en línea). Consultado 30 jun. 2015. Disponible en https://www.google.com/search?q=Notas+breves+sobre+estad%C3%ADstica+descriptiva.%2C+Escuela+de+Estad%C3%ADstica&oq=Notas+breves+sobre+estad%C3%ADstica+descriptiva.%2C+Escuela+de+Estad%C3%ADstica&aqs=chrome..69i57.766j0j1&sourceid=chrome&es_sm=93&ie=UTF-8
- Perea, M; Algarabel, S. 1999. Puntuaciones atípicas y potencia estadística con diferentes procedimientos de análisis de los tiempos de reacción: un estudio de simulación. *Psicológica* 20: 211-226.
- Peres, C. 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26: 285-294.

- Pimentel, L.C.F.; Chaves, C.R.; Freire, L.A.A.; Afonso, J.C. 2006. The incredible use of dangerous chemicals in the past. *Química Nova* 29: 1138-1149 (in Portuguese, with abstract in English).
- Polzot, C. 2004. Carbon Storage in Coffee Agroecosystems of Southern Costa Rica: Potential Applications for the Clean Development Mechanism. Tesis Mag. Sc. Toronto, CA. 160 p.
- Powers, J; Schlesinger, W. 2002. Relationships among soil carbon distributions and biophysical factors at nested spatial scales in rainforests of northeastern Costa Rica. *Geoderma* 109: 165–190.
- Prodan, M; Peters, F.C. & Real, P. 1997. *Mensura forestal*. San José, CR. GTZ, IICA. 586 p.
- Putz, F. 1983. Liana biomass and leaf area of a “tierra firme” forest in the Rio Negro Basin, Venezuela, *Biotropica*, 15(3): 185–189.
- Quesada, F; Jiménez, Q; Zamora, N; Aguilar, R; González, J. *Árboles de la Península de Osa*. INBio. 412 p.
- Quesada, R. 2007. *Los Bosques de Costa Rica*. Cartago, CR. ITCR. 16 p.
- Ramírez, F; Valverde, J; Salas, F. 1995. Cálculo del volumen aserrable de árboles en pie. Turrialba, CR, CATIE. 11 p. (Publicación patrocinada por el Proyecto Diseminación del cultivo de árboles de uso múltiple MADELEÑA-3).
- Rich, P.M; Helenurm, K; Kearns, D; Morse, S.R; Palmer, M.W; Short, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bull. TorreyBot. Club* 113, 241–246.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest: an ecological study*. 2nd ed. with corrections. Cambridge, USA. Cambridge University Press. 575 p.
- Rodrigues, C; de Azevedo, C; Brum, L. 2013. Monitoramento da dinâmica de carbon: famílias botânicas mais representativas em uma floresta não manejada em Manaus, AM. 20 p. (Documentos / Embrapa Amazônia Ocidental, ISSN 1517 – 3135; 111).
- Rodríguez, S; Gámez, L. 2010. Clave vegetativa para la identificación de árboles de la familia Fabaceae de la ciudad de Mérida, Venezuela. *Pittieria* 34: 89-111.

- Ruiz, R. 2011. Los bosques y su efecto sumidero de carbono (en línea). Consultado 13 abr. 2015. Disponible en <http://www.secforestales.org/web/images/Santander/ruizpeinado.pdf>
- Sabine, C; Heimann, M; Artaxo, P; Bakker, D; Chen, C.-T; Field, C; Gruber, N; Le Quééré, C; Prinn, R; Richey, J; Lankao, P; Sathaye, J; Valentini, R. 2004. Current status and past trends of the global carbon cycle. In: Field, C.B. and Raupach, M.R. (eds) *The Global Carbon Cycle: Integrating Humans, Climate, and the Natural World*. Scope 62, Island Press, Washington, DC, USA. 17–44 p.
- Sanchún, A; González, J. 2006. Lista de especies arbóreas por gremio ecológico para el Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCVC). Sarapiquí, CR. 23 p.
- Schlegel, B; Gayoso, J; Guerra, J. 2001. Manual de procedimientos para inventarios de carbono en ecosistemas forestales. Valdivia, CL. s.e. 17 p.
- Schlesinger, W. 1995. An overview of the carbon cycle. In: R. Lal, J. Kimble, E. Levine and B. A. Stewart (Eds). *Soils and Global Change*. Boca Raton, US, Lewis Publishers. 9-25.
- Schnitzer, S; Dalling, J; Carson, W. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *J. Ecol.* 88, 655–666.
- Schnitzer, S; De Walt, S; Chave, J. 2006. Censusing and measuring lianas: a quantitative comparison of the common methods. *Biotropica*, 38(5): 581–591.
- Schulze, E. D., Ch. Wirth and M. Heimann. 2000. Managing forests after Kyoto. *Science* 289(5487): 2058-2059.
- Segnini, A; Santos, L.M; Silva, W.T.L; Martin Neto, L; Borato, C; Melo, W.J; Bolonhezi, D. 2008. Comparative study of carbon quantification methods in soil with high Fe contents (Oxisols). *Química Nova* 31: 94-97 (in Portuguese, with abstract in English).
- Segura, M; Kanninen, M. 2002. Inventario para estimar carbono en ecosistemas forestales. Cap. 8. *In Inventarios forestales para bosques latifoliados en América Central*. Edit. Lorena Orozco y Cecilia Brumer. Turrialba, CR, CATIE. 212 p. (Serie Técnica, Manual Técnico No 50. 173).

- Sist, P; Ferreira, F.2007. Sustainability of reduced impact logging in the eastern Amazon. *Forest Ecol. Manag.* 243, 199-209.
- Slik, J; Paoli, G; McGuire, K; Amaral, I; Jorcely, B; Bastian, M; Blanc, L; Bongers, F; Boundja, P; Clark, C; Collins, M; Dauby, G; Ding, Y; Doucet, J; Elert, E; Ferreira, L; Forshed, O; Fredriksson, G; Gillet, J; Harris, D; Leal, M; Laumonier, Y; Malhi, Y; Mansor, A; Martín, E; Miyamoto, K; Araujo, A; Nagamasu, H; Nilus, R; Nurtjahya, E; Oliveira, A, Onrizal, O; Parada, A; Permana, A; Poorter, L; Poulsen, J; Ramírez, A; Reitsma, J; Rovero, F; Rozak, A; Sheil, D; Silva, J; Silveira, M; Spironelo, W; Steege, H; Stevart, T; Navarro, G; Sunderland, T; Susuki, E; Tang, J; Theilade, I; van der Heijden; van Valkenburg, J; van Do, T; Vilanova, E; Vos, V; Wich, S; Woll, H; Yoneda, T; Zang, R; Zhang, M; Zweifel, N. 2013. Large tree forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, (*Global Ecol. Biogeogr.*). 2013. (DOI: 10.1111/geb.12092).
- Solano Rojas, D. 2007. Evaluación del hábitat, paisaje y la población del mono tití (Cebidae, Platyrrhini: *Saimiri oerstedii oerstedii*) en la Península de Osa, Costa Rica. (en línea). Tesis M.Sc. Heredia, CR. UNA. 87 p. Consultado 15 oct. 2016. Disponible en http://www.academia.edu/10336723/Evaluaci%C3%B3n_del_h%C3%A1bitat_paisaje_y_la_poblaci%C3%B3n_del_mono_tit%C3%AD_Cebidae_Platyrrhini_Saimiri_oerstedii_oerstedii_en_la_Pen%C3%ADnsula_de_Osa_Costa_Rica
- Sollins, P; Swanston, C; Kramer, M. 2007. Stabilization and destabilization of soil organic matter—a new focus. *Biogeochemistry*: 85: 1–7.
- Stevenson, F; Cole, M. 1999. Soil organic Budget and role of organic matter in soil fertility. In: *Cycles of soil. Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients*. 2. ed. New York, US, Wiley.46-77 p.
- Synnott, TJ. 1991. Manual de procedimientos de parcelas permanentes para Bosque Húmedo Tropical. Trad. J Valerio. ITCR. 103 p.
- Terborgh, J; Andresen, E. 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *J. Trop. Ecol.* 14, 645–664.
- Thomsen, K. 1997. Potential of non-timber forest products in tropical rain forest in Costa Rica. Tesis Ph.D. Copenhagen, DK. University of Copenhagen. s. p.

- Tomlinson, P.B. 2006. The uniqueness of palms. *Bot. J. Linn. Soc.* 151, 5–14.
- Trumper, K; Bertzky, M; Dickson, B; Van der Heijden, G; Jenkins, M; Manning, P. 2009. ¿La Solución Natural? El Papel de los Ecosistemas en la Mitigación del Cambio Climático: Evaluación rápida del PNUMA (en línea). Consultado 13 abr. 2015. Disponible en http://www.unep.org/pdf/Naturalfixfinal_Spanish.pdf
- UNEP (Programa de la Naciones Unidas para el Medio Ambiente); WCMC (Centro de Monitoreo de la Conservación Mundial). 2011. Carbono, biodiversidad y servicios ecosistémicos: explorando los beneficios múltiples. Ecuador. UK. 24 p.
- Vaccaro, S; Arturi, M; Goya, J; Frangi, J; Piccolo, G. 2003. Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones, AR. *Interciencia* 28(9): 521-527.
- Valtueña, J. 2002. Enciclopedia de la ecología y la salud. Madrid, ES. Editorial Safeliz, 416 p.
- Van Deusen, P. 2010. Carbon sequestration potential of forest land: Management for products and bioenergy versus preservation. *Biomass Bioenergy*, 34, 1687–1694.
- Vardel, GE. 1994. Rotation and nitrogen fertilization effects on changes in soil carbon and nitrogen. *Agron. J.* 86: 319-325.
- Vargas, L. 2012. Análisis de una cronosecuencia de bosques tropicales del Corredor Biológico Osa, Costa Rica. Tesis Lic. Cartago, CR: ITCR, Escuela de Ingeniería Forestal. 84 p.
- Vásquez, A; Arellano, H. 2012. Estructura, Biomasa Aérea y Carbono Almacenado en Los Bosques del Sur y Noroccidente de Córdoba. Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe De Colombia. En: Colombia ISBN: 979-958-761-215-7 ed: Editorial Códice Ltda. (Bogotá). 963 – 1009 p.
- Vázquez, M. 1981. Taxonomía y ecología de las moráceas argentinas. Ph. D. Tesis. Universidad de Buenos Aires. 172 p.
- Vidal, A; Benítez, J; Rodríguez, J; Carlos, R; Gra, H. 2003. Estimación de la biomasa de copa para árboles en pie de *Pinus caribaea* var. *Caribaea* en la E.F.I. La Palma de la provincia de Pinar del Río, Cuba. *Quebracho* 11: 60-66.

- Walker, W; Baccini, M; Nepstad, N; Horning, D; Knight, E; Braun, A; Bausch. 2011. Guía de Campo para la Estimación de Biomasa y Carbono Forestal. Versión 1.0. Woods Hole Research Center, Falmouth, Massachusetts, USA. 61 p.
- Wander, M. 2004. Soil organic matter fractions and their relevance to soil functions. In: Magdoff, F y Weil (en línea). Consultado 29 jun. 2015. Disponible en http://www.planta.cn/forum/files_planta/soil_organic_matter_fractions_and_their_relevance_to_soil_function_380.pdf
- Wattenberg, I., S. W. Breckle & R. Ortíz Vargas. 1996. La diversidad de especies de árboles y la estructura de un bosque muy húmedo premontano en la Reserva Biológica Alberto Brenes. Rev. Pensamiento Actual (Costa Rica) 2: 11-19.
- Whitmore T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. En Laurence, W.F; Bierregaard, R.O (Eds.) Tropical forest remnants. Ecology, Management, and Conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press. EEUU. pp. 3-12.
- Willan, R.L. 1991. Guía para la manipulación de semillas forestales, estudio con especial referencia a los trópicos. FAO Montes 20/2. Roma, Italia. 502 p.
- Young, A. 1976. Tropical Soil and Soil Survey. London: Cambridge Univ. Press. s.p.
- Zanne, A.E; López-González, G; Coomes, D.A; Ilic, J; Jansen, S; Lewis, S.L; Miller, R.B; Swenson, N.G; Wiemann, M.C; Chave, J. 2009. Global wood density database. Dryad. Identifier: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.
- Zinn, Y.L; Lal, R; Bigham, J.M; Resck, D.V.S. 2007. Edaphic controls on soil organic carbon retention in the Brazilian Cerrado: soil texture and mineralogy. Soil Science Society of America Journal 71: 1204-1214.

9. Apéndices

Apéndice 1. Lista de especies encontradas en los tres hábitats evaluados de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Especie	Hábitat	Uso	Especie	Hábitat	Uso
<i>Alchornea costaricensis</i>	BPIH	NC	<i>Casearia sp.</i>	BPL	NC
<i>Alseis costaricensis</i>	BPIH, BPL	NI	<i>Cassipourea elliptica</i>	BPC, BPL	NC
<i>Ampelocera macrocarpa</i>	BPC, BPL	NC	<i>Castilla tunu</i>	BPIH, BPL	NI
<i>Amphitecna isthmica</i>	BPC, BPL	NC	<i>Cecropia insignis</i>	BPIH, BPL	NC
<i>Andira inermis</i>	BPC, BPL	C	<i>Cecropia obtusifolia</i>	BPIH, BPL	NC
<i>Annona pittieri</i>	BPIH	NC	<i>Cecropia sp.</i>	BPC	NC
<i>Annona sp.</i>	BPIH	NC	<i>Cedrela odorata</i>	BPIH	C
<i>Annonaceae</i>	BPC	NI	<i>Ceiba pentandra</i>	BPIH	C
<i>Anomospermum reticulatum</i>	BPC	NI	<i>Chaenochiton kappleri</i>	BPC, BPL	NI
<i>Apeiba membranacea</i>	BPC, BPL, BPIH	NC	<i>Cheiloclinium cognatum</i>	BPL	NI
<i>Apeiba tibourbou</i>	BPC, BPL, BPIH	NI	<i>Chimarrhis latifolia</i>	BPC, BPIH	NI
<i>Ardisia dodgei</i>	BPC	NC	<i>Chionanthus panamensis</i>	BPIH, BPL	NC
<i>Ardisia sp.</i>	BPL	NC	<i>Chione venosa</i>	BPC, BPL	NC
<i>Aspidosperma myristicifolium</i>	BPC, BPIH	NI	<i>Chomelia sp.</i>	BPL	NC
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	BPC, BPL	C	<i>Chomelia venulosa</i>	BPL	NC
<i>Astrocaryum standleyanum</i>	BPL	NI	<i>Chrysochlamys grandifolia</i>	BPL	NI
<i>Batocarpus costaricensis</i>	BPC, BPL, BPIH	NI	<i>Chrysophyllum argenteum</i>	BPL	NC
<i>Bauhinia sp.</i>	BPL	NI	<i>Chrysophyllum sp. 1</i>	BPC	NC
<i>Beilschmiedia alloiophylla</i>	BPC	C	<i>Chrysophyllum sp. 2</i>	BPC	NC
<i>Beilschmiedia sp.</i>	BPL	C	<i>Cinnamomum sp.</i>	BPC	C
<i>Brosimum costaricanum</i>	BPIH, BPL	NC	<i>Clarisia racemosa</i>	BPC, BPL	NI
<i>Brosimum guianense</i>	BPC, BPL, BPIH	NC	<i>Cleidion castaneifolium</i>	BPIH	NI
<i>Brosimum lactescens</i>	BPC, BPL	NC	<i>Clusia sp.</i>	BPC, BPIH	NC
<i>Brosimum sp.</i>	BPIH, BPL	NC	<i>Clusia valerioi</i>	BPL	NI
<i>Brosimum utile</i>	BPC, BPL, BPIH	NC	<i>Coccoloba sp.</i>	BPC	NC
<i>Bursera simaruba</i>	BPIH	NI	<i>Compsoeura excelsa</i>	BPC, BPL, BPIH	NI
<i>Calatola costaricensis</i>	BPC, BPL	NC	<i>Conostegia cinnamomea</i>	BPIH	NC
<i>Calophyllum brasiliense</i>	BPC, BPL	C	<i>Copaifera camibar</i>	BPC	C
<i>Calophyllum longifolium</i>	BPL	C	<i>Cordia cymosa</i>	BPC	C
<i>Calyptanthus chytraculia</i>	BPIH	NC	<i>Cordia lucidula</i>	BPIH, BPL	NC
<i>Capparidastrium discolor</i>	BPL	NC	<i>Cordia sp.</i>	BPC, BPL	NC
<i>Carapa nicaraguensis</i>	BPC, BPL, BPIH	C	<i>Couratari sp.</i>	BPC	C
<i>Caryocar costaricense</i>	BPC, BPL, BPIH	C	<i>Coussapoa sp.</i>	BPC	NC
<i>Caryodaphnopsis burgeri</i>	BPL	VEDA	<i>Croton tenuicaudatus</i>	BPC	NI
<i>Casearia arborea</i>	BPL	NC	<i>Cryosophila guagara</i>	BPIH	NI
			<i>Cymbopetalum costaricense</i>	BPL	NI
			<i>Cynometra hemitomophylla</i>	BPC	NC
			<i>Dendrobangia boliviana</i>	BPC, BPL	NC

<i>Dendropanax arboreus</i>	BPIH, BPL	NC	<i>Inga sp. 1</i>	BPIH	NC
<i>Dendropanax sp.</i>	BPC	NC	<i>Inga sp. 2</i>	BPIH	NC
<i>Dialium guianense</i>	BPL	C	<i>Inga sp. 3</i>	BPIH	NC
<i>Drypetes standleyi</i>	BPC, BPIH	NC	<i>Iriartea deltoidea</i>	BPC, BPL, BPIH	NC
<i>Duguetia confusa</i>	BPL	NC	<i>Lacistema aggregatum</i>	BPC	NC
<i>Dussia sp.</i>	BPIH, BPL	C	<i>Lacmellea panamensis</i>	BPC, BPL, BPIH	NC
<i>Endlicheria formosa</i>	BPL	NI	<i>Lacmellea sp.</i>	BPC	NI
<i>Entada gigas</i>	BPIH	NI	<i>Laetia thamnia</i>	BPL	C
<i>Erblichia odorata</i>	BPC, BPL	NI	<i>Lauraceae</i>	BPC	NI
<i>Erythroxylum macrophyllum</i>	BPIH	NC	<i>Lecointea amazonica</i>	BPC	C
<i>Eschweilera biflava</i>	BPC	NC	<i>Licania glabriflora</i>	BPC, BPL	NC
<i>Eschweilera collinsii</i>	BPIH	NC	<i>Licania operculipetala</i>	BPC, BPIH	NI
<i>Eschweilera integrifolia</i>	BPC, BPL	NC	<i>Licania sp.</i>	BPC	NC
<i>Eugenia sp.</i>	BPC	NC	<i>Licaria misantlae</i>	BPC, BPL, BPIH	NC
<i>Fairchildia panamensis</i>	BPIH, BPL	NC	<i>Licaria pergamentacea</i>	BPL	NC
<i>Ficus sp.</i>	BPIH	NC	<i>Licaria sp.</i>	BPL	NC
<i>Ficus tonduzii</i>	BPIH, BPL	NC	<i>Licaria sp. 1</i>	BPC	NC
<i>Galipea dasysperma</i>	BPL	NI	<i>Licaria sp. 2</i>	BPC	NC
<i>Garcinia aguilarii</i>	BPL	NC	<i>Lonchocarpus sp.</i>	BPC, BPIH	NC
<i>Garcinia madruno</i>	BPC, BPL, BPIH	NC	<i>Luehea seemannii</i>	BPIH	NC
<i>Garcinia magnifolia</i>	BPC, BPL, BPIH	NC	<i>Mabea occidentalis</i>	BPC	NC
<i>Garcinia sp.</i>	BPL	NC	<i>Machaerium sp.</i>	BPC	NI
<i>Genipa americana</i>	BPC	NC	<i>Maclura tinctoria</i>	BPIH	NI
<i>Gloeospermum diversipetalum</i>	BPC, BPL, BPIH	NI	<i>Macrocnemum roseum</i>	BPIH	NI
<i>Goethalsia meiantha</i>	BPIH	C	<i>Manilkara staminodella</i>	BPC, BPL	C
<i>Grias cauliflora</i>	BPIH	NC	<i>Maquira guianensis</i>	BPC, BPL	NC
<i>Guarea guidonia</i>	BPC	C	<i>Maquira sp.</i>	BPC	NI
<i>Guarea pterorhachis</i>	BPC, BPL	C	<i>Marcgravia sp.</i>	BPIH, BPL	NI
<i>Guarea sp.</i>	BPC, BPL, BPIH	C	<i>Marila pluricostata</i>	BPIH, BPL	NC
<i>Guarea williamsi</i>	BPIH	C	<i>Meliosma allenii</i>	BPC, BPL	NC
<i>Guatteria amplifolia</i>	BPL	NC	<i>Meliosma glabrata</i>	BPIH	NC
<i>Guatteria sp.</i>	BPC, BPL, BPIH	NC	<i>Meliosma grandiflora</i>	BPL	NC
<i>Guettarda sanblasensis</i>	BPIH	NC	<i>Meliosma sp.</i>	BPC, BPL	NC
<i>Guettarda sp.</i>	BPC	NC	<i>Miconia multispicata</i>	BPIH	NC
<i>Gustavia brachycarpa</i>	BPC	NI	<i>Micropholis melinoniana</i>	BPC, BPL, BPIH	NC
<i>Heisteria concinna</i>	BPC, BPL, BPIH	NC	<i>Minuartia guianensis</i>	BPC, BPL, BPIH	C
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	BPIH	C	<i>Mortoniendron anisophyllum</i>	BPIH	NC
<i>Hirtella papillata</i>	BPL	NC	<i>Mortoniendron cauliflorum</i>	BPIH	NC
<i>Hirtella sp.</i>	BPC	NC	<i>Mortoniendron sp.</i>	BPC	NC
<i>Hirtella triandra</i>	BPL	NC	<i>Mortoniendron sp.</i>	BPL	NC
<i>Hymenaea courbaril</i>	BPC, BPL	C	<i>Mortoniendron sp. 1</i>	BPIH	NC
<i>Inga alba</i>	BPIH, BPL	C	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	BPL	NI
<i>Inga pezizifera</i>	BPIH	NC	<i>Naucleopsis ulei</i>	BPC	NC
<i>Inga sp.</i>	BPC, BPL	NC	<i>Nectandra hypoleuca</i>	BPC	C

<i>Nectandra sp.</i>	BPIH	C	<i>Pseudolmedia glabrata</i>	BPC, BPL,
<i>Nectandra umbrosa</i>	BPL	C	<i>Pseudolmedia sp.</i>	BPIH NC
<i>NID</i>	BPC, BPL,	NI	<i>Pseudolmedia spuria</i>	BPIH NC
<i>Ocotea cernua</i>	BPL	C	<i>Psychotria sp.</i>	BPC NC
<i>Ocotea helicterifolia</i>	BPIH	C	<i>Pterocarpus sp.</i>	BPC, BPL, C
<i>Ocotea insularis</i>	BPIH	C	<i>Pterocarpus violaceus</i>	BPL C
<i>Oecopetalum greenmanii</i>	BPIH	NI	<i>Qualea polychroma</i>	BPC, BPL C
<i>Ormosia sp.</i>	BPC, BPL	NC	<i>Quiina sp.</i>	BPC, BPL NI
<i>Osa pulchra</i>	BPL	NI	<i>Rinorea lindeniana</i>	BPL
<i>Otoba novogranatensis</i>	BPC, BPL,	C	<i>Rinorea paniculata</i>	BPC NC
<i>Oxandra sp.</i>	BPC	NI	<i>Rinorea sp.</i>	BPC, BPL NC
<i>Pachira aquatica</i>	BPC, BPL,	NC	<i>Rinorea sylvatica</i>	BPL NC
<i>Panopsis sp.</i>	BPC	NI	<i>Rubiaceae sp.</i>	BPL NI
<i>Parathesis acostensis</i>	BPC		<i>Ruptiliocarpon caracolito</i>	BPC, BPL NI
<i>Pausandra trianae</i>	BPC, BPIH	NC	<i>Sapium sp.</i>	BPL NC
<i>Peltogyne purpurea</i>	BPIH, BPL	C	<i>Sapium sp. 1</i>	BPIH NC
<i>Perebea hispidula</i>	BPC, BPL,	NI	<i>Sapium sp. 2</i>	BPIH NC
<i>Perrottetia sessiliflora</i>	BPIH		<i>Sarcaulus brasiliensis</i>	BPL NC
<i>Persea americana</i>	BPIH, BPL	NC	<i>Sarcaulus sp.</i>	BPC NI
<i>Platymiscium curuense</i>	BPIH	C	<i>Saurauia yasicae</i>	BPC
<i>Platymiscium sp.</i>	BPC	C	<i>Schizolobium parahyba</i>	BPIH, BPL C
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	BPC, BPL,	NC	<i>Schlegelia sp.</i>	BPC NI
<i>Pleurothyrium golfodulcense</i>	BPL	NI	<i>Simira maxonii</i>	BPL NC
<i>Poulsenia armata</i>	BPIH	NC	<i>Siparuna sp.</i>	BPC NC
<i>Pourouma bicolor</i>	BPC, BPL	NC	<i>Sloanea obtusifolia</i>	BPL
<i>Pouteria aff laevigata</i>	BPL	NC	<i>Sloanea picapica</i>	BPL NC
<i>Pouteria juruana</i>	BPC, BPL	NC	<i>Sloanea sp.</i>	BPC, BPL NC
<i>Pouteria laevigata</i>	BPC	NC	<i>Sloanea sulcata</i>	BPL NC
<i>Pouteria sp.</i>	BPC, BPL,	NC	<i>Socratea exorrhiza</i>	BPC NC
<i>Pouteria subrotata</i>	BPC		<i>Sorocea affinis</i>	BPC, BPL NC
<i>Pouteria torta</i>	BPC, BPL	NC	<i>Sorocea pubivena</i>	BPC, BPL, NC
<i>Pradosia sp.</i>	BPC	NI	<i>Spondias mombin</i>	BPL NC
<i>Prioria copaiifera</i>	BPC, BPL,	NC	<i>Spondias sp.</i>	BPIH NI
<i>Protium aracouchini</i>	BPIH	NC	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	BPC NC
<i>Protium glabrum</i>	BPIH, BPL	NC	<i>Stephanopodium costaricense</i>	BPC, BPL, NC
<i>Protium panamense</i>	BPC	NC	<i>Sterculia allenii</i>	BPC, BPL
<i>Protium pecuniosum</i>	BPC, BPL,	NC	<i>Sterculia recordiana</i>	BPC, BPIH C
<i>Protium ravenii</i>	BPIH	NC	<i>Strychnos chlorantha</i>	BPC NI
<i>Protium sp.</i>	BPC, BPIH	NC	<i>Strychnos peckii</i>	BPC, BPL NI
<i>Protium sp. 1</i>	BPL	NC	<i>Strychnos sp.</i>	BPC NI
<i>Protium sp. 2</i>	BPL	NC	<i>Swartzia ochracea</i>	BPC NC
<i>Prunus subcorymbosa</i>	BPL	NC	<i>Symphonia globulifera</i>	BPC, BPL, C
			<i>Talauma gloriensis</i>	BPC C
			<i>Talisia allenii</i>	BPL C

<i>Talisia nervosa</i>	BPL	NC	<i>Violaceae sp.</i>	BPC	NI
<i>Talisia sp.</i>	BPC, BPL	NC	<i>Virola koschnyi</i>	BPC, BPIH	C
<i>Tapirira guianensis</i>	BPC, BPL, BPIH	C	<i>Virola macrocarpa</i>	BPC, BPL	C
<i>Terminalia amazonia</i>	BPL	C	<i>Virola sebifera</i>	BPC	C
<i>Terminalia bucidoides</i>	BPC, BPIH	C	<i>Virola surinamensis</i>	BPC, BPL, BPIH	C
<i>Tetragastris panamensis</i>	BPC, BPL, BPIH	C	<i>Vitex cooperi</i>	BPIH	C
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>	BPC, BPL, BPIH	NI	<i>Vochysia ferruginea</i>	BPC	C
<i>Tovomita longifolia</i>	BPL	NI	<i>Vochysia gentryi</i>	BPC, BPL, BPIH	C
<i>Trattinnickia aspera</i>	BPC, BPL, BPIH	NI	<i>Warszewiczia coccinea</i>	BPC	NC
<i>Trichilia pallida</i>	BPIH	NI	<i>Williamodendron glaucophyllum</i>	BPC, BPL	NI
<i>Trichilia septentrionalis</i>	BPIH, BPL	C	<i>Xylopia macrantha</i>	BPIH	NC
<i>Trichilia sp.</i>	BPIH, BPL	NC	<i>Xylopia sp.</i>	BPC	NC
<i>Trichospermum galeottii</i>	BPIH	NI	<i>Xylosma oligandra</i>	BPIH	NI
<i>Unonopsis pittieri</i>	BPIH	NC	<i>Zanthoxylum ekmanii</i>	BPIH	C
<i>Vachellia allenii</i>	BPC, BPL	NI	<i>Zanthoxylum sp. 1</i>	BPIH	C
<i>Vantanea barbourii</i>	BPC, BPL, BPIH	C	<i>Zanthoxylum sp. 2</i>	BPIH	C
			<i>Ziziphus chloroxylon</i>	BPL	NI

Apéndice 2. Familias y número de especies encontradas en los tres hábitats evaluados de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Número	Familia	Número de especies	Número	Familia	Número de especies
1	Fabaceae	28	24	Calophyllaceae	3
2	Moraceae	21	25	Cordiaceae	3
3	Lauraceae	20	26	Icacinaceae	3
4	Malvaceae	14	27	Loganiaceae	3
5	Rubiaceae	14	28	Olacaceae	3
6	Sapotaceae	14	29	Primulaceae	3
7	Annonaceae	11	30	Sapindaceae	3
8	Burseraceae	11	31	Vochysiaceae	3
9	Clusiaceae	9	32	Araliaceae	2
10	Euphorbiaceae	9	33	Bignoniaceae	2
11	Meliaceae	9	34	Combretaceae	2
12	Chrysobalanaceae	6	35	Melastomataceae	2
13	Lecythidaceae	6	36	Myrtaceae	2
14	Myristicaceae	6	37	Actinidiaceae	1
15	Salicaceae	6	38	Capparaceae	1
16	Violaceae	6	39	Cardiopteridaceae	1
17	Apocynaceae	5	40	Caryocaraceae	1
18	Urticaceae	5	41	Celastraceae	1
19	Anacardiaceae	4	42	Dichapetalaceae	1
20	Arecaceae	4	43	Dipentodontaceae	1
21	Elaeocarpaceae	4	44	Erythroxylaceae	1
22	Rutaceae	4	45	Humiriaceae	1
23	Sabiaceae	4	46	Lacistemataceae	1

Número	Familia	Número de especies	Número	Familia	Número de especies
47	Lamiaceae	1	56	Proteaceae	1
48	Lepidobotryaceae	1	57	Putranjivaceae	1
49	Magnoliaceae	1	58	Quiinaceae	1
50	Marcgraviaceae	1	59	Rhamnaceae	1
51	Menispermaceae	1	60	Rhizophoraceae	1
52	Ulmaceae	1	61	Rosaceae	1
53	Oleaceae	1	62	Siparunaceae	1
54	Passifloraceae	1	63	Indeterminadas	162 individuos
55	Polygonaceae	1			

Apéndice 3. Abundancia (ind./ha), biomasa aérea (Mg/ha) y carbono aéreo (Mg/ha) de las nueve familias con mayor contenido de carbono en cada hábitat evaluado de los bosques primarios de la Reserva Forestal Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica.

Hábitat	Familia	Abundancia (ind./ha)	Biomasa (Mg/ha)	Carbono (Mg/ha)
Bosque primario de cima	Sapotaceae	44	79.94	37.57
	Vochysiaceae	9	50.79	23.87
	Calophyllaceae	3	45.62	21.44
	Indeterminadas	58	30.04	14.12
	Meliaceae	22	29.98	14.09
	Clusiaceae	35	27.24	12.80
	Fabaceae	34	24.91	11.71
	Lauraceae	11	24.78	11.65
	Myristicaceae	84	24.17	11.36
	Otras (42 familias)	322	183.99	86.48
	Total	622	521.47	245.09
Bosque primario de ladera	Fabaceae	28	105.75	49.70
	Sapotaceae	23	44.44	20.89
	Elaeocarpaceae	9	29.04	13.65
	Meliaceae	16	28.34	13.32
	Clusiaceae	36	27.90	13.11
	Caryocaraceae	3	25.91	12.18
	Indeterminadas	36	24.25	11.40
	Moraceae	37	23.05	10.83
	Myristicaceae	65	22.26	10.46
	Otras (41 familias)	315	142.61	67.02
	Total	568	473.56	222.57
Bosque primario con influencia hídrica	Moraceae	74	54.68	25.70
	Indeterminadas	68	46.92	22.05
	Fabaceae	33	41.55	19.53
	Meliaceae	23	23.26	10.93
	Myristicaceae	44	21.59	10.15
	Euphorbiaceae	54	16.50	7.76
	Lecythidaceae	4	16.41	7.71
	Rubiaceae	21	14.64	6.88

Malvaceae	46	14.57	6.85
Otras (32 familias)	269	123.59	58.09
Total	636	373.71	175.64

Apéndice 4. Análisis de varianza para el carbono contenido en la necromasa fina (Mg/ha) según tipo de hábitat y prueba de Duncan para un alfa de 0,05.

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
Hábitat	0.42	2	0.21	7.04	0.0028
Error	0.97	33	0.21		
Total	1.39	35			

Prueba de Duncan

Hábitat	n	Media (Mg/ha)
BPIH	12	0.49 A
BPL	12	0.65 B
BPC	12	0.75 B

Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Apéndice 5. Análisis de varianza para el carbono contenido en la necromasa gruesa (Mg/ha) según tipo de hábitat y prueba de Duncan para un alfa de 0,05.

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
Hábitat	1.94	2	0.97	4.38	0.02085
Error	7.31	33	0.22		
Total	9.25	35			

Prueba de Duncan

Hábitat	n	Media (Mg/ha)
BPIH	12	0.41 A
BPL	12	0.54 A
BPC	12	0.95 B

Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Apéndice 6. Análisis de varianza para el carbono contenido en la madera fina (Mg/ha) según tipo de hábitat y prueba de Duncan para un alfa de 0.05.

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
Hábitat	8.37	2	4.18	0.89	0.4196
Error	154.86	33	4.69		
Total	163.22	35			

Apéndice 7. Análisis de varianza para el carbono contenido en la madera gruesa (Mg/ha) según tipo de hábitat y prueba de Duncan para un alfa de 0,05.

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
Hábitat	3879.53	2	1939.76	2.74	0.0790
Error	23329.17	33	706.94		
Total	27208.70	35			

Apéndice 8. Análisis de varianza para el carbono orgánico del suelo (Mg/ha) contenido a diferentes profundidades según tipo de hábitat y prueba de Duncan para un alfa de 0,05.

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
BPC	10818.85	2	5409.42	36.45	0.0001
Error	4897.61	33	148.41		
Total	15716.46	35			

Prueba de Duncan

Profundidad (cm)	n	Media (Mg/ha)
0-15	12	39.06 A
15.30	12	64.67 B
30-45	12	81.19 C

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
BPL	28096.72	2	14048.36	20.75	0.0001
Error	22344.61	33	677.11		
Total	50441.33	35			

Prueba de Duncan

Profundidad (cm)	n	Media (Mg/ha)
0-15	12	42.88 A
15.30	12	65.72 B
30-45	12	110.16 C

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
BPIH	4001.05	2	2000.53	3.93	0.0295
Error	16810.73	33	509.42		
Total	20811	35			

Prueba de Duncan

Profundidad (cm)	n	Media (Mg/ha)
0-15	12	26.13 A
15-30	12	45.06 B
30-45	12	50.81 B

Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Apéndice 9. Análisis de varianza para el carbono orgánico del suelo (Mg/ha) contenido en los hábitats según profundidad y prueba de Duncan para un alfa de 0,05.

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
0-15 cm	1848.78	2	924.39	8.55	0.0010
Error	3568.39	33	108.13		
Total	5417.17	35			

Prueba de Duncan

Hábitat	n	Media (Mg/ha)
BPIH	12	26.13 A
BPC	12	39.06 B
BPL	12	42.88 B

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
15-30 cm	1662.04	2	831.02	1.56	0.2257
Error	17604.29	33	533.46		
Total	19266.34	35			

Prueba de Duncan

Hábitat	n	Media (Mg/ha)
BPIH	12	50.81 A
BPC	12	64.67 A
BPL	12	65.72 A

Variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	F	Probabilidad
30-45 cm	25534.06	2	12767.03	18.41	0.0001
Error	22880.26	33	693.34		
Total	48414.33	35			

Prueba de Duncan

Hábitat	n	Media (Mg/ha)
BPIH	12	45.06 A
BPC	12	81.19 B
BPL	12	110.16 C

Medias con una letra en común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).