



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

(ECOLOGIA)

**GENERACIÓN DE MODELOS ALOMÉTRICOS PARA CUANTIFICAR LA
BIOMASA EN PIE DE BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS EN
LA REGIÓN DE CHAMELA, JALISCO, MÉXICO**

TESIS

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

JESÚS ADRIÁN BOJÓRQUEZ VALDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM.

DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

MÉXICO, D.F. AGOSTO 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

(ECOLOGIA)

**GENERACIÓN DE MODELOS ALOMÉTRICOS PARA CUANTIFICAR LA
BIOMASA EN PIE DE BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS EN
LA REGIÓN DE CHAMELA, JALISCO, MÉXICO**

TESIS

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

JESÚS ADRIÁN BOJÓRQUEZ VALDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM.

DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

MÉXICO, D.F. AGOSTO 2014

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 12 de mayo de 2014, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **BOJÓRQUEZ VALDEZ JESÚS ADRIÁN** con número de cuenta **512026673** con la tesis titulada **"Generación de modelos alométricos para cuantificar la biomasa en pie de bosques tropicales secundarios en la región de Chamela, Jalisco, México."**, realizada bajo la dirección de la **DRA. ANGELINA MARTINEZ YRIZAR**:

Presidente: DRA. PATRICIA BALVANERA LEVY
Vocal: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
Secretario: DR. VICTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE
Suplente: DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP
Suplente: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de junio de 2014.



M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por haberme dado la oportunidad de llevar a cabo mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindarme una beca como apoyo de manutención con CVU: 440682 y número de becario: 270082 para la realización de este proyecto.

A los miembros de mi comité tutorial, los doctores Víctor Joaquín Jaramillo Luque del Centro de Estudios de Ecosistemas, UNAM, Francisco Javier Álvarez Sánchez de la Facultad de Ciencias, UNAM y Angelina Martínez Yrizar del Instituto de Ecología, UNAM, por sus comentarios y sugerencias siempre tan acertados. Gracias a su gran disposición durante todo el proceso de mi formación como maestro en ciencias, con los que fortalecieron este proyecto y a mí como futuro investigador.

Agradecimientos personales

Primeramente a mi mentora, una señorona en toda la extensión de la palabra, a mi asesora y a quien considero amiga, la Dra. Angelina Martínez Yrizar, gracias infinitas por su paciencia cuando iba empezando este camino, gracias por su apoyo tanto profesional y moral en la realización de este proyecto, en el que ayudo a instruir a este humilde servidor en el campo de la investigación de ecosistemas, algo que terminé de confirmar estando bajo su tutoría. Creo que algo muy bueno tuve que haber hecho en esta vida para que el destino la pusiera en mi camino, jamás terminaré de agradecerle. ¡Muchas gracias de todo corazón, hoy y siempre!

A los sinodales y miembros del jurado en mi examen de grado: las doctoras Patricia Balvanera Levy, Ana Elena Mendoza Ochoa, los doctores Víctor Joaquín Jaramillo Luque, Francisco Javier Álvarez Sánchez y Diego Rafael Pérez Salicrup, por acertada revisión de la tesis. Su disposición fue fundamental para lograr graduarme en el menor tiempo posible.

Al Dr. Alberto Búrquez Montijo, por sus comentarios tan acertados sobre esta investigación, por su sencillez y humildad al apoyarme cada vez que lo necesitaba. Estaré agradecido eternamente. ¡Dr. le admiro! ¡Muchas gracias!

A la Dra. Patricia Balvanera Levy y al M. C. Francisco Mora Ardilla por habernos compartido los datos del censo MABOTRO 2010.

Al Instituto de Ecología UNAM, por haberme permitido el uso de instalaciones para el procesamiento de datos.

A la Estación de Biología Chamela-Cuixmala por haberme permitido el uso de sus instalaciones durante mi estancia cuando se llevó a cabo el trabajo de campo y laboratorio.

Al personal de la estación de Biología Chamela-Cuixmala y parte importante en mi caminar, por la calidez con la que somos recibidos durante nuestra estancia en ese paradisiaco lugar.

A la Estación Regional de Noroeste del Instituto de Geología, UNAM, por permitirme usar sus instalaciones durante la etapa final del trabajo de tesis.

A mis padres: Herminia y Marino, por su infinito apoyo y principalmente por haberme dado la vida, ya que sin ellos no estuviera en esta tierra. ¡Muchas gracias! Les estaré eternamente agradecido, los amo mis viejos.

A mis hermanos: Carmina, Orlando, Fernando, Mariela y Fabián, por su apoyo incondicional tanto moral como económico, por estar allí siempre, y porque sin ustedes definitivamente mi vida y mis logros no serian lo mismo. ¡Muchas gracias mis guardianes!

A mis Sobrinitos: Marina, Lucia, Denzel y otro pequeño que viene en camino, gracias porque con sus vidas llenaron de luz y esperanza cuando todo parecía gris y borroso. ¡Muchas gracias mis niños, los amo y amaré por siempre!

A Enriquena Bustamante Ortega, Felipe Arreola Villa, Raúl Ahedo Hernández, Abel verdusco y Salvador Méndez Araiza, por su apoyo técnico tanto en la parte administrativa como en el trabajo de campo durante mi periodo de maestría.

A la Dra. Enriquena Bustamante Ortega, por su amistad, por aclararme dudas, por las discusiones, por sus consejos y por iluminar con su presencia el laboratorio de ecología de zonas áridas. ¡Muchas gracias Quena!

A la Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, a quien aprecio y quiero por haberme brindado su apoyo y asilo político en su laboratorio de Ecología de Poblaciones Vegetales durante mi estancia en el Instituto de Ecología UNAM, D.F. ¡Siempre agradecido querida Ana!

A la SEP y al CONACyT por el financiamiento del proyecto de tesis con clave SEP-CONACYT/2009-129740 "Sucesión secundaria en bosques tropicales: recuperando biodiversidad, funciones y servicios del ecosistema", el cual fue vital para llevar a cabo el trabajo de campo y el desarrollo de la tesis. En la última etapa, se recibió el apoyo del proyecto CB-2012-01-179045 "Respuesta del Socio-ecosistema del bosque tropical seco de la región de Chamela al Huracán Jova: Un evento catastrófico infrecuente".

Al M. C. Francisco Mora Ardilla, por las arduas discusiones, su calificada asesoría taxonómica e intelectual tanto en laboratorio como en campo durante mi camino en esta investigación. A su hermosa familia, por haberme asilado en su casa durante mi estancia en el Centro de Estudio en Ecosistemas, UNAM.

A la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, por sus consejos, su sabiduría y su apoyo en el mejoramiento académico de su humilde servidor durante el curso de Restauración. ¡Dra. Muchas gracias!

A la Dra. Katherine Renton y el Dr. Alejandro Salinas Melgoza, por su apoyo moral y su compañía durante esos atardeceres en la Estación de Biología. ¡Katy, gracias por llevarnos a la playa!

A Erika Rodríguez Reyes, ¡Muchas gracias! Por tu apoyo administrativo y tu paciencia durante el proceso de titulación, porque tú hiciste que todo fuera mucho más sencillo. ¡De nuevo gracias!

Al Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes, por su apoyo logístico y siempre tan servicial al acudir por su ayuda.

A Patricia Martínez Reyes por haberme apoyado en mis primeros pasos en el Posgrado y por haberme recibido con esa calidez que distingue a una persona como usted, por hacerme sentir que el Distrito Federal podía ser también mi casa. ¡Muchas gracias Paty! Eternamente agradecido.

A mis compañeros de laboratorio de Ecología de Poblaciones Vegetales: Gabriela, Luis Emilio, Eli, Eliza, Paco, Emanuel por el apoyo y los excelentes momentos que pasamos juntos.

A mis compañeros de laboratorio de Ecología de Zonas Áridas: Ricardo, Bárbara, Víctor, David, Gabi, Tokya, Mirsa, Bladimir, Monica y Queno, por su compañía, ya que sin ustedes el laboratorio no sería el mismo, ¡Aclarando! hay algunos que trate más tiempo que a otros.

A mis compañeros y profesores de maestría: Alexis, Humberto, Alfredo, Any, Javier, Oscar, Julieta, Mario, los muñecos y muñecas del grupo de suelos, a Cristina Siebe,

Lorenzo Selem, Ana Burgos, Manuel Maass, a mis profesores de estadística, a mis compañeros de la clase de restauración, compañeros de la clase de estadística y me disculpo si me falta alguien.

A dios y a la vida por permitirme seguir en este mundo, conociendo a todas estas personas tan maravillosas.

Muchas gracias a todos y a los que no les pude agradecer, todos contribuyeron en algo sobre mi formación como profesional y como ser humano, ¡de nuevo muchas gracias!

Índice

Resumen	1
Abstract	3
1 Introducción	6
1.1 Importancia de los almacenes y mediciones de carbono en los bosques secundarios.....	8
1.2 Métodos para estimar biomasa aérea de la vegetación terrestre.....	8
1.2.1 Construcción de modelos alométricos y variables dasométricas	10
1.2.2 Densidad específica de la madera (DEM).....	14
2 Sistema de estudio: bosque tropical caducifolio (BTC).....	16
3 Planteamiento del problema	19
4 Objetivos	20
5 Metodología	21
5.1 Sitio de estudio	21
5.2 Criterio de selección de las especies e individuos para la construcción de los modelos alométricos	24
5.3 Elección de los individuos en campo	25
5.4 Medición y cosecha de tallos	26
5.5 Generación de los modelos alométricos	28
5.5.2 Modelo alométrico simple (potencial y logarítmico)	30
5.5.3 Modelos de regresión lineal múltiple (logarítmicos)	31
5.5.4 Evaluación y selección de los modelos	32
5.5.5 Estimación de biomasa de la muestra de árboles cosechados aplicando modelos generados en otros estudios.....	32
5.5.6 Estimación de biomasa aérea con los modelos multiespecíficos locales y externos.....	35
6 Resultados	35
6.1 Diversidad y características dasométricas de las especies	35
6.2 Modelos Alométricos	38

6.2.1 Modelo potencial (no lineal)	38
6.2.1.1 Por especie.....	38
6.2.1.2 Multiespecífico.....	41
6.2.1.2.1 Sin agrupación de especies.....	41
6.2.1.2.2 Con agrupación de especies por DEM	42
6.2.2 Modelo alométrico lineal (logarítmico)	44
6.2.2.1 Simple y múltiple por especie	44
6.2.3.2 Simple y múltiple multiespecífico.....	45
6.3 Evaluación de los modelos.....	47
6.3.1 Modelo alométrico por especie: simple (potencial y logarítmico) y múltiple (logarítmico)	47
6.3.2 Modelo alométrico multiespecífico simple (potencial y logarítmico) y múltiple (logarítmico).....	47
6.4 Estimación de biomasa de la muestra de árboles cosechados aplicando modelos generados en otros estudios (modelos externos)	48
6.5 Estimación de biomasa aérea del BTC secundario aplicando los modelos locales y externos	49
7 Discusión.....	51
7.1 Diversidad de especies e individuos seleccionados para la construcción de los modelos alométricos	51
7.2 Modelos alométricos y evaluación de los ajustes.....	55
7.2.1 Potenciales y logarítmicos por especie.....	55
7.2.2 Potenciales y logarítmicos multiespecíficos.....	57
7.3 Estimación de biomasa con modelos generados en otros estudios (modelos externos).....	62
7.4 Estimación de biomasa aérea del BTC secundario aplicando los modelos locales y externos	64
8 Recomendaciones y conclusión	67
9 Literatura citada	70

Índice de Cuadros

1. Modelos alométricos externos usados para estimar biomasa de los tallos cosechados y la biomasa de los bosques secundarios del censo MABOTRO 2010.....	34
2. Características dasométricas de los árboles muestreados.....	36
3. Modelo alométrico no-lineal (potencial) de las 27 especies cosechadas.....	40
4. Modelo alométrico multiespecífico no-lineal.....	42
5. Modelos alométricos multiespecíficos generados con grupos de especies.....	43
6. Modelos alométricos logarítmicos múltiples por especie.....	45
7. Modelo alométrico multiespecífico simple y múltiples logarítmicos.....	46
8. Estimación de biomasa usando modelos externos.....	49
9. Uso de modelos externos y locales para estimar biomasa aérea del BTC secundario del censo MABOTRO 2010.....	50

Índice de Figuras

1. Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuitzmala.....	22
2. Ubicación geográfica de los sitios de estudio en el municipio de la Huerta, Jalisco, México.....	23
3. Alícuotas de madera de ocho especies muestreadas en este estudio.....	27

4. Dispersión de los valores aritméticos de biomasa seca (Bs, Kg) en función del diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) de todos los individuos cosechados.....	29
5. Variación intra- e interespecífica de la densidad de madera (DEM, g/cm ³) de las 30 especies muestreadas.....	30
6. Modelo alométrico potencial por especie y multiespecífico.....	41
7. Representación grafica de los modelos alométricos multiespecíficos potenciales desarrollados para los tres grupos de especies (GB, GM y GA).....	44
8.- Error relativo estimado con modelos externos para un bosque secundario.....	51

Apéndices

Apéndice 1. Características taxonómicas de las especies muestreadas.....	85
Apéndice 2. Gráficas de dispersión de la biomasa seca (Bs, kg) en función del diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) de las especies estudiadas.....	86
Apéndice 3. Gráficas de dispersión de la biomasa seca en función de cada una de las variables explicativas.....	88
Apéndice 4. Modelos alométricos lineales generados para cada especie.....	89

Resumen

En las últimas décadas a lo largo del trópico, ha habido un aumento en la extensión del bosque secundario a expensas del bosque tropical caducifolio primario. Este cambio hace necesario documentar el potencial de almacenamiento de biomasa y carbono en los bosques secundarios, para entender su papel en el ciclo global del carbono. Una herramienta muy usada para estimar estos almacenes son los modelos alométricos que relacionan la biomasa con la forma y tamaño de las plantas. En el presente trabajo se generaron modelos alométricos potenciales y logarítmicos (por especie y multiespecíficos) con base en la cosecha directa de árboles a través de una cronosecuencia de bosques secundarios de la región de Chamela, Jalisco, México. El estudio se desarrolló siguiendo un enfoque paisajístico seleccionando las 27 especies leñosas más importantes (75-80% del área basal total del bosque secundario). A finales del verano del 2012 se cosecharon entre 10 y 14 tallos por especie, con un diámetro mínimo a 1.30 m de altura (DAP) ≥ 1 cm y hasta el DAP más grande encontrado en los sitios. El modelo que presentó el mejor ajuste fue el potencial con valores de $R^2 > 0.80$, usando el DAP como variable independiente. Una transformación logarítmica de la ecuación potencial permitió incluir en el modelo otras variables independientes (densidad específica de la madera —DEM y altura máxima de los tallos —A) en la predicción de la biomasa seca —Bs. La inclusión de estas variables aumentó la R^2 hasta 7.4% únicamente para 10 de las especies respecto al modelo logarítmico simple. Para el conjunto de todas las especies cosechadas, se ajustaron modelos multiespecíficos potenciales y modelos lineales. Se encontró que el modelo potencial M1S presentó un ajuste de 0.798 y que la R^2 aumenta hasta un 15.2% si las especies se agrupan por DEM (alta, media y baja). De los modelos lineales, el multiespecífico M6M que combina tres

variables independientes (DAP, DEM y A), es el que presentó el mejor ajuste ($R^2 = 0.975$), el error cuadrado medio y el criterio de información de Akaike más bajos ($MSE = 0.018$ y $AIC = -1\ 211.3$) respecto a los otros modelos multiespecíficos generados en este estudio. Este último mejoró el ajuste hasta 6% respecto al modelo M4S (que usa únicamente el DAP como variable predictora). Al usar los modelos lineales para estimar Bs se incurre en un error derivado de la retransformación de los datos logarítmicos. Esto se supera aplicando factores de corrección a las estimaciones de Bs o usando modelos potenciales que no requieren de retransformación. Todos los modelos generados en este estudio son suficientemente robustos para estimar la Bs a nivel de paisaje, ya que presentan ajustes muy altos ($R^2 > 0.80$) y la muestra seleccionada representan la estructura del bosque secundario de la región. Sin embargo, para estimar la Bs en un sitio, recomendamos usar el modelo potencial de cada especie y el modelo potencial multiespecífico para las especies que no cuentan con una ecuación. En sitios donde las especies dominantes son diferentes a las seleccionadas en este estudio, se recomienda utilizar los modelos potenciales M1S, GB, GM y GA o el modelo multiespecífico M6M, tomando en cuenta que al usar este último se tendrá que aplicar un factor de corrección posterior a la retransformación de las estimaciones de Bs. Se seleccionaron modelos alométricos publicados en la literatura generados para otros bosques tropicales (modelos externos) para estimar la Bs de los individuos cosechados en este estudio. Se encontró que el modelo potencial C11 estimó la Bs más aproximada a la Bs observada con el error relativo más bajo, de -1.2%. En cambio, con la mayoría de los otros modelos el error de estimación fue mucho mayor (10 a 40%). La misma variación en la Bs estimada resultó al aplicar los modelos generados en este estudio y los modelos externos a un censo de vegetación a lo largo de una cronosecuencia de bosques secundarios de la región (parcelas MABOTRO 2010). Para este bosque el

modelo N5 es el que más se aproxima a la Bs estimada con los modelos locales. Lo anterior demuestra que al usar modelos alométricos externos se puede incurrir en un error en la estimación de la Bs. Para eliminar este sesgo, se recomienda utilizar modelos desarrollados localmente o usar modelos generados para bosques cuyas características estructurales y condiciones ambientales sean similares a los bosques de estudio.

Abstract

During the last few decades along the tropics, there has been an increase in the area of the secondary forest at the expense of the tropical deciduous forest. This change highlights the importance of assessing the potential of aboveground biomass and carbon storage in these secondary forests, and their contribution to the global carbon cycle. Allometric models have been widely used to estimate aboveground biomass and carbon stocks in forests. In this work we developed non-linear (power) and linear (logarithmic) allometric models (specific and multi-specific equations) from the harvest of a large sample of trees from the secondary forest of the Chamela, Jalisco region. The sample of trees was selected following a landscape approach, which consisted of selecting the most important 27 species that contributed with 75-80% of stand basal area. A total of 10-14 trees per species, with a minimum diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm and up to the maximum DAP found in the sites, were harvested at the end of the summer in 2012. At the species level, the best fit was for the non-linear model ($R^2 > 80$). This model was developed using dry biomass (Bs) and DBH as the independent variable. The lineal form of the power model (through \log_{10} data transformation) allowed the inclusion of other two variables (wood specific gravity —DEM and total height —A) in the model. These variables improved the model fit by 7.4% only for 10 species compared with the simple linear model. For all the species

together, also non-linear and linear multi-specific allometric models were developed. We found that the non-linear model M1S had $R^2 = 0.798$ but increased to 15.2% when the species were grouped by DEM (low, medium, high). From all multi-specific lineal models, the M6M, which combines three independent variables DBH, DEM and A had the better fit ($R^2 = 0.975$) and the lower MSE = 0.018 and AIC = -1211.3 values than all models developed in this study. This model increased the fit to 6% respect to the M4S which uses only DAP as a predictor variable. Because of the back-transformation of the data, the use of the lineal models leads to a Bs estimate bias. This problem can be overcome by applying correction factors or using the non-linear models. All the developed models in this study are accurate to estimate the aboveground biomass at the landscape label because R^2 were > 0.80 and the selected sample of species represents the structure of the secondary forest in the study region. However, to estimate Bs at any site, we recommend the use of the power model of each species combined with the multi-specific power model for species which lack an individual equation. In sites where different dominant species exist from the ones selected in this study, we recommend to use the power models M1S, GB, GM and GA or the M6M multi-specific model, taking into account that a correction factors should be applied after back-transforming the Bs estimates. In this study, selected external allometric models developed for other tropical forests and were used to estimate de Bs of the harvested trees. We found that from all the models, the non-linear C11 model had the lower relative error (-1.2%) with the closest estimates to the observed aboveground biomass values. In contrast, with the use of the other external models, the relative errors were higher (10 to 40%). Similar results were found when the local and the external models were used to estimate the Bs along a chronosequence of secondary forests in the region (MABOTRO sites, 2010 vegetation census). For this forest, the Bs from the non-linear N5 external model

was similar to the B_s values estimated from the local models. Therefore, the use of external allometric models should be taken with caution to estimate the forest biomass. To eliminate the bias we recommend to develop local allometric models or to use external models generated for forests with similar vegetation structure and environmental conditions to the study sites.

1 Introducción

En las últimas décadas se han perdido grandes extensiones de bosques tropicales caducifolios debido al crecimiento poblacional global y el incremento en la demanda global por productos agrícolas (FAO 2010). Así, el cambio de uso de suelo ha sido uno de los principales agentes de transformación de los bosques tropicales secos (Miles *et al.*, 2006). Portillo *et al.* (2010) y Aide *et al.* (2013) mencionan que dentro de las causas de cambio de uso de suelo de mayor impacto están las actividades agrícolas y ganaderas, la minería, la extracción de combustible fósil, los desarrollos turísticos y la construcción de infraestructura carretera. Por ejemplo, para Latinoamérica Central (LAC), las causas anteriores han aumentado la presión sobre los bosques tropicales de esta región en los últimos 30 años (Laurance *et al.*, 1999; FAO, 2010). En cuanto a la pérdida de cobertura forestal relacionada con el cambio de uso de suelo, Aide *et al.* (2013) mencionan que el 80% de la deforestación en Latinoamérica ocurre en tres tipos de vegetación: los bosques tropicales húmedos, los bosques tropicales caducifolios y las sabanas/matorrales y señalan que se ha incrementado la vegetación de tipo agrícola y la vegetación herbácea. Para el periodo 2001-2010, los mismos autores estimaron una pérdida de bosques tropicales (BT) para Latinoamérica y el Caribe de 541,835 km², de los cuales 179,405 km² son pérdida de vegetación leñosa y de estos, aproximadamente 120,000 km² son bosques tropicales caducifolios (BTC). Actualmente, más del 25% de los BT de LAC es clasificado como praderas permanentes (FAOSTAT, 2011 en Aide *et al.* 2013).

De acuerdo con la FAO (2010) la mayor conversión de bosques se presenta en las regiones del trópico, pero en las últimas décadas han aumentado los bosques en proceso de regeneración o sucesión secundaria en áreas en las que anteriormente se desarrollaban

actividades como la agricultura y la ganadería. Este aumento se puede deber a muchos factores de entre los cuales resalta el alto grado de degradación y baja fertilidad que presentan los suelos como consecuencia del uso intensivo al que se les ha sometido (Uhl, 1987; Turner y Corlett, 1996; Chazdon *et al.*, 2007). Una vez que las áreas de uso agrícola se encuentran en estado de abandono, entran en un proceso de regeneración natural y de sucesión secundaria (Sierra *et al.*, 2007). Durante la sucesión ocurren cambios en la estructura y composición de la vegetación que permiten la recuperación de las funciones de estos ecosistemas tropicales abandonados y de los servicios ecosistémicos que proveen (Uhl, 1987; Brown y Lugo, 1990; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007). Debido a las altas tasas de deforestación de los bosques tropicales (FAO 2010) y al abandono de numerosas áreas no aprovechadas, en la actualidad los paisajes de los trópicos están cada vez más dominados por bosques en proceso de sucesión secundaria (Brown y Lugo, 1990; Turner y Corlett, 1996; Harvey *et al.*, 2008; Chazdon *et al.*, 2011).

Debido a la importancia que tiene el carbono a nivel local y global en el contexto del cambio climático (Ajani *et al.*, 2013), en las últimas décadas un gran número de estudios se han centrado en cuantificar las tasas de recuperación de biomasa, los almacenes de carbono y la capacidad de almacenamiento de los BTC secundarios (Read y Lawrence, 2003, Vargas *et al.*, 2008; van Breugel *et al.*, 2011). Para lograr esto, es necesario aumentar las estimaciones precisas de la biomasa, que son la base para determinar los cambios en la capacidad de almacenamiento de carbono a través del proceso de sucesión de los bosques secundarios y su contribución al ciclo global del carbono.

1.1 Importancia de los almacenes y mediciones de carbono en los bosques secundarios

Existe preocupación a nivel global por el calentamiento de la atmósfera como consecuencia del aumento en la concentración de gases de efecto invernadero de origen antropogénico. Dicho calentamiento provoca cambios en el clima y como consecuencia altera la estructura y composición de los ecosistemas (Ajani *et al.*, 2013). Uno de los principales gases es el CO₂, el cual se ha incrementado desde el periodo preindustrial hasta la actualidad como resultado del uso y quema de combustibles fósiles y del cambio de uso de suelo, principalmente por la tala de terrenos forestales para convertirlos a terrenos de cultivo y pastizales (Alexander *et al.*, 1997; Houghton *et al.*, 1999; Aide *et al.*, 2013). Dada la importancia de los bosques y las áreas agroforestales en el ciclo global del carbono (Masera *et al.*, 1997; Cairns *et al.*, 2003), es crítico contar con estimaciones precisas de las tasas de recuperación de la biomasa aérea en los bosques para conocer la magnitud de estos almacenes de C y evaluar el papel de los ecosistemas en la captura del carbono atmosférico (Ketterings *et al.*, 2001; Jaramillo *et al.*, 2003; Bonino, 2006; Piao *et al.*, 2009).

Las estimaciones precisas de biomasa son también necesarias para analizar las trayectorias de regeneración natural y de sucesión secundaria de la vegetación posterior al abandono de las actividades humanas (Cairns *et al.*, 2003; Vieira y Scariot, 2006; Chazdon *et al.*, 2007) y para estimar la cantidad de recursos forestales disponibles, como alimento, combustible, forraje y fibras (Brown, 1997; Daily, 1997; MAE, 2003; FAO, 2010).

1.2 Métodos para estimar biomasa aérea de la vegetación terrestre

Con la finalidad de cuantificar con precisión la biomasa aérea de la vegetación se han desarrollado distintos métodos, en los cuales se miden y relacionan variables de fácil medición de los árboles o tallos con su biomasa (Ketterings *et al.*, 2001; Chave *et al.*,

2004). Uno de estos métodos, e indudablemente de los más precisos, es estimar directamente la biomasa aérea en un sitio o parcela en particular cosechando todos los árboles del sitio o de la parcela, y determinar la biomasa seca por árbol. El método de cosecha puede ser muy preciso en la estimación de biomasa para un sitio en particular, pero dependiendo del tipo de vegetación puede ser un método excesivamente lento, costoso, y poco práctico para el análisis a nivel de paisaje, además de que, por ser destructivo, altera la estructura de la vegetación. Es por estas razones que en la mayoría de los estudios el método de cosecha de parcelas se limita a áreas pequeñas y a pocas parcelas, que no capturan la variabilidad espacial en la distribución de la biomasa (Ketterings *et al.*, 2001; Northup *et al.*, 2005; Gibbs *et al.*, 2007; Litton y Kauffman, 2008).

Para superar estas limitantes, otro método en el que se basan numerosos estudios es un método indirecto que consiste en seleccionar especies, y a cierto número de individuos o a una muestra de tallos de cada especie se les miden distintas variables dasométricas (generalmente el diámetro y la altura de los tallos), se cortan y se pesan en seco. Con estas variables se generan modelos alométricos o ecuaciones matemáticas que relacionan el peso seco con las variables dasométricas de los tallos. Es un método indirecto porque las ecuaciones alométricas se generan a partir de una muestra de individuos y de especies, las cuales se usan para predecir la biomasa aérea por especie o la biomasa total del sitio (Gibbs *et al.*, 2007; Litton y Kauffman, 2008; Návar, 2009a). Este método es útil en comunidades estructuralmente simples con una o pocas especies dominantes (Návar *et al.*, 2002; Northup *et al.*, 2005).

Sin embargo, en comunidades complejas y muy diversas, como en los bosques tropicales, el método indirecto es generalmente inadecuado para representar las características

estructurales de estos sitios debido a que no están considerando la variación estructural y espacial del bosque (Kauffmann *et al.*, 2009; van Breugel *et al.*, 2011). En el caso de sitios con diferente edad sucesional a lo largo de una cronosecuencia, el método se complica debido a los cambios en composición y estructura de la vegetación y las características de los sitios con la sucesión (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Sierra *et al.*, 2007; Cifuentes, 2008). Para resolver este problema, van Breugel *et al.* (2011) y Sierra *et al.* (2007) proponen que la selección de las especies, el tamaño de los tallos o de los individuos para la cosecha y la construcción de los modelos alométricos se basen en censos o inventarios extensivos que muestren la variabilidad estructural de la vegetación a nivel paisaje. Con este enfoque, es posible identificar las especies con la mayor contribución al área basal total de los bosques, a nivel de edad sucesional y de paisaje. Ya que el área basal se relaciona directamente con la biomasa aérea, se recomienda que las especies a cosechar sean aquellas que contribuyen con más del 75% del área basal total en el sitio de estudio (van Breugel *et al.*, 2011). Este enfoque permitió construir modelos alométricos más robustos.

1.2.1 Construcción de modelos alométricos y variables dasométricas

Las variables dasométricas son aquellas que describen la forma y tamaño de los organismos y las que mejor predicen la biomasa de las plantas leñosas son el diámetro del tallo a la altura del pecho o a 1.3 m de altura (DAP), la altura total (A) de los individuos o tallos y el área de la copa (Parresol, 1999; Chave *et al.*, 2005; Kenzo, 2009; Sampaio *et al.*, 2010; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2011; Muturi *et al.*, 2011; Chaturvedi y Raghubanshi, 2013). Otra variable que, en combinación con las anteriores, se incluye en los modelos alométricos y que se ha demostrado que puede mejorar la precisión de los mismos es la densidad

específica de la madera (DEM), considerada como una medida relativa de la dureza del xilema (Muller-Landau, 2004; Swenson y Enquist, 2007; Williamson y Wiemann, 2010).

Los modelos alométricos se construyen con base en el tipo de tendencia alométrica que presentan los datos al relacionar la variable dependiente (biomasa seca) en función de la variable independiente (métrica de las plantas). La relación alométrica entre la biomasa seca en función del DAP se describe con la siguiente ecuación potencial:

$$Y = \alpha * X^\beta \quad (1)$$

En donde Y es la biomasa, X es la variable independiente (DAP) y, α y β son los parámetros de la regresión. Comúnmente esta ecuación se convierte en un modelo lineal haciendo uso de transformaciones logarítmicas a las variables. Con la transformación de los datos se cambia la escala de los valores a unidades \log_{10} , dándoles un valor equitativo a todos los datos, afectando principalmente a valores extremos (muy pequeños y valores excesivamente grandes). Lo anterior permite corregir el problema de heterocedasticidad ya que se está relacionando una variable de biomasa (peso) con una variable de forma (DAP), permitiendo así cumplir con el supuesto de homocedasticidad de varianzas que se necesita para desarrollar la regresión lineal (Picard *et al.*, 2012). La expresión logarítmica de la ecuación 1 es:

$$\text{Log}_{10}(Y) = \alpha + \beta \log_{10}(X) \quad (2)$$

Al utilizar la ecuación 2, los valores resultantes de biomasa en escala logarítmica deben convertirse nuevamente en unidades aritméticas; dicha retransformación genera un sesgo sistemático debido a que los valores provienen de valores geométricos que siempre son menores a los valores aritméticos originales. Este error en la estimación se ha tratado de

minimizar utilizando factores de corrección (Smith, 1993; Chave, 2005; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2011; van Breugel *et al.*, 2011). Algunos de los factores más utilizados son: correction factor (CF), quasi-maximum likelihood estimate (QMLE), “Smearing estimate” y “Ratio Estimator”. Estos factores consideran la varianza residual de los modelos y el factor de corrección a aplicar depende del tipo de transformación realizada a los datos (ln, log₁₀) (Smith, 1993).

El problema de la incertidumbre o falta de precisión en las estimaciones de biomasa por medio de ecuaciones alométricas logarítmicas ha sido recientemente reconocido en la literatura científica. Distintos autores han propuesto el uso de factores de corrección (CF) para superar este problema (Smith, 1993; Ketterings *et al.* 2001; Búrquez *et al.*, 2010; Mascaro *et al.*, 2011; van Breugel *et al.*, 2011; Lima *et al.*, 2012), los cuales mejoran las estimaciones debido a que estos incluyen en su fórmula la varianza residual de los modelos.

Una vez que se generan los modelos alométricos, la forma analítica de evaluar su ajuste y cómo describen el comportamiento alométrico de los datos, se hace con base en: i) el coeficiente de determinación (R^2) o proporción de varianza explicada (R^2*100) ajustada para el modelo; ii) el error cuadrado medio (MSE) y iii) el criterio de información de Akaike (AIC) (Brown, 1989; Chave *et al.*, 2005; van Breugel *et al.*, 2011). Chave *et al.* (2005) menciona que con base en el MSE y el criterio de Akaike se puede seleccionar el mejor modelo de un conjunto de modelos que se somete a evaluación.

Los modelos alométricos se pueden generar para especies selectas (ya sea las más abundantes, las dominantes o de interés comercial) o para el conjunto de las especies que representan la composición y estructura de la comunidad a nivel paisaje (Gómez, 2008;

Návar, 2009b; Muturi *et al.*, 2011; van Breugel *et al.*, 2011). En algunos trabajos se recomienda generar ecuaciones alométricas por especie ya que la relación de biomasa y las dimensiones de los árboles pueden diferir entre especies y posiblemente por las características del sitio (Eamus *et al.*, 2000; Návar, 2009b). Sin embargo, este enfoque sólo permite trabajar con un número limitado de especies y de sitios, y se sacrifica la posibilidad de obtener una ecuación multiespecífica que sea representativa de los bosques tropicales a nivel de paisaje.

Otros problemas a considerar en la generación de modelos alométricos son los errores que se derivan del número de muestras a cosechar (ya sea individuos, especies o parcelas) y las variables explicativas a utilizar en los modelos (área basal, DEM, altura de los árboles, área de la copa, etc.). Además, es importante para la estimación confiable de biomasa, el tipo de modelo alométrico (lineal y/o con transformación logarítmica, potencial, obtención de ecuaciones multiespecíficas o por especie), y el tipo de transformación realizada a los datos para generar los modelos (Muturi *et al.*, 2011; van Breugel *et al.*, 2011).

Para superar el problema de la representatividad, van Breugel *et al.* (2011) proponen un método basado en un inventario de un gran número de parcelas (108 de 20 x 50 m) distribuidas en un paisaje de bosques tropicales secundarios y cosechar para la cuantificación de la biomasa a las especies (26) que contribuyen con el 75% de área basal (AB) en sitios con edades sucesionales entre 0 y 25 años. Además, recomiendan tomar en cuenta el DAP mínimo y máximo de cada especie, para incluir todo el rango de variación de DAP en la elección de los tallos a cosechar. Enfatizan que es muy importante incluir los DAP más grandes que se puedan alcanzar por especie, ya que los modelos son sensibles a la inclusión o exclusión de los mismos y se puede incurrir en sobre- o subestimación de la

Bs si el modelo se genera solo con diámetros pequeños. En sus modelos, el DAP es la variable independiente que explica el 97% de la varianza en la Bs, pero utilizan como variable predictiva además del DAP la densidad específica de la madera, la cual mejora el modelo un 1.5% (R^2*100) y disminuye también la incertidumbre desde un 13.7% hasta un 7.9% en la estimación de biomasa aérea a nivel parcela. Los mismos autores mencionan que construir modelos alométricos basados en tamaños muy pequeños muestras de árboles, la variación en el error relativo medio se incrementa cuando la estimación de biomasa aérea se hace a nivel parcela. Los mismos autores muestran que al estimar la biomasa aérea en sus parcelas, los modelos alométricos locales (generados por ellos mismos) tienen mayor precisión que la biomasa estimada aplicando a sus parcelas los modelos generados para bosques tropicales en los estudios de Brown *et al.* (1989), Nelson *et al.* (1999), Ketterings *et al.* (2001), Chave *et al.* (2005), Sierra *et al.* (2007), Kenzo *et al.* (2009). Sin embargo, van Breugel *et al.* (2011) y Cifuentes (2008) mencionan que debido a la alta variabilidad de los almacenes de carbono en el paisaje de los bosques tropicales secundarios, el desarrollo de modelos alométricos locales se justifica solo cuando el muestreo en el paisaje es suficientemente extensivo.

1.2.2 Densidad específica de la madera (DEM)

Existen pocos modelos alométricos generados para bosques tropicales secundarios que incluyen la DEM (van Breugel *et al.*, 2011). De acuerdo con Chave (2006a), la DEM se define como la masa seca de una muestra de madera dividida por su volumen en fresco. La DEM es una variable que se está utilizando actualmente en los modelos alométricos para estimaciones de biomasa, ya que es considerada un buen indicador de las tasas de crecimiento y por lo tanto de la acumulación de biomasa. Ejemplo de ello son las especies

de rápido crecimiento que se caracterizan por tener baja densidad de madera (ter Steege y Hammond, 2001; Wright *et al.*, 2003; Muller-Landau, 2004), lo que permite un rápido crecimiento debido a que el costo de construcción de estos tejidos es mucho menor (Suzuki, 1999; Santiago *et al.*, 2004). En contraste, construir tejidos con altas densidades de madera es más costoso y en general, el crecimiento es más lento a expensas de una mayor resistencia al estrés hídrico, a daños físicos, depredadores y patógenos (Carlquist, 1977; Tyree y Sperry, 1989; Hacke *et al.*, 2001; Meinzer, 2003; Rowe y Speck, 2005).

Se ha observado que la DEM puede variar a lo largo del árbol, entre individuos de la misma especie, entre los sitios en donde se desarrolla la vegetación, así como entre especies a nivel comunidad (Swenson y Enquist, 2007). Por lo tanto, las mejores estimaciones de densidad de madera por especie se basan en muestras de muchos individuos (Chave *et al.*, 2006). Además, existe gran variación en densidad de madera asociada al método utilizado para estimarla. Una parte importante de este método es cómo y de donde es extraída la madera. Tradicionalmente, los forestales utilizan alícuotas grandes de madera de árboles cosechados (Sallenave, 1955 en Chave *et al.*, 2006) para determinar la DEM, pero recientemente se han incrementado los estudios que utilizan núcleos extraídos con broca o taladro (Chave, 2006; Williamson y Wiemann, 2010). Puesto que en la mayoría de las especies la DEM es mayor en el interior del tallo (duramen) que en la parte exterior (albura) hasta un 20% (Wiemann y Williamson, 1988; Woodcock, 2000; Parolin, 2002; Nogueira *et al.*, 2005; Williamson y Wiemann, 2010), los núcleos que se extraen deben incluir desde la médula hasta la corteza del árbol. Además, la muestra de madera tiene que ser tomada de un árbol vivo o de uno que haya sido recientemente cortado (donde la madera aun no se ha secado). Los núcleos

colectados se colocan en un recipiente hermético para evitar que pierdan humedad antes de su procesamiento en laboratorio.

Otra fuente de error viene de la forma en la que se estima el volumen en fresco de la alícuota, el peso y el secado de la muestra, además de la precisión de los aparatos electrónicos utilizados para su determinación (Chave, 2006; Williamson y Wiemann 2010).

2 Sistema de estudio: bosque tropical caducifolio (BTC)

Numerosos autores han definido al BTC. Bezaury (2010) menciona que los BTC y subcaducifolios se encuentran generalmente entre los 20 y 10° de latitud a ambos lados del Ecuador y por debajo de 1200 msnm. Su principal característica es que se desarrollan en sitios de clima cálido, con lluvias entre 500 y 1500 mm anuales y con una temporada de sequía que va de 5 a 6 meses. Estos bosques son definidos como aquéllos que pierden entre el 50 y el 100% del follaje en la época seca, presentan una cobertura de dosel mayor al 30% y tienen predominancia de especies de hoja ancha, las cuales ocupan más del 75% del dosel. Aunque los BTC y subcaducifolios son menos diversos que los bosques tropicales húmedos, estos concentran una gran variedad de especies de flora y fauna que muestran extraordinarias adaptaciones a la estacionalidad de la precipitación (Olson *et al.*, 2000). A diferencia de la definición anterior, Becerra (2005) menciona que este tipo de bosque se desarrolla en altitudes menores que los 1900 m, con temperaturas mínimas superiores a 0°C y una temperatura media anual que varía de 20°C a 29°C, dependiendo de la localización. Por otro lado, Dirzo *et al.* (2010) mencionan que los BTC se ubican en zonas donde la temperatura media anual siempre es mayor que los 17°C y el rango de precipitación va de los 250 a 2000 mm anuales, con una tasa de evapotranspiración potencial de 1.0. Al igual que en las otras definiciones, resaltan que una característica muy

distintiva de este bosque es la estacionalidad climática, con 4 a 6 meses de precipitación menor a los 100 mm, la cual determina la fenología distintiva de las plantas de este tipo de bosque. De acuerdo con Rzedowski (2006), en México el BTC se desarrolla entre los 0 y 1900 m de altitud, más frecuentemente por debajo de los 1500 m. Un factor ecológico muy importante que define la distribución geográfica de este tipo de bosque es la temperatura y en especial la mínima extrema que, en general, no es menor que 0° C. La temperatura media anual va desde 20 a 29° C. Presenta dos temporadas bien marcadas: la lluviosa y la seca. El número de meses que dura la temporada seca varía de 5 a 8 y la precipitación varía entre 300 y 1800 mm (más frecuentemente entre 600 y 1200 mm). Dirzo *et al.* (2010) resaltan que el bosque tropical caducifolio es el tipo de vegetación mejor representado en México y se trata de bosques que tienen mayor cobertura en la vertiente del Pacífico, desde Sonora y la parte sur de la Península de Baja California hasta la depresión central de Chiapas y en el noroeste de la península de Yucatán; se distribuyen también en la cuenca del Balsas, y se presentan como manchones e islas ecológicas en las islas Revillagigedo, las Islas Marías y la Huasteca, en el centro de Veracruz. Dirzo *et al.* (2010) y Búrquez y Martínez-Yrizar (2010) discuten que este tipo de bosque se encuentra en cercanía con las zonas semiáridas, lo que los hace tener marcadas afinidades ecogeográficas con las mismas; por lo tanto, los BTC incluyen en su fisonomía elementos de los desiertos mexicanos (ej. especies de cactáceas).

En cuanto al estado actual del bosque tropical caducifolio, Portillo y Azofeifa (2010), en su estudio sobre extensión y conservación del BTC en América, reportan que México posee el 38% (181,461 km²) de este tipo de bosque a nivel continental, teniendo bajo protección solo el 0.2% (336 km²), resaltando también que se ha perdido el 71% de su distribución

potencial (comparación realizada con Olson *et al.*, 2001). El BTC ha estado sometido a una fuerte presión debido principalmente al crecimiento poblacional, al aumento de desarrollos turísticos, y en mayor medida, de actividades agrícolas y ganaderas, por lo que ha sido severamente desmontado en las últimas cuatro décadas (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005) alterando la integridad de sus procesos funcionales (Maass *et al.*, 2002). A nivel mundial, Miles *et al.* (2006) mencionan que las principales causas de pérdida de BTC son el cambio climático, la fragmentación del bosque, el fuego, la conversión a tierras de uso agrícola y el aumento de la población humana. Para el Pacífico Mexicano, Maass *et al.* (2010) exponen que el cambio de uso de suelo, los incendios, la introducción de especies (flora y fauna), la extracción de especies (fauna) y la demanda de agua son de las principales amenazas que tiene el BTC en el país. En un estudio del BTC del estado de Morelos, Trejo y Dirzo (2000) encuentran que este bosque está también fuertemente afectado por actividades agrícolas y ganaderas, además de nuevos asentamientos humanos y aumento de la población humana. En la región de Jalisco, Castillo *et al.* (2005) reportan que las principales causas de pérdida de los BTC son la conversión de bosques a tierras agrícolas y a desarrollos turísticos.

Con el tiempo, muchas de estas áreas del trópico seco (mayormente de uso agrícola) han sido abandonadas y han entrado en un proceso de regeneración natural, por lo que el paisaje está dominado por un mosaico de vegetación con numerosas áreas de bosques secundarios en diferentes etapas de desarrollo sucesional rodeadas de áreas de cultivo activas y bosque maduro (Sierra *et al.*, 2007; Harvey *et al.*, 2008; Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2009).

Un sistema ampliamente estudiado es el BTC de la región de Chamela-Cuixmala, en el que se están llevando a cabo proyectos de largo plazo para estudiar el BTC secundario. En particular, se han analizado durante la sucesión, cambios en la composición florística y diversidad (Romero-Duque *et al.*, 2007), la regeneración por la vía sexual (Maza *et al.*, 2011), la resistencia a la sequía de especies de plantas en las etapas avanzadas de sucesión (Pineda-García *et al.*, 2012), pero aún no existen mediciones directas y modelos alométricos específicos para estimar la biomasa de estos bosques. Estas estimaciones son necesarias para analizar la trayectoria de recuperación del almacén de carbono aéreo en el ecosistema y para hacer predicciones confiables del papel de estos bosques en el almacenamiento local y global del carbono, y de las tasas de recuperación de los servicios ecosistémicos.

El presente estudio forma parte del programa “Manejo de Bosques Tropicales” (MABOTRO) que inició en el 2004 a cargo del Dr. Miguel Martínez Ramos y que a partir del 2011 continuó como proyecto “Recuperación de Servicios de Bosques Secundarios” (ReSerBos), a cargo de la Dra. Patricia Balvanera Levy del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. Tanto MABOTRO como ReSerBos tienen como finalidad entender los principios y factores que determinan la recuperación de la diversidad vegetal, de las funciones ecosistémicas y de los servicios ecosistémicos a lo largo de la regeneración y sucesión ecológica de bosques tropicales secundarios en campos agropecuarios abandonados (Martínez-Ramos *et al.*, 2012).

3 Planteamiento del problema

En el caso particular del BTC de la región de Chamela, se cuenta con tres ecuaciones de regresión multiespecífica para predecir la biomasa aérea total del bosque primario

(Martínez-Yrizar *et al.*, 1992). Estas ecuaciones provienen de una medición directa a través del método de cosecha de una única parcela de 1,000 m² representativa de un sitio de BTC, sin disturbio antropogénico, y han sido ampliamente utilizadas para estimar la biomasa de distintos sitios de BTC en México (Jaramillo *et al.*, 2003; Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008; Návar-Cháidez *et al.*, 2013). Esta ecuación también se ha utilizado como una aproximación para estimar la biomasa en pie en los bosques secundarios de la región. Sin embargo, es necesario generar una ecuación multiespecífica (un modelo local) con la que se pueda estimar la biomasa aérea en estos bosques secundarios cuya composición florística y estructura difiere significativamente de la del bosque primario (Romero-Duque *et al.*, 2007). En el contexto del presente proyecto, la generación de modelos alométricos específicos y multiespecíficos precisos, persigue obtener una estimación confiable de la biomasa de los bosques secundarios, capturar la variabilidad espacial de la biomasa aérea y determinar con mayor confiabilidad cómo se recuperan los almacenes de carbono en el ecosistema a través de la sucesión secundaria.

4 Objetivos

El objetivo central de este trabajo es generar modelos alométricos confiables que permitan estimar la biomasa en pie de bosques tropicales secundarios en una cronosecuencia de 6 a 18 años de regeneración en la región de Chamela, Jalisco, México.

Los objetivos particulares del estudio son los siguientes:

- a) Generar modelos alométricos no-lineales y logarítmicos (por especie y multiespecíficos con y sin agrupación de especies) utilizando el método directo de cosecha.

- b) Determinar el modelo alométrico con mejor capacidad predictiva y las variables que mejor explican la variabilidad en la biomasa aérea de la vegetación.
- c) Aplicar modelos alométricos publicados en la literatura científica ("modelos externos") a los datos de este estudio, para conocer el sesgo que se produce en las estimaciones de biomasa respecto a los valores observados.
- d) Aplicar los modelos generados en este estudio ("modelos locales" a un censo de vegetación en el área de estudio para comparar las estimaciones de biomasa del bosque secundario entre modelos.

5 Metodología

5.1 Sitio de estudio

Los sitios de estudio se encuentran alrededor de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (RBCH-C) y en ejidos aledaños dentro del Municipio de La Huerta, Jalisco, México (Figura 1). La Reserva se localiza en la zona intertropical del Hemisferio Norte a 19°29' N y 105°01' W. El clima en la región es cálido sub-húmedo; la temperatura media anual es de 24.6° C, y la precipitación media anual es de 788 mm, con el 80% de la precipitación entre los meses de julio y octubre, lo que provoca una marcada estacionalidad en la disponibilidad del agua en esta región (García *et al.*, 2002). El BTC domina el paisaje; la principal característica de este tipo de vegetación es la caída de las hojas de la mayor parte de las plantas al terminar las lluvias (Bullock y Solís-Magallanes, 1990). Este bosque es muy diverso, para el que se han registrado 1,149 especies de plantas vasculares, pertenecientes a 555 géneros, siendo *Ipomoea* (26 especies), *Tillandsia* (17) y *Croton* (16)



Figura. 1. Localización geográfica de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Tomado del sitio web Estación Biológica de Chamela, www.ibiologia.unam.mx consultado el 25 de mayo de 2012).

los géneros más importantes. Se han registrado 125 familias, de las cuales las más representadas son Fabaceae (160 especies), Euphorbiaceae (94) y Compositae (62), además, una parte de la flora (2.6 %) son especies endémicas de Jalisco (Lott, 2002).

Como parte del diseño del proyecto MABOTRO, en el 2004 se establecieron 12 sitios permanentes de estudio, de 1 ha de extensión cada uno, para representar una cronosecuencia de praderas ganaderas con diferentes edades de abandono (Figura 2). Hasta la fecha, estos sitios han sido sometidos a un monitoreo continuo de variables ecológicas por el equipo de trabajo ReSerBos. En ese año se asignaron tres sitios a cada una de las siguientes categorías sucesionales: i) praderas recién abandonadas (tempranas de 0-1 años), ii) bosques secundarios intermedios (de 3-5 años desde el abandono), y iii) bosques secundarios avanzados (8-12 años desde el abandono). A la fecha, los sitios cuentan con nueve años más de tiempo de abandono. dentro de la Reserva Chamela-Cuixmala, libres

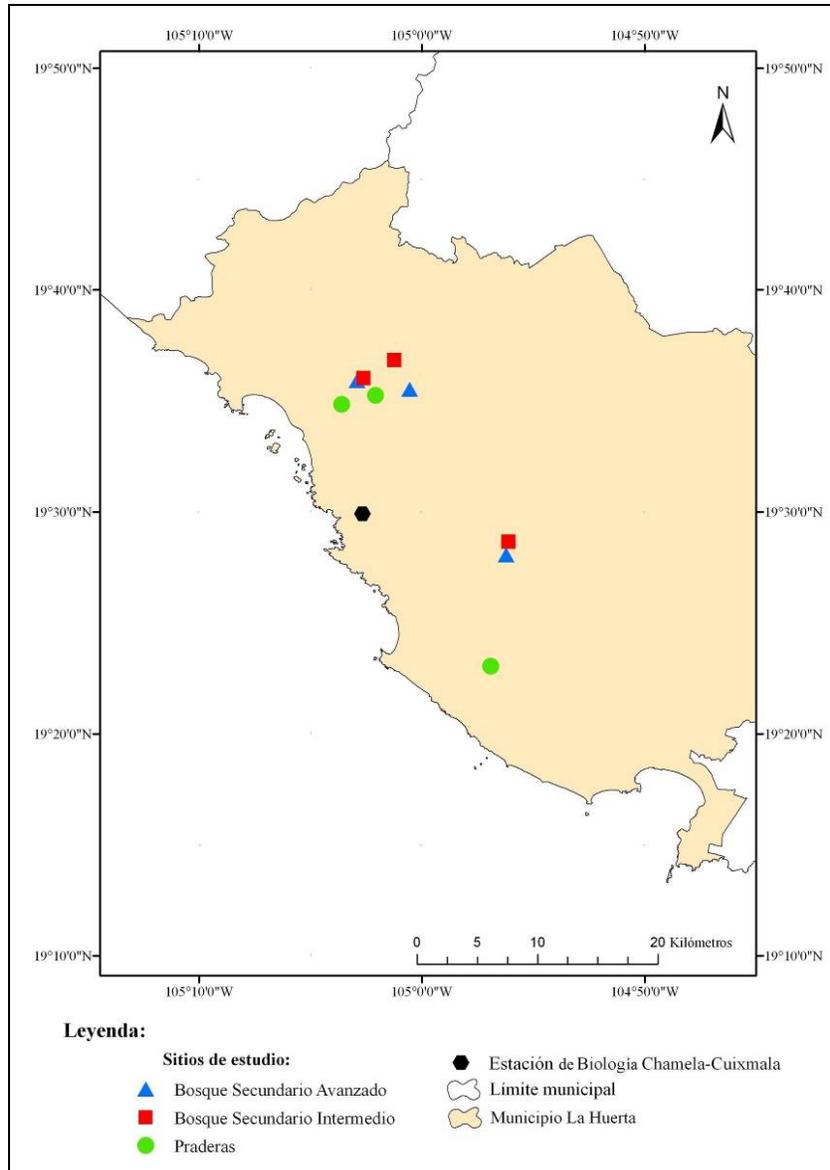


Figura. 2. Ubicación geográfica de los sitios de estudio en el municipio de la Huerta, Jalisco, México. Las categorías sucesionales son: Bosque secundario avanzado (17-21 años de abandono), bosque secundario intermedio (12-14 años) y praderas (9-10 años). Se asignaron tres sitios por cada categoría.

de perturbación humana aparente. Se eligieron sitios con las mismas condiciones de orientación (posición sur) e inclinación de ladera (entre los 10° y 25°). Todos los sitios de bosque secundario fueron cercados para evitar la entrada del ganado. Al interior de cada uno de estos sitios se estableció una parcela 20 x 60 m, subdividida en cuadros de 10 x 10

m, numerados del 1 al 18. En los cuadros 1 a 10 se registraron, midieron y determinaron taxonómicamente todos los tallos con un DAP ≥ 2.5 cm, y los de 1 a 2.5 cm, únicamente en la mitad de estos cuadros (nones). En los cuadros 11 a 18 se registraron y midieron todos los individuos con un DAP ≥ 10 cm. Hasta la fecha, todas las parcelas han sido censadas cada tres años.

5.2 Criterio de selección de las especies e individuos para la construcción de los modelos alométricos

Para la elección de la muestra de individuos para la construcción de los modelos alométricos se siguió la metodología propuesta por van Breugel *et al.* (2011) de un muestreo con un enfoque de paisaje, adaptándola a los sitios de la cronosecuencia de Chamela. Esto consistió en elegir a las especies a cosechar con base en el último censo de la vegetación, que se realizó en los sitios de estudio en el año 2010 (datos proporcionados por P. Balvanera y F. Mora). Para ello, primero se determinó cuáles especies contribuían con el 75-80% del área basal total y presentaban una densidad mínima de 10 individuos con diámetros del tallo ≥ 2.5 cm, a nivel de edad sucesional y a nivel del área de estudio; es decir, incluyendo todos los estados sucesionales (temprano, intermedio y tardío). Se compararon los listados de especies que arrojaron ambos análisis y se encontró que en general, las mismas especies eran las más importantes tanto a nivel de edad sucesional como a nivel de área de estudio. Además, se consideraron aquellas especies que no aportan el 75% al área basal total a nivel área de estudio, pero que eran importantes por edad sucesional. Esto solo ocurrió con dos de las especies (*Caesalpinia caladenia* y *Mimosa arenosa* de la edad sucesional temprana. Se añadió también la especie *Gliricidia sepium*, que con base en un muestreo más extensivo realizado a nivel de paisaje en la zona de

estudio, se observó que aparecía como una de las especies más frecuentes (F. Mora-Ardilla, com. pers.). De esta forma se eligieron 27 especies de un total de 123 especies leñosas (con $DAP \geq 1$ cm) registradas en el área de estudio (Apéndice 1). Cuando las especies se mencionen por primera vez, se escribirá el nombre completo y si es mencionada nuevamente en el texto, se escribirá solo la inicial del género con el nombre de la especie.

Para determinar el rango de variación del DAP de cada una de las 27 especies presentes en las parcelas, se elaboraron histogramas con base en el censo 2010 de MABOTRO. Se determinó que para construir los modelos alométricos, el número mínimo de tallos a cosechar debía ser 12 tallos (individuos) por especie, los cuales debían representar todo el intervalo de DAP mostrado en los histogramas de cada especie. El tamaño (DAP) de cada uno de los 12 tallos a cosechar se determinó primero dividiendo entre 12 el logaritmo del área basal ($\log_{10}AB$) máxima de cada especie. Este valor fijó el $\log_{10}(AB)$ mínimo del tallo a cosechar y posteriormente se multiplicó sucesivamente del 1 al 12 para determinar el $\log_{10}AB$ de cada uno de los 12 tallos a cortar. Estos valores se retransformaron a valores aritméticos para calcular el DAP de los tallos a cosechar. Este método se diseñó para extraer una muestra de tamaños de tallos por especie que incluyera todo el rango de DAP observado en campo de cada especie y tener la representación de cualquier categoría de tamaño. Se trató en lo posible de incluir tallos con DAP superiores al máximo registrado en el censo MABOTRO 2010, ya que al no incluir estos diámetros generaríamos modelos poco robustos.

5.3 Elección de los individuos en campo

Los individuos seleccionados para la cosecha se localizaron por medio de recorridos en las parcelas MABOTRO destinadas para experimentación y alrededor de las mismas. Las áreas

incluyeron a toda la cronosecuencia (excepto los bosques maduros). Además del DAP, el criterio de selección de los individuos incluyó que no tuvieran daño aparente en el tronco y en las ramas. En el caso de las especies con individuos multi-troncales, se decidió que el tallo a cortar fuera el de mayor altura en el individuo. Los tallos a cosechar se identificaron y marcaron en campo entre mediados de septiembre y finales de noviembre del 2012 (final de la época de lluvias). En el caso de la cosecha de individuos fuera de las áreas MABOTRO, se contó con autorización de los dueños de las parcelas, cuando éstos tenían contemplado el aclareo para volver a trabajar la tierra. Esto se hizo con la finalidad de encontrar los tallos para los que no teníamos representación dentro de la zona de manipulación de las parcelas MABOTRO.

5.4 Medición y cosecha de tallos

La cosecha de los tallos se realizó entre febrero y abril del 2013. En estos meses la mayoría de los árboles ya no tenían follaje, lo que facilitó la medición de la Bs y se decidió que era la época ideal para llevar a cabo el estudio. Antes del corte, a cada tallo se le midió el DAP (diámetro a 1.3 m de altura) al milímetro más cercano y después de cortar el tallo se midió la altura total (A) con un flexómetro al centímetro más cercano. Los tallos seleccionados se cortaron a nivel del suelo con ayuda de una motosierra y cada uno se cortó en secciones para facilitar su manejo dependiendo de las necesidades del trabajo de cosecha. Cuando fue necesario, se separó el tronco de las ramas. El aserrín producido al hacer el corte con la motosierra se capturó con una lona instalada debajo de cada tallo y se pesó de inmediato para evitar pérdida de humedad. Este peso se sumó al peso fresco total del árbol. Para el caso de los individuos que aun retenían parte de sus hojas y/o frutos se tomó una muestra de ramas, que representaran una fracción de toda la copa, se separaron las hojas y/o frutos,

y se pesaron en fresco. Esto se hizo con el fin de restar la biomasa foliar y de frutos al peso fresco total de las ramas. El peso fresco se determinó en campo utilizando básculas de 20 kg y 50 kg de capacidad (para el caso de árboles muy grandes y pesados), con una precisión de 0.10 y 0.50 kg, respectivamente. Una vez pesados, los restos se concentraron en el lugar, y en el caso de tallos cortados fuera de las parcelas MABOTRO se dejaron *in situ* para ser aprovechados como leña por los ejidatarios dueños de las parcelas. Para determinar el peso seco de cada individuo se tomaron submuestras (alícuotas) de los componentes (tallo principal y en su caso de las ramas) y se colocaron en bolsas de plástico con sello hermético para evitar pérdida de humedad durante el transporte al laboratorio. Posteriormente, las alícuotas se secaron en un horno a 105°C durante 72 h para muestras de tallo y 105°C durante 48 h para muestras de ramas. Además, se obtuvo una segunda submuestra del tronco principal para determinar la densidad específica de la madera de cada tallo cortado siguiendo el método de Chave *et al.* (2006). En la Figura 3 se muestran ejemplos de alícuotas del tallo de algunas de las especies cosechadas.

En el presente trabajo la DEM (g/cm^3) se determinó como la masa seca de una muestra de madera (alícuota) dividida entre el volumen de la muestra en fresco (incluyendo la corteza, ver ecuación 3) (Brown, 1989; Muller-Landau, 2004; Chave *et al.*, 2006). El volumen de la muestra en fresco se determinó por el método de desplazamiento de agua (Ilic *et al.*, 2000), el cual consiste en llevar la muestra a humedad constante (30 minutos sumergida en agua y secar con una toalla de papel) para sumergirla en un recipiente con agua colocado sobre una balanza digital con precisión de 0.001 g. La muestra es sostenida con una aguja de disección y se empuja cuidadosamente bajo el agua para evitar el contacto de la muestra

con la pared o el fondo del recipiente, y se registra el peso (Chave *et al.*, 2006). La fórmula para determinar la densidad específica de la madera (DEM, g/cm³) es:

$$\text{DEM: } B_{sa}/V_{fa} \quad (3)$$

Donde B_{sa} es la biomasa seca de la alícuota del tallo en gramos (g) y V_{fa} es el volumen en fresco de la misma muestra en centímetros cúbicos (cm³).

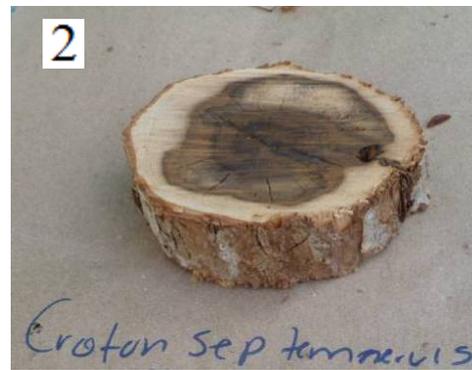
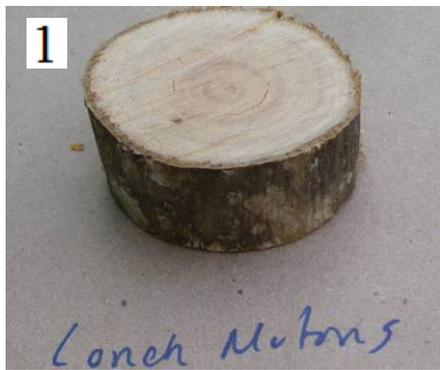


Figura 3. Alícuotas de madera de ocho especies arbóreas del BTC secundario de la región de Jalisco, México, cosechadas en este estudio. 1) *Lonchocarpus mutans*, 2) *Croton septemneruis*, 3) *Casearia corymbosa*, 4) *Mimosa arenosa*, 5) *Haematoxylum brasiletto*, 6) *Lysiloma microphyllum*, 7) *Cnidoscolus spinosus*, 8) *Acacia macracantha*.

5.5 Generación de los modelos alométricos

Una vez registradas las variables dasométricas (DAP y A) de los tallos cosechados de todas las especies y habiendo estimado el DEM y la biomasa seca (Bs), se construyeron gráficas de dispersión con las variables dependiente e independientes (Apéndice B3). Con base en las tendencias mostradas y los análisis de regresión, se determinó que el DAP era la principal variable explicativa de la Bs (Figura 4, Apéndice 2a). Se observó, como era de esperar, que la relación entre la Bs y el DAP es alométrica (diferencial) (Huxley, 1932), y que en todas las especies, conforme aumenta el diámetro del tallo, la Bs aumenta de forma potencial (Apéndice 3). A esta distribución de datos aritméticos se les ajustó un modelo no-lineal (potencial) cuya función se expresa con la ecuación (1), ya que ésta describe mejor la tendencia alométrica entre las variables y es uno de los modelos más utilizados en la literatura para describir este tipo de relación (Ketterings *et al.*, 2001; Gómez, 2008; van Breugel *et al.*, 2011). En la ecuación 1 la Y representa la Bs, X la variable independiente (DAP); α y β representan los parámetros del modelo (ordenada al origen y exponente alométrico).

La dispersión de la Bs en función del DAP de todos los individuos cosechados mostró la misma tendencia alométrica (Figura 4) que la dispersión a nivel especie. Se ajustaron modelos de regresión no-lineal (potencial) y logarítmico (potencial linealizado –con transformación logarítmica a los datos para obtener una ecuación lineal), para analizar la relación entre las diferentes variables alométricas y determinar el modelo alométrico con el mejor ajuste (Búrquez *et al.*, 2010; Muturi *et al.*, 2011).

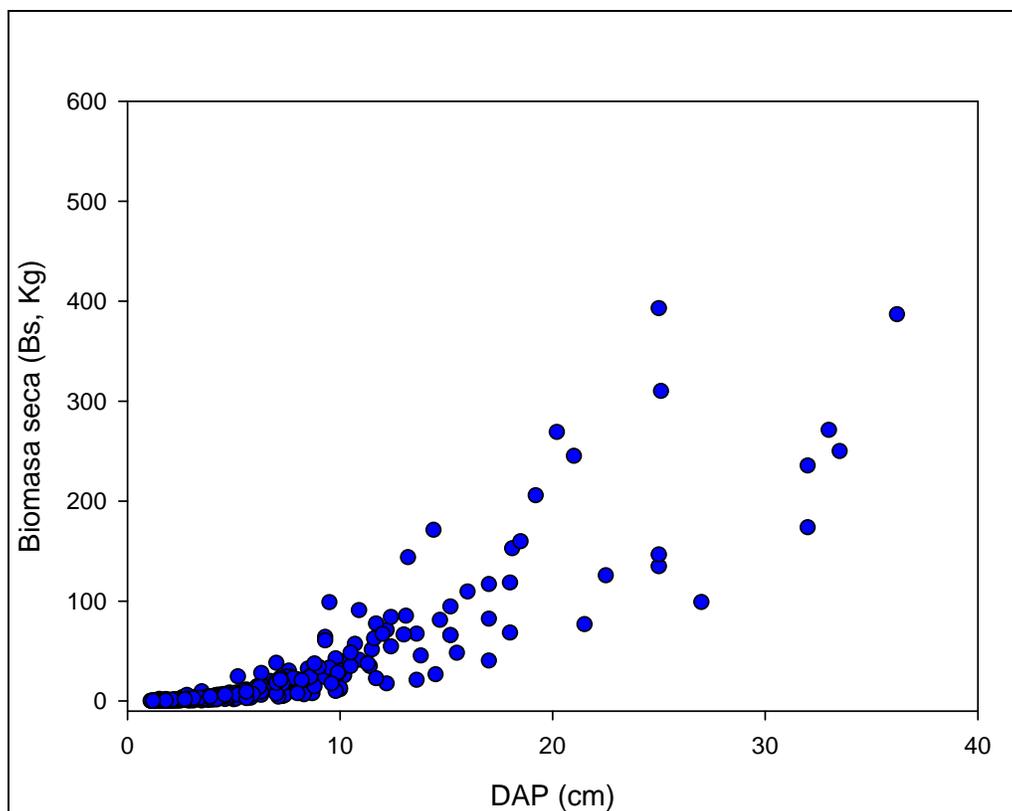


Figura 4. Dispersión de los valores aritméticos de biomasa seca (Bs, kg) en función del diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) de los 304 individuos cosechados.

5.5.1 Modelo alométrico no-lineal (potencial) simple

De acuerdo a la relación alométrica entre las variables Bs y DAP el primer modelo ajustado fue el potencial simple (Ecuación 1). Este ajuste se realizó para cada una de las 27 especies por separado y agrupando a todas las especies para generar un modelo multiespecífico. Además, se generaron modelos multiespecíficos agrupando las especies por densidad específica de la madera (DEM baja, media y alta) en promedio por especie (Apéndice 1). Esta agrupación de especies por DEM se realizó al observar la variación interespecífica de la media por especie (Figura 5) en donde se pueden distinguir tres grupos de especies. El primero, que agrupa a las especies con DEM baja, las cuales presentan densidades que caen dentro del rango 0.150 a 0.490 g/cm^3 . El segundo agrupa a las especies con DEM media,

con valores entre 0.500 y 0.690 g/cm³, y el tercero, a las especies con DEM alta, con valores de la media mayor que 0.700 g/cm³. Esta agrupación no incluyó a *Haematoxylum brasiletto* debido a que por la forma irregular del tallo (ver Figura 3, foto 5), su relación alométrica no corresponde con la tendencia general de todas las otras especies estudiadas.

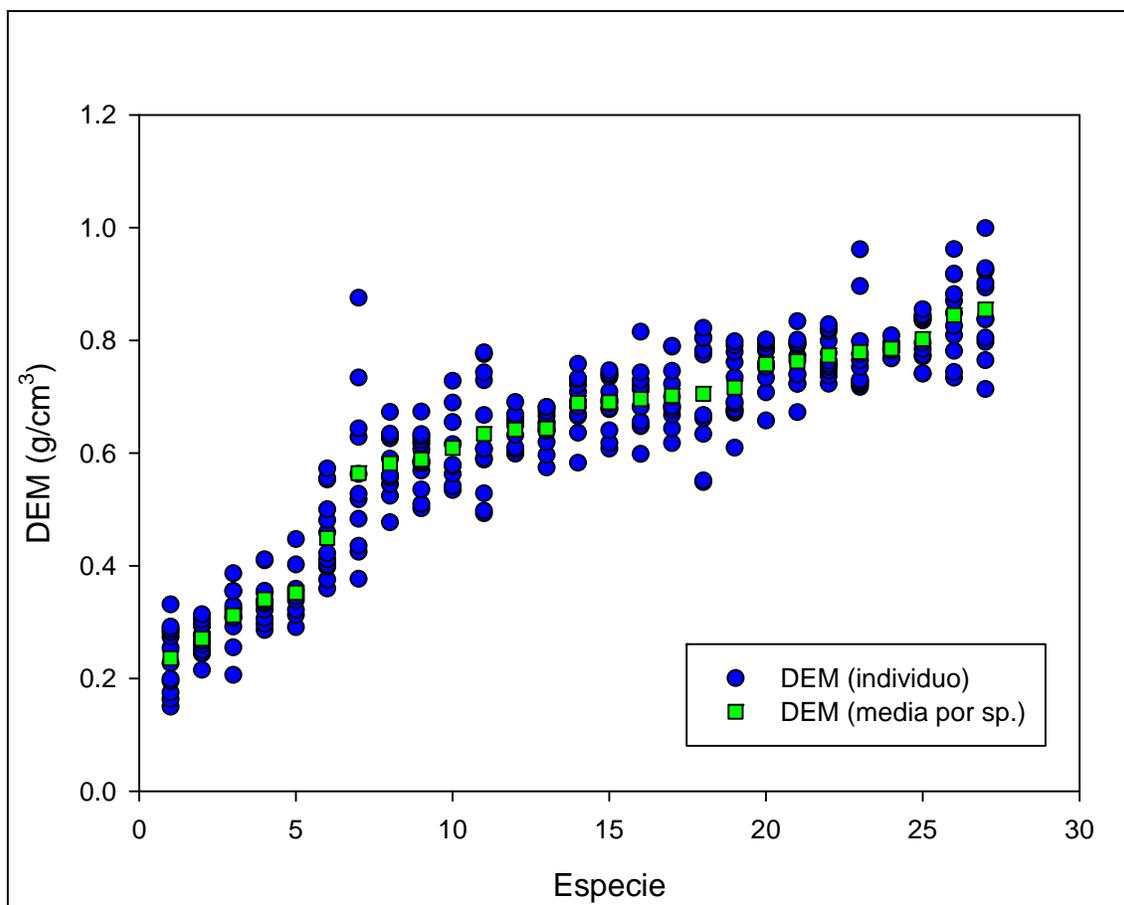


Figura 5. Variación intra- e interespecífica de la densidad de madera (DEM, g/cm³). En el eje Y se observan los valores de DEM y en el eje X el número correspondiente a la especie (para ver nombre y número de especie ir a Apéndice 1).

5.5.2 Modelo alométrico simple (potencial y logarítmico)

Al expresar el modelo potencial en su forma lineal mediante transformaciones logarítmicas (\log_{10}) de las variables involucradas y ajustarlo empleando los datos de Y y X como

variables dependiente e independiente, respectivamente, se obtiene el modelo de la ecuación 2, donde Y es la Bs (kg) y X puede ser DAP (cm), DEM (g/cm^3) y A (m). Las constantes α y β son los parámetros de regresión. En los modelos de regresión simple por especie y multiespecíficos las variables se relacionaron de la siguiente manera: 1) Bs vs DAP, 2) Bs vs DEM y 3) Bs vs A.

5.5.3 Modelos de regresión lineal múltiple (logarítmicos)

Para determinar la contribución de otras variables dasométricas, además del DAP, en la variación de la Bs de las distintas especies y a nivel del bosque (multiespecífico), se realizó un análisis de regresión múltiple tomando como base los datos transformados logarítmicamente de las cuatro variables –Bs, DAP, DEM y A (Chave *et al.*, 2005; van Breugel *et al.*, 2011). La ecuación general de esta regresión quedó de la siguiente forma:

$$Y = \alpha + \beta X + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \dots + \beta_i X_i \quad (4)$$

Donde Y es el \log_{10} de la biomasa (kg); X , X_1 , X_2 , X_3 , X_i , se refiere a cada una de las variables independientes en unidades \log_{10} ; α es la constante de regresión en la intercepción de Y y β es el coeficiente de regresión de Y como función de la variable X .

Los modelos de regresión lineal múltiple se generaron con el método Stepwise (paso a paso), con el cual al introducir las tres variables independientes como explicativas de la variable dependiente (Bs), el programa estadístico las selecciona una a una y realiza combinaciones entre ellas dependiendo del grado de correlación que presente cada una con la variable dependiente y, que además presenten los coeficientes de determinación (R^2) más altos y significativos en cada modelo. Este método relacionó las variables y arrojó los siguientes modelos lineales múltiples para especies y multiespecífico: 1) Bs vs (DAP+A),

2) Bs vs (DAP+A+DEM) y 3) Bs vs (DAP+DEM). Todos los modelos de regresión se generaron con el paquete estadístico SPSS statistics 19.

5.5.4 Evaluación y selección de los modelos

Para evaluar y seleccionar los modelos de regresión, se usó: i) El coeficiente de determinación (R^2) o la proporción de varianza explicada por el modelo (R^2*100 en %), ajustado para el número de variables predictoras (Muturi *et al.*, 2011; van Breugel *et al.*, 2011; Chaturvedi y Raghubanshi, 2013); ii) el error cuadrado medio (MSE); y iii) el criterio de información de Akaike (AIC) (Chave *et al.*, 2005; van Breugel *et al.*, 2011). Los principios en los que se basa este criterio es la penalización del exceso de parámetros ajustados en el modelo ya que toma la información que proporcionan las variables predictivas. El AIC también puede ser interpretado como una medida de bondad del ajuste o, de acuerdo al principio de parsimonia, también se interpreta como una penalización creciente conforme aumenta el número de parámetros que se incorporan en el modelo. Se selecciona el modelo alométrico adecuado a partir del valor mínimo de AIC (Caballero, 2011). Chave *et al.* (2005) mencionan que reportar el MSE y el criterio de Akaike es suficiente para seleccionar el mejor modelo.

5.5.5 Estimación de biomasa de la muestra de árboles cosechados aplicando modelos generados en otros estudios

Este análisis consiste en aplicar modelos alométricos generados en otros proyectos a los datos de los individuos cosechados en este estudio. Estos modelos se han publicado en la literatura científica para distintos tipos de bosques tropicales secos y lluviosos. A estos modelos se les referirá en este trabajo como modelos externos y se les identificará en el

texto con la primera letra de su apellido y un número asignado consecutivamente (Cuadro 1). Para corregir el sesgo introducido al hacer retransformación al utilizar modelos logarítmicos, se aplicaron dos factores de corrección: i) CF1 propuesto por Sprugel (1983, en Smith 1993) y ii) el CF2 propuesto por Chave *et al.* (2005) y van Breugel *et al.* (2011) (Cuadro 4.8).

Los primeros modelos externos aplicados fueron los generados para el BTC de México. Se aplicaron los generados por Martínez-Yrizar *et al.* (1992) para el BTC de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (modelos M1, M2 y M3 —Cuadro 1) y los generados por Návar (2009a) y Návar *et al.* (2013), para BTC de Sinaloa México (N4 y N5). Otro modelo (C6) aplicado fue el generado por Cairns *et al.* (2003) para BTC de Quintana Roo.

En cuanto a los modelos (modelos B7 y B8) generados en otros países se aplicaron los de van Breugel *et al.* (2011) para bosques tropicales secundarios de Panamá, dos modelos multiespecíficos globales (C9, C10) generados por Chave *et al.* (2005) con datos de tres sitios de BTC (Australia, India y México) y el modelo Pantropical generado por Chave *et al.* (2014). Por último, se aplicó el modelo B12 desarrollado por Brown *et al.* (1989) generado con datos de tres sitios de BTC maduro (dos sitios de la India y uno de Grecia).

Cuadro 1. Modelos alométricos externos usados para estimar biomasa de los tallos cosechados y del bosque secundario del censo MABOTRO 2010. La referencia (ref.) indica el autor que generó los modelos. 1) Martínez-Yrizar *et al.* (1992), 2) Návar *et al.* (2013), 3) Návar (2009a), 4) Cairns *et al.* (2003), 5) van Breugel *et al.* (2011), 6) Chave *et al.* (2005), 7) Chave *et al.* (2014), y 8) Brown *et al.* (1989). M = bosque maduro y S = bosque secundario. N = número de individuos. Tipo de bosque: maduro (M) o secundario (S). N = número de individuos.

Modelo	Ecuación del modelo	Tipo de bosque	Región	N	DAP (cm)	Ref.
M1	$-0.5352 + (0.9996 \times \log_{10} AB)$	M	México	191	3-44.8	1
M2	$-0.4492 + (0.9972 \times \log_{10} AB) + (0.7127 \times \log_{10} DEM)$	M	México	191	3-44.8	1
M3	$-0.7590 + (0.9011 \times \log_{10} AB) + (0.5715 \times \log_{10} DEM) + (0.5654 \times \log_{10} A)$	M	México	191	3-44.8	1
N4	$0.08479 (DEM^{0.55255} DAP^{2.2435} H^{0.4773})$	M	México	39	5.2-32.6	2
N5	$0.3700 DAP^{1.9600}$	M	México	39	5.2-32.6	3
C6	$\text{Exp}(-2.173 + 0.868 \ln(D^2 H) + 0.039/2)$	M	México	195	> 10	4
B7	$-1.863 + 2.208 \times \ln(DBH)$	S	Panamá	244	0.3-29	5
B8	$-1.130 + 2.267 \times \ln(DBH) + 1.186 \times \ln(WSG)$	S	Panamá	244	0.3-29	5
C9	$0.112 \times (DAP^2 * A * DEM)^{0.916}$	M-S	Global	404	5-63.4	6
C10	$DEM \times \exp(-0.667 + 1.784 \ln(DAP) + 0.207(\ln(DAP))^2 - 0.0281(\ln(DAP))^3)$	M-S	Global	404	5-63.4	6
C11	$0.0673 \times (DEM \times DAP^2 \times A)^{0.976}$	M-S	Global	4004	5-212	7
B12	$34.4703 - 8.0671 (DAP) + 0.6589 (DAP^2)$	M	Global	32	5-40	8

5.5.6 Estimación de biomasa aérea con los modelos multiespecíficos locales y externos

Este análisis consistió en aplicar los modelos alométricos locales y externos (Cuadro 1) a la base de datos del censo MABOTRO 2010, para comparar estimaciones de biomasa que arrojan los diferentes modelos. La estimación se realizó por separado para tallos con DAP > 2.5 cm y con DAP < 2.5 cm para conocer la contribución de cada clase de tamaño de tallo.

6 Resultados

6.1 Diversidad y características dasométricas de las especies

Las 27 especies arbóreas seleccionadas para la generación de los modelos alométricos, que contribuyen con el 75% del área basal en los bosques secundarios de este estudio, pertenecen a 20 géneros que representan a nueve familias, siendo la familia Fabaceae la que presentó más géneros (14) y los tres géneros más frecuentes fueron *Cordia* y *Lonchocarpus*, con tres especies cada una, y *Caesalpinia* con dos especies (Apéndice 1).

Para la mayoría de las especies estudiadas, el número de tallos cosechados fue de 10 a 14, y sólo en *Ipomoea wolcottiana* y *Coccoloba liebmanii* se cosecharon nueve tallos (Cuadro 2). El diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) mínimo cosechado fue 1.1 cm y lo presentó la especie *Leucaena lanceolata*, mientras que el DAP máximo cosechado fue de 36.2 cm y lo presentó la especie *I. wolcottiana*. El 26 % de las especies tuvieron DAP < 10 cm y el 45 % entre 1 y 20 cm, mientras que el 30% presentaron DAP entre 1.2 y 36.2 cm (Cuadro 2). En cuanto a la altura (A, m) de los tallos, el rango de valores fue de 1.4 a 16.2 m. El 33% de las especies (9) tuvieron altura mínima de 1.4 m y máxima de 10 m, mientras que el 67% (18 especies) presentaron alturas entre 1.4 y 16.2 m.

Cuadro 2. Características dasométricas por especie de los árboles cosechados en este estudio. Se observa también la media y desviaciones estándar de cada variable para cada especie. Núm = número de individuos. Mín = DAP mínimo. Máx = DAP máximo. DE = desviación estándar.

Especie	Núm	DAP (cm)				A (m)				DEM (g/cm ³)				Bs (Kg)			
		Mín	Máx	Media	DE	Mín	Máx	Media	DE	Mín	Máx	Media	DE	Mín	Máx	Media	DE
<i>Acacia macracantha</i>	12	1.4	19.2	7.3	5.6	3.1	13.1	8.3	3.5	0.598	0.815	0.696	0.056	0.5	205.8	44.0	70.7
<i>Amphipterygium adstringens</i>	11	1.3	27.0	8.7	8.1	1.7	7.2	4.4	1.9	0.286	0.411	0.340	0.041	0.1	99.0	20.6	33.1
<i>Apoplanesia paniculata</i>	10	1.5	11.7	5.1	3.5	4.7	11.7	7.2	2.4	0.549	0.822	0.705	0.106	0.7	77.5	19.8	27.8
<i>Caesalpinia caladenia</i>	11	1.3	8.3	3.8	2.3	2.9	6.8	4.7	1.3	0.610	0.798	0.716	0.060	0.3	18.6	5.8	7.0
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	11	1.6	25.1	8.0	7.4	2.9	11.5	7.0	3.3	0.741	0.855	0.802	0.043	0.6	310.1	54.3	92.8
<i>Casearia corymbosa</i>	13	1.3	9.0	4.0	2.4	2.4	6.9	4.8	1.6	0.608	0.747	0.690	0.046	0.4	34.1	7.7	9.9
<i>Cnidioscolus spinosus</i>	12	1.3	9.8	4.5	2.8	1.4	6.3	3.8	1.6	0.150	0.331	0.236	0.059	0.04	10.1	2.7	3.3
<i>Coccoloba liebmanii</i>	9	1.2	7.8	3.9	2.3	2.4	8.6	4.6	1.8	0.534	0.728	0.609	0.068	0.2	21.6	6.5	8.0
<i>Cordia alliodora</i>	13	1.2	11.4	5.2	3.3	2.5	11.5	6.4	2.8	0.502	0.674	0.588	0.050	0.3	35.0	10.0	11.7
<i>Cordia elaeagnoides</i>	12	1.5	33.0	10.0	9.6	2.7	12.6	7.8	3.6	0.493	0.779	0.634	0.104	0.3	271.3	62.0	96.6
<i>Cordia globulifera</i>	11	1.4	10.5	4.3	3.0	2.4	6.1	3.7	1.1	0.583	0.758	0.689	0.050	0.7	34.9	8.5	11.2
<i>Croton septemnerivus</i>	10	1.2	9.5	3.8	2.6	2.7	7.1	4.7	1.6	0.768	0.809	0.785	0.012	0.3	33.5	7.5	10.9
<i>Gliricidia sepium</i>	11	1.3	18.5	6.5	5.4	2.3	10.4	6.2	2.9	0.377	0.875	0.565	0.147	0.2	159.9	29.9	50.6
<i>Gyrocarpus jatrophiifolius</i>	12	1.5	21.5	8.0	6.5	1.4	12.0	5.8	3.4	0.215	0.314	0.271	0.029	0.1	76.8	14.0	23.1
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	11	1.6	33.5	10.1	10.4	4.3	12.1	6.9	2.6	0.734	0.962	0.845	0.074	0.9	250.0	46.6	79.7
<i>Heliocarpus pallidus</i>	14	1.4	18.0	7.4	5.4	2.7	12.7	6.7	3.2	0.360	0.573	0.449	0.071	0.2	118.5	25.3	35.6
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	9	1.2	36.2	13.6	13.8	1.9	15.0	7.6	5.2	0.291	0.447	0.353	0.047	0.1	386.9	81.0	132.1
<i>Leucaena lanceolata</i>	10	1.1	10.0	4.5	3.0	3.0	12.5	6.9	2.9	0.477	0.673	0.582	0.060	0.2	32.4	9.3	12.3
<i>Lonchocarpus constrictus</i>	12	1.2	4.1	2.6	0.9	2.9	6.5	4.6	1.1	0.672	0.834	0.762	0.045	0.3	5.3	2.0	1.6
<i>Lonchocarpus magallanesii</i>	10	1.4	7.3	3.5	2.0	2.0	6.1	4.4	1.4	0.658	0.801	0.757	0.047	0.2	17.4	4.4	5.3
<i>Lonchocarpus mutans</i>	12	1.5	13.0	5.4	3.5	2.5	11.4	5.8	2.4	0.723	0.828	0.773	0.035	0.3	66.5	15.3	20.8
<i>Lysiloma microphyllum</i>	11	1.3	25.0	9.5	7.7	2.5	16.2	8.7	4.0	0.717	0.961	0.779	0.080	0.4	392.9	80.9	129.6
<i>Mimosa arenosa</i>	11	1.2	13.2	5.7	4.0	3.4	12.3	6.7	2.9	0.713	0.999	0.855	0.083	0.4	143.8	39.7	49.3
<i>Piptadenia constricta</i>	11	1.5	16.0	5.5	4.5	2.5	10.5	5.9	2.4	0.617	0.790	0.702	0.055	0.4	109.5	20.0	34.1
<i>Platymiscium lasiocarpum</i>	12	1.3	15.2	6.1	4.4	2.5	10.2	6.4	2.8	0.574	0.682	0.644	0.033	0.3	94.5	20.1	28.9

<i>Ruprechtia fusca</i>	12	1.1	18.1	7.1	5.7	2.4	10.6	6.0	3.0	0.599	0.691	0.642	0.031	0.2	152.7	29.4	45.0
<i>Spondias purpurea</i>	11	1.6	32.0	10.7	9.4	3.4	12.5	6.3	2.8	0.206	0.387	0.312	0.050	0.2	235.7	41.1	74.6

La densidad específica de la madera (DEM, g/cm³) varió desde 0.150 como valor mínimo por individuo y lo presentó la especie *Cnidoscylus spinosus*, mientras que el valor máximo lo presentó un individuo de *Mimosa arenosa* con 0.999 g/cm³. En cuanto a la variación intraespecífica de DEM (Figura 5), se encontró que fue muy pequeña en ocho especies, no mayor de 20%, mientras que en 19 especies, la variación entre individuos fue de hasta 50%. *Gliricidia sepium* fue la especie que presentó la mayor variación con valores entre 0.377 y 0.875 g/cm³ y *Croton septemnerivus*, la que presentó la menor variación, con valores entre 0.768 y 0.809 g/cm³ (Cuadro 2).

Considerando un mismo tamaño diamétrico, la Bs por tallo fue muy variable entre las especies. Por ejemplo, para un DAP de 2.5 cm, la Bs de *Spondias purpurea* fue de 0.5 kg mientras que para *Ruprechtia fusca* fue de 2.4 kg.

Entre los tallos de mayor diámetro, a un DAP de 32 cm, la Bs menor la presentó *I. wolcottiana* y la mayor *S. purpurea* con 173.8 kg y 235.7 kg, respectivamente. En toda la muestra de individuos cosechados, el rango de variación de la Bs fue de 0.04 a 392.9 kg y la Bs total de los tallos cosechados fue de 7.9 Mg

6.2 Modelos Alométricos

6.2.1 Modelo potencial (no lineal)

6.2.1.1 Por especie

La relación entre la Bs en función del DAP de los individuos de cada especie mostró ser una tendencia no-lineal (Apéndice 2). Dicha relación alométrica se representa con la ecuación potencial general (1).

Los parámetros de este modelo para cada especie se muestran en el Cuadro 3. Se observa que el coeficiente de determinación (R^2) de todos los modelos fue mayor que 0.92, con

excepción de *Cordia elaeagnoides* para la cual el ajuste presentó la R^2 más baja (0.893). El valor máximo de R^2 fue de 0.999 sólo para tres especies (*G. jatrophifolius*, *Haematoxylum brasiletto* y *Platymiscium lasiocarpum*). Los parámetros de regresión del modelo variaron con la especie. La ordenada al origen (α) varió de 0.001 hasta 2.166, mientras que el valor estimado para el exponente (β) varió de 1.408 hasta 3.711. En el 18% de los ajustes (5 especies), el exponente β fue ≤ 2 , mientras que en el 78% (21) tuvo valores entre 2 y 3. En un solo caso, el exponente fue mayor a 3 ($\beta=3.711$). En la Figura 6 se muestran las curvas de ajuste del modelo potencial para cada especie y la variación del exponente β entre las mismas. Se observa que los ajustes y parámetros del modelo varían dependiendo de la especie.

Cuadro 3. Modelo alométrico no-lineal (potencial) de las 27 especies. N = número de individuos. α y β son los parámetros ajustados para cada modelo. R^2 = coeficiente de determinación. MSE = error cuadrático medio.

Especie	N	α	β	R^2	MSE
<i>Acacia macracantha</i>	12	0.367	2.167	0.927	398.7
<i>Amphipterygium adstringens</i>	11	0.362	1.715	0.960	48.1
<i>Apoplanesia paniculata</i>	10	0.355	2.214	0.973	23.9
<i>Caesalpinia caladenia</i>	11	0.364	1.909	0.955	2.5
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	11	0.372	2.082	0.988	114.9
<i>Casearia corymbosa</i>	13	0.131	2.534	0.990	1
<i>Cnidoscolus spinosus</i>	12	0.067	2.205	0.990	0.1
<i>Coccoloba liebmanii</i>	9	0.207	2.277	0.990	0.7
<i>Cordia alliodora</i>	13	0.230	2.086	0.973	4
<i>Cordia elaeagnoides</i>	12	2.166	1.408	0.893	1094.6
<i>Cordia globulifera</i>	11	0.279	2.054	0.960	5.5
<i>Croton septemnerivus</i>	10	0.345	2.042	0.995	0.7
<i>Gliricidia sepium</i>	11	0.326	2.131	0.986	40.5
<i>Gyrocarpus jatrophiifolius</i>	12	0.024	2.635	0.999	0.8
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	11	0.343	1.878	0.999	6.4
<i>Heliocarpus pallidus</i>	14	0.088	2.485	0.986	18.6
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	9	0.001	3.711	0.958	840.4
<i>Leucaena lanceolata</i>	10	0.332	2.018	0.942	10
<i>Lonchocarpus constrictus</i>	12	0.186	2.354	0.979	0.1
<i>Lonchocarpus magallanesii</i>	10	0.127	2.464	0.990	0.3
<i>Lonchocarpus mutans</i>	12	0.319	2.095	0.976	11.6
<i>Lysiloma microphyllum</i>	11	0.159	2.435	0.989	207.9
<i>Mimosa arenosa</i>	11	0.976	1.940	0.972	74.8
<i>Piptadenia constricta</i>	11	0.380	2.050	0.991	11.8
<i>Platymiscium lasiocarpum</i>	12	0.169	2.325	0.999	1.2
<i>Ruprechtia fusca</i>	12	0.048	2.761	0.965	77.3
<i>Spondias purpurea</i>	11	0.121	2.191	0.992	48.2

Nivel de significancia $p < 0.05$

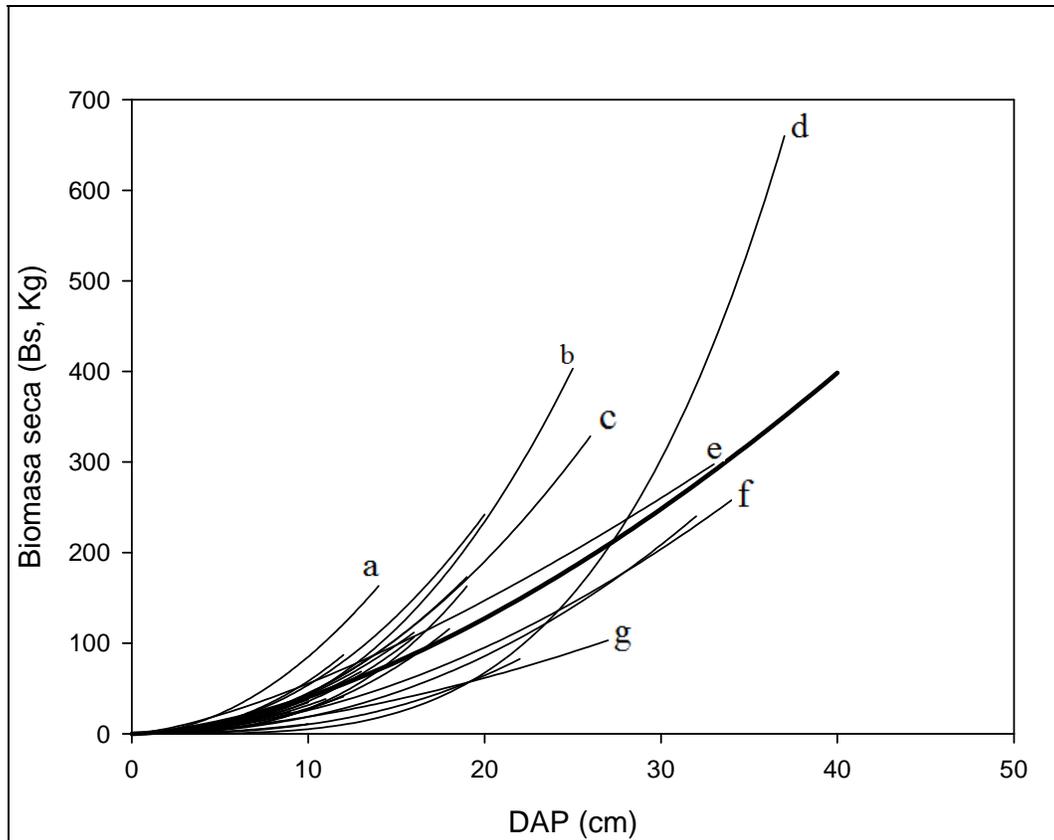


Figura 6. Representación gráfica de los modelos alométricos potenciales por especie (líneas delgadas) y multiespecífico (línea gruesa). Modelos de algunas especies: a) *Mimosa arenosa*, b) *Lysiloma microphyllum*, c) *Caesalpinia eriostachys*, d) *Ipomoea wolcottiana*, e) *Cordia elaeagnoides*, f) *Haematoxylum brasiletto* y g) *Amphipterygium adstringens*.

6.2.1.2 Multiespecífico

6.2.1.2.1 Sin agrupación de especies

Los tres modelos multiespecíficos no-lineales (potenciales) incluyendo todos los tallos de todas las especies se muestran en el Cuadro 4. El primer modelo (M1S) incluyó la Bs en función del DAP (Cuadro 4 y Figura 6). El coeficiente de determinación (R^2) asociado al ajuste de este modelo fue de 0.798 y los valores de los parámetros de la regresión fueron de 0.919 y 1.646 para la ordenada al origen y el exponente, respectivamente. Los otros dos modelos incluyeron variables multiplicativas o compuestas como variables predictoras de la Bs. El modelo M2S (Cuadro 4), desarrollado con base en una

aproximación al volumen del tallo ($DAP^2 \times A$), aumentó la R^2 a 0.841, con una constante (α) de 0.332 y un exponente de regresión (β) de 0.714. En cambio, el modelo M3S, que incluyó la variable volumen del tallo multiplicada por la DEM, tuvo un coeficiente de determinación mayor (0.876), con α y β de 0.488 y 0.711, respectivamente (Cuadro 4). La inclusión de otras variables (DEM y A) como multiplicativas del DAP en los modelos, ayudó a mejorar los ajustes ($R^2 > 0.800$), debido a que estas dos variables añaden información relevante de los individuos cosechados. Además, con la multiplicación se dio un cambio en los parámetros de las regresiones, ya que se cambia la tendencia alométrica de los datos.

Cuadro 4. Modelos alométricos multiespecíficos no-lineales (potenciales). M2S, M3S incluyen la Bs en función de variables multiplicativas entre las variables independientes. Se agregó una S a los modelos multiespecíficos simples. α y β son la ordenada al origen y el exponente respectivamente. R^2 = coeficiente de determinación. MSE = error cuadrado medio y AIC = criterio de información de Akaike.

Símbolo	variables	α	β	R^2	MSE	gl	AIC
M1S	Bs vs DAP	0.919	1.646	0.798	642.542	2,302	1969.5
M2S	Bs vs (DAP^2A)	0.332	0.714	0.841	506.829	2,302	1897.4
M3S	Bs vs (DAP^2ADEM)	0.488	0.711	0.876	395.344	2,302	1821.8

Nota: Las ecuaciones no lineales se ajustaron usando el algoritmo de Levenverg-Marquardt. $R^2 = 1 - (\text{suma de cuadrados residual})/(\text{suma de cuadrados corregida})$. Los grados de libertad de izquierda a derecha son de la regresión, de los residuales. Grado de significancia $p = 0.05$.

6.2.1.2.2 Con agrupación de especies por DEM

Los modelos no-lineales (potenciales) generados para las especies agrupadas por categoría de DEM (baja, media y alta, Cuadro 5) muestran que los ajustes y los parámetros difieren entre modelos. El primer modelo con el grupo de especies de baja densidad (GB) presentó una R^2 de 0.927 y los valores de los parámetros fueron 0.055 y 2.418 para la ordenada al origen (α) y el exponente (β), respectivamente. Para el modelo generado con el grupo de especies de DEM media (GM) el coeficiente de determinación (R^2) fue de 0.869 y los valores de los parámetros de regresión fueron $\alpha = 0.994$ y $\beta =$

1.664. El tercer modelo (GA) con el grupo de especies de DEM alta, fue el que presentó el coeficiente de determinación mayor ($R^2 = 0.950$) y el valor de (α) fue de 0.375 y (β) de 2.128. En la Figura 7 se presentan las curvas de ajuste de los tres modelos, en las que se pueden apreciar las diferencias entre los exponentes de cada ajuste. Estas diferencias indican que especies agrupadas por una característica funcional (DEM) comparten características alométricas, presentando así tasas similares en almacenamiento de Bs.

Cuadro 5. Modelos alométricos multiespecíficos generados con grupos de especies de acuerdo a sus valores promedio de DEM (Apéndice 1 para ver nombres de las especies y grupo DEM al que pertenecen). GB = Grupo con DEM baja, GM = grupo con DEM media y GA = grupo tres con DEM alta. Los parámetros α y β son la ordenada al origen y el exponente, respectivamente. R^2 = coeficiente de determinación y MSE = error cuadrático medio.

Símbolo	DEM	Num. Sp.	α	β	R^2	MSE	gl
GB	0.150-0.490	6	0.055	2.418	0.927	289.347	2, 67
GM	0.500-0.690	10	0.994	1.664	0.869	297.961	2, 113
GA	> 0.700	11	0.375	2.128	0.950	173.035	2, 107

Nota: el grupo GA no incluyó a *Haematoxylum brasiletto*. Los grados de libertad (gl) de izquierda a derecha corresponden a la regresión y el residual. El nivel de significancia (p) de todos los modelos es < 0.05 .

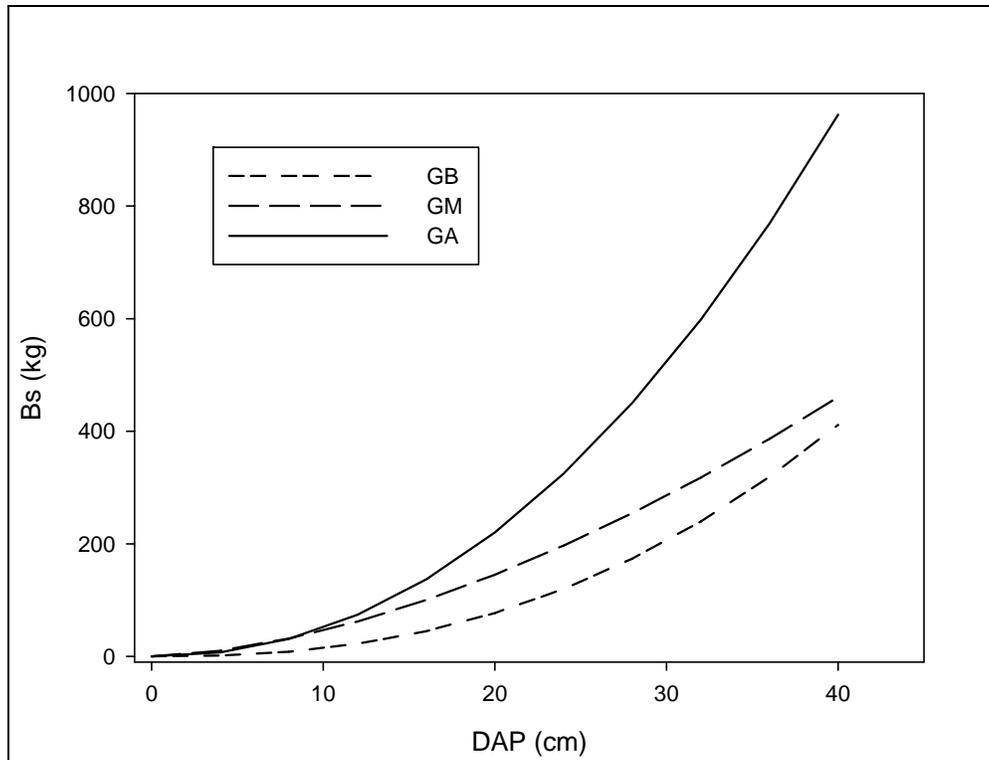


Figura 7. Representación gráfica de los modelos alométricos multiespecíficos potenciales desarrollados para las especies agrupadas por DEM promedio. Modelo GB (DEM baja), GM (DEM media) y GA (DEM alta).

6.2.2 Modelo alométrico lineal (logarítmico)

6.2.2.1 Simple y múltiple por especie

Los valores de R^2 del modelo logarítmico (ecuación 2) ajustado para cada especie (Apéndice 4) fueron mayores a 0.90 con excepción de *Cordia globulifera* que presentó el valor de R^2 de 0.856. Como era de esperar, los valores de los parámetros de la regresión variaron con la especie.

El ajuste logarítmico permitió desarrollar modelos múltiples, incluyendo en los ajustes de regresión a la DEM y a la A como variables independientes aditivas, además del DAP (Cuadro 6). Estos modelos mostraron que para algunas especies la R^2 aumentó con respecto al modelo logarítmico simple. También se observó un cambio en los parámetros α y β . La primera combinación de variables independientes que arrojó el análisis de

regresión con el método paso a paso (“stepwise”) fue el DAP y la A (modelo C1, Cuadro 6) y el coeficiente de determinación aumentó para siete especies, alcanzando valores de 0.930 a 0.997. El siguiente modelo que incluyó DAP + A + DEM como variables explicativas de la Bs (modelo C2, Cuadro 6) aumentó la R^2 a 0.980 para tres especies: *Apoplanesia paniculata*, *Heliocarpus pallidus* y *P. lasiocarpum*. Otra combinación significativa de variables independientes arrojada por el análisis de regresión múltiple fue la del modelo C3, que incluyó al DAP + DEM como variables predictoras de la Bs (Cuadro 6). El ajuste del modelo C3 arrojó R^2 con valores mayores a 0.985 sólo para tres especies: *C. spinosus*, *H. brasiletto* y *Lonchocarpus magallanesii* y los parámetros de regresión variaron según la especie (Cuadro 6).

Cuadro 6. Modelos alométricos logarítmicos múltiples por especie. C1 = Bs vs DAP + A, C2 = Bs vs DAP + A + DEM y C3 = Bs vs DAP + DEM. α , β , β_1 , y β_2 son los parámetros del modelo. R^2 = coeficiente de determinación. Los modelos están ordenados de acuerdo al orden en que los arrojó el paquete estadístico.

Modelo	especie	α	β	β_1	β_2	R^2
C1	<i>Apoplanesia paniculata</i>	-2.002	1.442	2.292		0.958
	<i>Cordia elaeagnoides</i>	-1.440	1.794	1.197		0.994
	<i>Cordia globulifera</i>	-1.255	1.129	2.189		0.930
	<i>Heliocarpus pallidus</i>	-1.238	2.169	0.531		0.997
	<i>Leucaena lanceolata</i>	-1.412	1.931	1.025		0.990
	<i>Piptadenia constricta</i>	-1.046	2.183	0.518		0.996
	<i>Platymiscium lasiocarpum</i>	-1.193	1.796	0.978		0.996
C2	<i>Apoplanesia paniculata</i>	-1.510	0.960	2.515	2.469	0.980
	<i>Heliocarpus pallidus</i>	-0.947	1.976	0.709	0.810	0.999
	<i>Platymiscium lasiocarpum</i>	-1.569	2.070	0.668	-2.232	0.998
C3	<i>Cnidoscolus spinosus</i>	0.224	1.842	1.993		0.985
	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	-0.061	1.625	2.114		0.993
	<i>Lonchocarpus magallanesii</i>	-0.093	1.991	4.471		0.991

Nivel de significancia $p < .05$.

6.2.3.2 Simple y múltiple multiespecífico

Las ecuaciones generadas con el modelo logarítmico simple (ecuación 2) y con los modelos múltiples (ecuación 4) aplicados al conjunto de todas las especies se muestran en

el Cuadro 7. El modelo simple (M4S), que se desarrolló con el DAP como variable independiente, presentó una R^2 de 0.917, pero la R^2 del modelo múltiple (M5M), que además del DAP incluyó la DEM en promedio por especie como variables explicativas, fue mayor (Cuadro 7). Por último, el modelo múltiple M6M, que incluyó además del DAP y la DEM, a la altura (A) del individuo, mejoró el ajuste respecto al modelo M5M, con una R^2 de 0.975. Los dos últimos modelos del cuadro se ajustaron usando la DEM de cada tallo. En este caso, las R^2 aumentaron a 0.973 y 0.977 para M5M* y M6M*, respectivamente. Se observa que con el ajuste logarítmico los modelos mejoran, pero que, si además del DAP se incluye el valor individual o el promedio de DEM y la altura de los tallos, los modelos mejoran significativamente. Estas últimas variables ayudan a explicar mejor la variabilidad en la Bs del BTC secundario.

Cuadro 7. Modelos alométricos multiespecíficos (simple y múltiples) logarítmicos. M4S es el modelo simple. M5M y M6M son modelos múltiples. Con asterisco los modelos generados con DEM individual. El parámetro α representa la ordenada al origen y β , β_1 y β_2 los coeficientes de regresión de las variables independientes de los modelos. R^2 = coeficiente de determinación, MSE = error cuadrado medio y AIC = criterio de información de Akaike.

Modelo	Variables	α	β	β_1	β_2	R^2	MSE	gl	AIC
M4S	Bs vs DAP	-0.796	2.258			0.917	0.059	1,302	-854.4
M5M	Bs vs (DAP+DEM)	-0.542	2.321	1.277		0.971	0.021	2,301	-1166.8
M6M	Bs vs (DAP+DEM+A)	-0.782	2.038	1.102	0.530	0.975	0.018	3,300	-1211.3
M5M*	Bs vs (DAP+DEM)	-0.503	2.243	1.212		0.973	0.019	2,301	-1166.4
M6M*	Bs vs (DAP+DEM+A)	-0.768	1.945	1.047	0.581	0.977	0.016	3,300	-1247.1

Nota: el modelo logarítmico simple es de la forma $\log_{10} Y = \log_{10} \alpha + \beta \log_{10} X$. Los grados de libertad de izquierda a derecha son de la regresión, de los residuales. Grado de significancia $p < 0.05$.

6.3 Evaluación de los modelos

6.3.1 Modelo alométrico por especie: simple (potencial y logarítmico) y múltiple (logarítmico)

Con base en el coeficiente de determinación (R^2) ajustado para cada modelo, el modelo potencial es el adecuado para usar en la estimación de biomasa aérea seca (Bs) a nivel especie, ya que el R^2 fue > 0.927 en todas las especies, con excepción de *C. elaeagnoides*, que presentó una R^2 de 0.893 (Cuadro 3). Para esta especie, el ajuste lineal presentó una R^2 de 0.983, mayor que el ajuste del modelo potencial (Apéndice 4). Se observó también, que los ajustes lineales mejoran aún más al incluir las variables DEM y A además del DAP. La inclusión de estas tres variables independientes arrojó los modelos C1, C2 y C3. Dichos ajustes aumentaron la R^2 de 10 especies dependiendo del tipo de combinación de variables predictoras utilizado en cada modelo (Cuadro 6). Lo anterior indica que para estimar Bs de algunas especies, sería pertinente utilizar el modelo lineal múltiple.

6.3.2 Modelo alométrico multiespecífico simple (potencial y logarítmico) y múltiple (logarítmico)

De acuerdo con los parámetros de evaluación de modelos alométricos (R^2 , MSE y AIC), el mejor modelo para estimar la biomasa aérea de estos bosques secundarios es el M6M* (Cuadro 7). Este modelo logarítmico múltiple incluye a las variables DAP, DEM individual y A como variables predictoras de la Bs y presenta el coeficiente de determinación más alto (0.975), el MSE más bajo (0.018) y el criterio de información de Akaike más bajo (-1211.3) con respecto a los otros modelos multiespecíficos potenciales (Cuadro 3 y 4) y logarítmicos (Cuadro 7).

6.4 Estimación de biomasa de la muestra de árboles cosechados aplicando modelos generados en otros estudios (modelos externos)

Los valores de Bs estimada (BS_{est}) de los individuos cosechados en el presente estudio variaron dependiendo del modelo externo utilizado (Cuadro 8). El valor de la Bs total obtenido por la cosecha de 304 individuos fue de 7.9 Mg, mientras que los valores estimados con los modelos externos fluctuaron de 4.4 Mg, con el modelo M2 propuesto por Martínez-Yrizar *et al.* (1992), a 10.6 Mg con el modelo B12 generado por Brown *et al.* (1989). Los modelos que presentaron el $ER < 10\%$ fueron el C11, N5 C9 y B8 con -1.2, 1.9, 5 y 8.2%, respectivamente (Cuadro 8, para detalles de modelo ver Cuadro 1). Los ER de los otros modelos fueron $> 10\%$ tanto para los que sobrestimaron como para los que subestimaron (Cuadro 8).

En cuanto a los factores de corrección aplicados para corregir el sesgo en las estimaciones de Bs utilizando modelos logarítmicos, el CF1 aplicado a los modelos M1, M2, y M3 aumentó 0.1 Mg la BS_{est} para los dos primeros, pero no modificó el valor estimado con en el tercer modelo. También se aplicó el CF2 a los modelos B7 y B8, y en estos casos la BS_{est} aumentó 0.7 y 0.5, respectivamente (Cuadro 9).

Cuadro 8. Modelos multiespecíficos externos (ver Cuadro 1 para ver nomenclatura) aplicados a la muestra de tallos cosechados para estimar Bs (Mg/ha). ER (Error relativo, %) = $((B_{S_{est}} - B_{S_{obs}}) * 100) / B_{S_{obs}}$, donde $B_{S_{est}}$ es la Bs estimada para cada modelo y $B_{S_{obs}}$ es la biomasa seca observada. N = 304 individuos. Se aplicó el factor de corrección 1 ($CF1 = \exp((MSE^2)/2)$) propuesto por Sprugel (1983, en Smith 1993) indicado con el símbolo + y el factor de corrección 2 ($CF2 = \exp(0.5 * MSE)$) propuesto por Chave *et al.* (2005) y van Breugel *et al.* (2011) el cual se marcó con el símbolo ×. $B_{S_{corr}}$ = es la biomasa seca estimada corregida con el CF. MSE = error cuadrado medio del modelo. CF= Factor de corrección. Nomenclatura de los modelos Cuadro 1.

Modelo	Bs	$B_{S_{corr}}$	ER (%)	MSE	CF
M1	5.5	5.6	-29.7	0.20	1.020 ⁺
M2	4.4	4.5	-44.2	0.17	1.015 ⁺
M3	5.1	5.1	-35.6	0.16	1.013 ⁺
N4	8.8		11.9		
N5	8.0		1.9		
C6	9.8		23.9		
B7	6.7	7.4	-14.3	0.191	1.100 [×]
B8	8.5	9	8.2	0.106	1.054 [×]
C9	8.3		5		
C10	10.4		32.6		
C11	7.8		-1.2		
B12	10.6		34.6		
$B_{S_{obs}}$	7.9 [†]				

6.5 Estimación de biomasa aérea del BTC secundario aplicando los modelos locales y externos

La media de Bs estimada ($kg/100 m^2$) de los diferentes modelos aplicados a los datos del censo MABROTRO 2010 se muestra en el Cuadro 9. Se observa que los valores de biomasa difieren dependiendo del modelo aplicado. Para los tallos con $DAP \geq 2.5$ cm, los valores de las medias van desde 157 (EE 14) a 618.7 (EE 38.2) $kg/100 m^2$ con los modelos M2 y B11, respectivamente. Para la categoría de tallos con $DAP < 2.5$ cm, la media de la Bs estimada va de 41.2 (EE 3.7) a 2272.9 (EE 208.5) $kg/100 m^2$. Se aplicaron los factores de corrección CF1 y CF2 a la Bs estimada con los seis modelos que necesitaban retransformación (i. e. modelos logarítmicos) y se observó la misma tendencia para las dos categorías diamétricas. Las medias de Bs aumentaron para todos

los modelos (M1, M2, B7, B8 M4S y M5M —Cuadro 9), mientras que el menor incremento lo presentó el modelo M5M con sólo 0.1 kg al aplicarle el CF1.

Cuadro 9. Biomasa aérea seca promedio (Bs, kg/100 m²) y por categoría diamétrica estimada con modelos alométricos externos (ver Cuadro 1) aplicados al bosque secundario (BS, 6-18 años) del censo MABOTRO 2010. Error estándar de la media (EE). Se aplicó el factor de corrección 1 (CF=exp((MSE^2)/2) propuesto por Sprugel (1983, en Smith 1993) y el factor de corrección 2 (CF=exp(0.5 × MSE) propuesto por Chave *et al.* (2005) y van Breugel *et al.* (2011) según el tipo de transformación usada en las ecuaciones a los valores estimados.

Modelo	DAP < 2.5 cm				DAP ≥ 2.5 cm			
	Sin CF		Con CF		Sin CF		Con FC	
	Media	EE	Media	EE	Media	EE	Media	EE
M1	55.8	5	56.9 ⁺	5.1 ⁺	212.1	19.4	216.3 ⁺	19.8 ⁺
M2	43.4	3.9	44.1 ⁺	3.9 ⁺	157	14	159.2 ⁺	14.2 ⁺
N5	88.2	7.9			316.4	28.2		
B7	43.7	3.9	48 [×]	4.3 [×]	253.5	27.8	278.9 [×]	30.6 [×]
B8	43.6	3.9	46 [×]	4.1 [×]	235	26.2	247.8 [×]	27.6 [×]
C10	64	5.7			170.6	13		
B12	2272.9	208.5			618.7	38.2		
M1S	186.1	16.7			428.5	31.7		
M4S	44.8	4	44.9 ⁺	4 ⁺	256.2	27.9	256.6 ⁺	28 ⁺
M5M	41.2	3.7	41.2 ⁺	3.7 ⁺	213.4	23.4	213.5 ⁺	23.4 ⁺
MIX	123.1	12.5			353.8	29		
GDEM	137.1	14.2			361.4	31.3		

Nota. El modelo MIX es la estimación realizada con los modelos por especie y el multiespecífico (M1S). GDEM es la suma de Bs estimada por los modelos generados con agrupación de especies por DEM (baja, media y alta en promedio—Cuadro 4). Tallos < 2.5 cm = 4 462 en 45 cuadros. Tallos ≥ 2.5 cm = 3 283 en 90 cuadros. Área del cuadro = 100 m².

Al comparar las estimaciones de Bs estimada con los modelos externos respecto a la estimada con los modelos locales MIX y GDEM, se observa una subestimación de hasta 70% para tallos < 2.5 cm. También, se aprecia que el modelo N5 generado por Nívar (2009a) presenta el ER más pequeño, con valores de 28 y 36 % al comparar con MIX y GDEM, respectivamente (Figura 8). La misma tendencia de subestimación se observa para tallos ≥ 2.5 cm, en donde los modelos externos presentaron un ER de hasta 57%, siendo nuevamente el modelo N5 el que presentó el ER más bajo, con valores de 11 y 13% (comparado con MIX y GDEM, respectivamente —Figura 8).

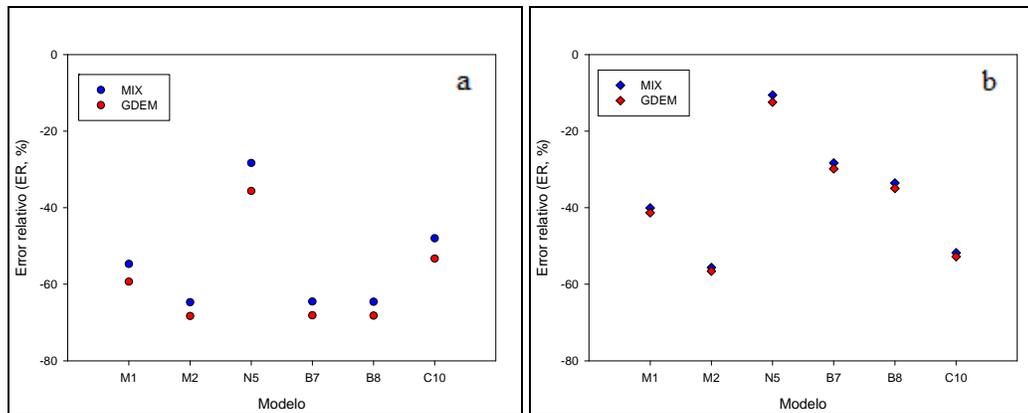


Figura 8. Error relativo estimado con los modelos externos respecto a los modelos locales MIX y DEM en el bosque secundario del censo MABOTRO 2010. $ER = ((Bs_{est1} - Bs_{est2}) * 100) / Bs_{est2}$. Donde Bs_{est1} es la Bs estimada con los modelos externos y Bs_{est2} es la Bs estimada con los modelos locales. a = tallos < 2.5 cm. b = tallos \geq 2.5 cm.

7 Discusión

7.1 Diversidad de especies e individuos seleccionados para la construcción de los modelos alométricos

El número de especies (27 —Cuadro 2) y los individuos cosechados (304) en este estudio fueron seleccionados con base en un análisis estructural (contribución relativa al área basal total y distribución de clases diamétricas) del censo de vegetación MABOTRO 2010 a nivel del área de estudio (Cuadro 2). Por lo tanto, la muestra de árboles usada para la construcción de las ecuaciones alométricas incluyó a las familias y especies de plantas leñosas más comunes del BTC secundario de la región de estudio, observándose que la mayoría de estas especies son características del bosque primario (Ortíz, 2001; Lott, 2002; Romero-Duque *et al.*, 2007).

Las especies de la muestra seleccionada para la construcción de las ecuaciones alométricas representan diferentes formas y tamaños de los árboles de Chamela (Cuadro 2). Por ejemplo, *I. wolcottiana* tiene el diámetro más grande encontrado en los sitios de cosecha de hasta 36.2 cm, mientras que *Lonchocarpus constrictus* y *Lonchocarpus*

magallanessi no sobrepasan los 10 cm de DAP. Además se encuentra muy bien representado el espectro de alturas de los árboles del bosque secundario, con valores máximos hasta de 16 m, como en el caso de *Lysiloma microphyllum*. La muestra de árboles incluye desde especies con madera de baja densidad promedio como *Cnidoscolus spinosus* (0.236 g/cm^3) y de muy alta densidad (0.855 g/cm^3) como *Mimosa arenosa*. Además, la variación intraespecífica en la DEM fue muy grande en algunas especies (como *G. sepium* con un rango de valores de 0.377 a 0.875 g/cm^3), y muy pequeña para otras, en particular para *C. septemnerivius* con un rango de apenas 0.768 a 0.809 g/cm^3 (Figura 5, Cuadro 2). Considerando esta variación, se usaron los valores de DEM de cada individuo para la construcción de modelos alométricos y se compararon con los modelos generados con el promedio de la especie. Este último enfoque es el usado en todos los trabajos de estimación de biomasa con modelos que incluyen esta variable (Ketterings *et al.*, 2001; Chave *et al.*, 2005; van Breugel *et al.*, 2011). No existen trabajos publicados a la fecha que discutan el efecto de usar valores individuales de DEM en la construcción de modelos alométricos, ya que se parte de la premisa que la densidad de la madera es un rasgo funcional invariante (Kuyah *et al.*, 2012).

En este trabajo se tuvo especial atención en definir el criterio para la selección del tamaño de muestra para asegurar la representación correcta de las especies y sus tamaños diamétricos en la construcción de los modelos alométricos. Es así que la mayoría de las especies y los individuos fueron cosechados de diferentes ambientes (planicies y laderas) a lo largo del gradiente sucesional (0-30 años) típico de Chamela, o bien dominando sitios muy específicos como en el caso de *G. sepium* que se le encuentra en sitios de BTC secundarios con laderas de pendiente pronunciada.

La selección del tamaño de muestra (número de individuos, tamaños diamétricos y número de especies) para la construcción de los modelos alométricos es muy variable

entre estudios publicados y no hay un consenso en cuanto al criterio de selección de la muestra (van Breugel *et al.*, 2011). Generalmente, estos estudios se basan en pocos individuos, pocas especies, o la muestra es representativa de un sitio en particular.

Por ejemplo, el número de especies cosechadas en este estudio es mayor que las cosechadas por Cairns *et al.* (2003), en donde seleccionaron las 11 especies arbóreas más comunes provenientes de un área de 5,000 m² del BTC primario de Quintana Roo, aunque su número de individuos cosechados fue mayor. En contraste, Gómez (2008) construyó ecuaciones alométricas con base en una muestra muy pequeña de especies (cinco) para un BTC primario de la Sierra de Huautla, Morelos, siendo el número de árboles cosechados por especie (8-12) muy similar a la muestra cosechada en este estudio (10-14 por especie). Por su parte, Návar (2009a) generó un modelo alométrico multiespecífico para el BTC de Sinaloa basado en una muestra de muy pocos individuos (39 individuos) y un número pequeño de especies (las seis más comunes). Además, el rango diamétrico incluido en su modelo fue de 5.2 a 32.6 cm, mientras que en el presente estudio el DAP mínimo cosechado fue de 1 cm.

En general, la mayoría de los trabajos sobre ecuaciones alométricas para estimar la biomasa de bosques usan la abundancia relativa como criterio para seleccionar a las especies. Al respecto, van Breugel *et al.* (2011) mencionan que con este criterio de selección se puede incurrir en un error debido a que no toma en cuenta la variación espacial de la estructura de la vegetación. Recomiendan un muestreo extensivo de numerosas parcelas distribuidas en el paisaje que un muestreo de pocas parcelas de gran extensión. Los autores afirman que con este enfoque se considera la variación espacio-estructural de la vegetación permitiendo de esta forma obtener una muestra de especies representativa del bosque que se quiere estudiar.

En cuanto a los criterios para la construcción de los modelos alométricos, también se observa que son muy variables entre estudios. En este trabajo se incluyó en los modelos alométricos a nivel especie y multiespecíficos todo el rango diamétrico que presentaba la especie en campo. A diferencia de este enfoque, Cairns *et al.* (2003) construyeron modelos separando a los individuos en dos categorías diamétricas (tallos con $DAP \leq 10$ y > 10 cm), mientras que Gómez (2008) no incluyó tallos menores a 3.5 cm de DAP. De acuerdo con Chaturvedi y Raghuvanshi (2011), la falta de representatividad de tallos pequeños en modelos alométricos para BTC secundarios puede incurrir en un error en la estimación de la biomasa ya que una característica distintiva de estos bosques es la dominancia de árboles delgados de < 5 cm de DAP. Para los BTC de la región de la costa de Jalisco, existe sólo el estudio realizado por Martínez-Yrizar *et al.* (1992) que cuantifica la Bs del BTC primario de la Estación de Biología Chamela y presentan modelos alométricos lineales multiespecíficos generados a partir de la cosecha directa de una parcela de 1,000 m² y un total 191 individuos. Los tallos cosechados tuvieron $DAP \geq 3$ cm y el número de especies y familias incluidas fue de 48 y 23, respectivamente. Aunque la muestra de especies y familias del trabajo de Martínez-Yrizar *et al.* (1992) es más grande que la del presente estudio, esta muestra podría no estar representando la variabilidad espacial del bosque ya que proviene de una sola parcela. Esto es una limitante del modelo ya que se ha mostrado que a pequeña escala existe una alta variación en la composición y estructura del BTC de Chamela asociado con la alta heterogeneidad ambiental que caracteriza a esta región (Balvanera *et al.* 2002; Segura *et al.* 2003).

En contraste con los estudios anteriores, el enfoque paisajístico usado para seleccionar a las especies en el presente estudio nos acerca al método utilizado por van Breugel *et al.* (2011). Este enfoque permitió analizar la variabilidad en cuanto a contribución al AB a nivel paisaje de los bosques secundarios de la región de Chamela, asegurando la inclusión

de las especies que en su conjunto representan la estructura de estos bosques. Van Breugel *et al.* (2011) resaltan que este enfoque es justificado solo si el censo de la vegetación para elegir a las especies y a los individuos está basado en un muestreo extensivo a nivel de paisaje.

La generación de modelos alométricos por especie es muy importante debido a la alta variabilidad espacial y estructural de los BTC; más aun cuando se tiene una matriz de parches de bosques primarios y bosques secundarios con diferente edad sucesional cuya estructura y dominancia de especies difiere significativamente de los bosques primarios (Romero-Duque *et al.*, 2007; Sierra *et al.*, 2007; van Breugel *et al.*, 2011). También es importante porque algunos sitios de BTC secundarios pueden ser monoespecíficos, como es el caso de uno de los sitios de este estudio, dominado casi exclusivamente por *G. sepium*. Además, es necesario incluir en cada modelo el rango diamétrico que la especie presenta en campo y procurar que el número de individuos cosechados se distribuyan a lo largo de este rango de tamaños, poniendo especial atención en los tallos gruesos, ya que al no incluirlos se estarían generando modelos alométricos poco robustos y poco confiables (van Breugel *et al.*, 2011).

7.2 Modelos alométricos y evaluación de los ajustes

7.2.1 Potenciales y logarítmicos por especie

Los ajustes de regresión (potencial y logarítmico) realizados a nivel especie que incluyen sólo el DAP como variable explicativa presentaron ajustes mayores a 0.90. Otras variables dasométricas como DEM y A aumentaron los ajustes de los modelos hasta un 6%, explicando así parte de la variación en la Bs de las especies, tal como ha sido reportado por Ketterings *et al.* (2001), Chave *et al.* (2005) y van Breugel *et al.* (2011). Incluir otras variables dasométricas además del DAP es también importante ya que las

condiciones de sitio pueden afectar la morfología de los individuos (Eamus *et al.*, 2000). Esto puede explicarse considerando que, una vez que los individuos son adultos (máximo DAP), la altura máxima puede disminuir debido a daños mecánicos (i.e., caída de otros árboles encima de su copa), por estrés hídrico que causa mortalidad parcial de ramas, por competencia, depredación o fenómenos meteorológicos y climáticos (Chambers *et al.*, 1998) que modifican la relación DAP-Bs esperada.

Aunque las variables A y DEM no son fáciles de determinar, es recomendable que se incluyan en los modelos alométricos específicos y para determinar si contribuyen a las estimaciones de biomasa (Ketterings *et al.*, 2001; Chave *et al.*, 2005; van Breugel *et al.*, 2011). Sin embargo, si esto no es posible el diámetro a la altura del pecho (DAP) es una variable dasométrica confiable de fácil medición, que en este estudio, explicó más del 90% de la Bs de las especies con los dos modelos simples (potenciales y lineales).

Para hacer estimaciones de Bs a nivel especie, la recomendación que se deriva del presente estudio es que es preferible usar de modelo potencial por las siguientes razones. El coeficiente de determinación (R^2) es un parámetro que ha sido muy utilizado en la literatura para evaluar el ajuste de modelos alométricos (Nelson *et al.*, 1999; Gómez, 2008; Kenzo *et al.*, 2009; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2011; van Breugel *et al.*, 2011; Kuyah *et al.*, 2012). Aunque los valores de R^2 de los modelos simples potenciales y logarítmicos fueron muy similares entre sí, con valores mayores que 0.90, fueron generalmente más altos en el modelo potencial (Cuadros 3 y 6). Además, este modelo incluye únicamente el DAP, variable de fácil medición, que no sólo explica más del 90% de la varianza de la Bs de 26 de las especies estudiadas (Cuadro 3), sino que, a diferencia del modelo logarítmico, los valores estimados de la Bs son aritméticos y no requieren de retransformación.

7.2.2 Potenciales y logarítmicos multiespecíficos

La tendencia en los ajustes de los tres modelos multiespecíficos potenciales es aumentar conforme se incluyen otras variables además del DAP (Cuadro 4). En los modelos multiespecíficos, las variables incluidas multiplican al DAP convirtiéndose en una sola variable compuesta predictora de la Bs (Cuadro 4). En cuanto a los parámetros MSE y AIC, estos disminuyen si se aumenta el número de variables. Con la inclusión del DEM y A en los modelos, se incorpora más información de las características morfológicas y de rasgos funcionales de los individuos, cambiando así el ajuste y los parámetros (α y β) de los modelos. En el caso de la multiplicación ($DAP^2 \times A$), se asume una aproximación al volumen del tallo y, si ésta se multiplica por DEM, el modelo mejora el ajuste debido a que incorpora una característica que varía no sólo entre las especies (Chave *et al.*, 2005; Picard *et al.*, 2012) si no entre individuos de una misma especie (Figura 5). En cambio, en el modelo M1S sólo se incluye el DAP como variable independiente y por ende la información sobre los atributos de los individuos incluida en el modelo es menor que en los modelos M2S y M3S (Cuadro 4).

En cuanto a los modelos potenciales generados con las especies agrupadas por grupos funcionales DEM (Cuadro 5), se encontró que presentaron ajustes más elevados que los modelos que incluyen a todas las especies (Cuadro 4). El mejor ajuste que presentan estos modelos indica que especies con características funcionales similares (DEM) muestran relación alométrica semejante, que a su vez se traduce en un mismo patrón de acumulación de biomasa. Lo anterior se asume porque los modelos presentan diferentes exponentes (Cuadro 5). La muestra de tallos en estos modelos fue aproximadamente 75% más pequeña que la incluida en los modelos sin agrupación de especies. No obstante, los resultados sugieren que si las especies se agrupan con base en un atributo funcional (en este caso DEM) y aunque el número de individuos sea menor, la dispersión de los datos

disminuye, mejorando así los ajustes en comparación con los modelos que incluyen el total de los tallos cosechados.

En este estudio se encontró que el modelo potencial simple M1S, es un modelo que trata de capturar toda la variabilidad en el almacén de biomasa aérea en el BTC secundario y se propone como un modelo robusto a ser aplicado en las estimaciones de biomasa del BTC secundario en la región de estudio. Este modelo incluye solo una variable (DAP) de fácil medición y puede ser aplicado sin tener que lidiar con retransformaciones ni factores de corrección ya que los valores predichos no están en unidades logarítmicas. Otra alternativa que proponemos es utilizar los modelos con agrupación de especies por DEM (GB, GM y GA) aunque no siempre se cuenta con información de la variable. En estos casos, distintos estudios extraen los valores de DEM de las bases de datos mundiales disponibles en la literatura (Chave *et al.* 2005; van Breugel *et al.*, 2011; Chave *et al.*, 2014) aunque tiene el inconveniente que cuando no hay información para una especie dada, generalmente se recurre a usar el promedio del género y hasta de la familia, imponiendo una restricción a la validez de las ecuaciones. Por último, aunque en el presente trabajo el esfuerzo de colecta y los criterios para la selección de las especies y de los individuos fueron muy estrictos, aún es necesario hacer una validación en campo, cosechando una muestra independiente de árboles y/o de parcelas, para confirmar la precisión de las estimaciones de la Bs de este tipo de bosque secundario con los modelos aquí presentados.

El ajuste del modelo potencial M1S a su forma logarítmica permitió que el coeficiente de determinación aumentara hasta un 12% (modelo M4S —Cuadro 7). Esta misma tendencia se observó cuando se incluyeron las variables DEM y Altura, convirtiendo a los modelos en múltiples logarítmicos (Cuadro 7). El aumento en el ajuste al incluir estas

variables además del DAP, indica que a nivel bosque, éstas contribuyen significativamente a explicar parte de la variación en la Bs.

El DEM es un atributo que determina la dureza de la madera y se ha encontrado que difiere de una especie a otra dentro de la misma comunidad (Kuyah *et al.*, 2012). En este trabajo, las diferencias en DEM entre las especies cosechadas también fueron muy grandes (Figura 5), así, especies con un mismo diámetro del tallo, tuvieron diferente masa por unidad de volumen indicado principalmente por las diferencias en densidad de la madera. Incluir esta variable en los modelos es importante, además, porque está relacionada con las tasas de crecimiento y acumulación de biomasa (ter Steege y Hammond, 2001; Wright *et al.*, 2003; Muller-Landau, 2004). En contraste, la variable altura (A) explicó muy poco de la variación en la Bs a nivel bosque (modelo M6M), por lo que su determinación en campo y la inclusión en el modelo no se justificaría. Sin embargo, en los casos en los que A sea una variable que mejora los ajustes en los modelos, Ketterings *et al.* (2001) y Chave *et al.* (2014) reportan ecuaciones alométricas generales para bosques tropicales que permiten estimar la altura de los individuos a partir del DAP.

El que el modelo M6M además de presentar el mejor ajuste, mostrara los valores de MSE y el AIC más bajos entre los modelos multiespecíficos, indica que este modelo es el adecuado para estimar la Bs del BTC secundario de la región de Chamela. Los parámetros (R^2 , MSE y AIC) con los que se evaluaron los modelos multiespecíficos han sido ampliamente utilizados en la literatura científica como criterios para la selección de modelos alométricos (Chave *et al.*, 2005; Caballero, 2011; Muturi *et al.*, 2011; van Breugel *et al.*, 2011; Picard *et al.*, 2012). De acuerdo con estos autores, el modelo seleccionado debe presentar la R^2 más alta y el MSE y el AIC más bajos entre los

modelos multiespecíficos desarrollados. Chave *et al.* (2005) mencionan que reportar el MSE y AIC es suficiente para la selección de un modelo alométrico.

Ya que el modelo M6M es un modelo logarítmico, tiene la limitante de que al utilizarlo se incurre en un sesgo sistemático por la retransformación de los datos de unidades \log_{10} a unidades aritméticas (Sprugel, 1983; Smith, 1993; Chave *et al.*, 2005; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2011; van Breugel *et al.* 2011). Este sesgo puede ser corregido con factores de corrección de uso común en diferentes estudios (Chave *et al.*, 2005; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2011; van Breugel *et al.*, 2011). Una alternativa para evitar los problemas derivados de la transformación y retransformación de los datos, y cuando no es posible determinar las variables DEM y A, es utilizar el modelo potencial simple M1S (Cuadro 4). Además, en los casos en los que se haya determinado la DEM y se quiera tener más precisión para estimar la Bs, se recomienda utilizar el modelo potencial generado con agrupación de especies (GB, GM y GA —Cuadro 5).

Por ejemplo, van Breugel *et al.* (2011) generaron dos modelos multiespecíficos logarítmicos (simple y múltiple) para bosques tropicales en Panamá (B7 y B8 —Cuadro 1). En el primer modelo (B7) se utilizó el DAP como variable predictora de la Bs obteniendo una R^2 de 0.967, y al incluir la variable DEM en su segundo modelo (B8) mejoró su ajuste 1.5%. En cambio, en el caso del modelo local M5M del presente estudio, el ajuste mejoró 5.6% cuando se incluyó el DEM además del DAP (Cuadro 7). Esto sugiere que para los BTC secundarios de la región de Chamela es importante incluir la variable DEM de los tallos por la capacidad explicativa que presentó en el modelo M5M.

En este trabajo se generaron modelos alométricos utilizando tanto el promedio de DEM por especie individual como el DEM individual y se encontró que si los modelos se generan con el valor individual de DEM los ajustes mejoran muy poco (menos del 0.2%;

—Cuadro 7). En cuanto a los parámetros (α y β) de las regresiones, éstos disminuyeron su valor. Lo anterior demuestra, que para la región de Chamela, el DEM promedio por especie o el DEM individual explican casi la misma proporción en la Bs de este bosque. Si es recomendable, en lugar de obtener los valores de DEM de las bases de datos mundiales, siempre generar los valores de DEM para las especies de cada sitio, ya que las diferencias debidas al efecto de localidad y/o sitio pueden ser notables (F. Mora, comunicación personal), además de que la base mundial no siempre contiene a todas las especies de interés. De hecho, la mayoría de las especies del presente estudio no están incluidas en la base mundial (<http://datadryad.org/handle/10255/dryad.235>) y el haber obtenido nuestros propios valores de DEM, disminuye una fuente de error y la incertidumbre asociada a las estimaciones de Bs.

En México, a excepción del presente trabajo, no existen modelos alométricos logarítmicos multiespecíficos generados para BTC secundarios, pero si para el bosque primario. El enfoque utilizado para la construcción de modelos en otros estudios difiere del utilizado en este trabajo, pudiendo ser un factor que explique las diferencias encontradas entre trabajos. Por ejemplo, El modelo logarítmico simple desarrollado por Gómez (2008) incluyó a 72 individuos pertenecientes a cinco especies de BTC primario y a una especie de bosque de encino. El rango de diámetros cosechados por Gómez (2008) fue de 3.5 a 32.9 cm y el ajuste del modelo fue de 0.711; 20% menor que el modelo logarítmico M4S desarrollado en el presente trabajo. Otro estudio es el realizado por Martínez-Yrizar *et al.* (1992) en un sitio de 1,000 m² de BTC de la región de Chamela, que presenta tres modelos logarítmicos (uno simple y dos múltiples); M1, M2 y M3 —Cuadro 4.2. Estos modelos tienen la misma forma matemática que los multiespecíficos logarítmicos desarrollados en este estudio, pero el modelo M1 presentó una R^2 de 0.94; 2.3% mayor que el mismo modelo desarrollado en este estudio (modelo M4S —Cuadro

8). Sin embargo, los modelos múltiples M2 y M3 presentaron un ajuste menor que los modelos locales M5M y M6M con valores de 2.3 y 1.7%, respectivamente.

En la mayoría de los estudios publicados sobre la estimación de biomasa aérea de los bosques tropicales no se incluyen diámetros pequeños menores a 3 cm, porque este límite se considera una medida estándar y se asume que los tallos muy delgados no contribuyen de manera significativa a la biomasa total del bosque (Brown *et al.*, 1989; Martínez-Yrizar *et al.*, 1992; Ketterings *et al.*, 2001; Cairns *et al.*, 2003; Chave *et al.*, 2005; Návar, 2009a; Chaturvedi y Raghubanshi, 2013). Sin embargo, en los bosques secundarios del presente estudio se puso a prueba esta idea y el diámetro mínimo cosechado fue de 1 cm. Encontramos que de acuerdo con el censo MABOTRO 2010, los tallos con $DAP \leq 2.5$ cm contribuyen aproximadamente con un 30% de la biomasa total de estos bosques secundarios (Cuadro 9). Por lo tanto, la inclusión de estos tallos y el enfoque paisajístico que se siguió para la selección de las especies hace que los modelos desarrollados localmente sean más robustos, ya que la característica principal de estos bosques es la dominancia de tallos pequeños (Chaturvedi y Raghubanshi, 2013). En cuanto al uso del enfoque paisajístico, existe solo el estudio de van Breugel *et al.* (2011), quienes sugieren que con este enfoque se seleccionó una muestra representativa del BTC secundario y las ecuaciones derivadas se pueden aplicar con mayor confianza incluso a escala regional.

7.3 Estimación de biomasa con modelos generados en otros estudios (modelos externos)

La aplicación de modelos externos o de otros sitios a los datos de los individuos de este estudio en general subestima o sobrestima la Bs total de los árboles (Cuadro 8) y los factores de corrección cambian muy poco los valores. Se observó que cuatro de los modelos externos presentaron $ER < 10\%$, siendo tres de ellos potenciales (C11, N5 y C9) y uno logarítmico (B8) (Cuadro 8). En cuanto a los modelos M1, M2 y M3 generados por

Martínez-Yrizar *et al.* (1992) para un sitio de BTC primario de Chamela, Jalisco, subestimaron la Bs observada en los árboles cosechados en este estudio (Cuadro 8). Posiblemente esta subestimación se deba a que en estos últimos modelos no se incluyeron diámetros < 3 cm además de que se utilizó el área basal de los individuos como variable predictora de la Bs.

El modelo multiespecífico que estimó la Bs más aproximada a la Bs observada fue el C11, desarrollado por Chave *et al.* (2014) con base en las variables Bs en función de una variable compuesta que incluye tres variables dasométricas ($DEM \times DAP^2 \times A$). Este modelo presentó un error relativo (ER) de -1.2%, mucho menor que los errores asociados con la aplicación de los otros modelos (Cuadro 8). Esta subestimación marginal sugiere que el modelo de Chave *et al.* (2014), que es un modelo Pantropical, tiene el potencial de utilizarse con un alto margen de certidumbre en la región de estudio. Dicho modelo se generó con base en un gran número de árboles cosechados (4004) de 58 sitios de bosques tropicales distribuidos en todo el mundo. En el trabajo los autores mencionan que el factor de forma (cociente de la biomasa dividida por el $DAP^2 \times A \times DEM$) varió muy poco a través de los tipos de vegetación incluidos en el modelo (bosques tropicales secos, húmedos y secundarios). Los mismos autores señalan que esta convergencia en la alometría de la biomasa a través de biomas y continentes es sorprendente. Esto explica que el ER de este modelo haya sido menor que el ER asociado a otros modelos locales y externos que incluyen el A y el DEM además del DAP (Cuadros 1 y 8).

En general, los modelos logarítmicos presentaron los errores relativos más altos. De estos modelos, los generados por van Breugel *et al.* (2011) tuvieron los valores de ER más bajos (modelos B7 y B8; —Cuadro 8). Estos últimos modelos se generaron con una muestra de 244 individuos pertenecientes a 26 especies, muy similar a la muestra utilizada en este estudio y siguiendo un enfoque paisajístico.

En resumen, el amplio rango en los errores de predicción de los modelos logarítmicos externos (12 a 43%—Cuadro 9) indica que usarlos para estimar la biomasa en el BTC secundario de Chamela se puede incurrir en un error de medición, ya que pueden arrojar valores con un sesgo de hasta 43% respecto al valor real de Bs. En cambio, con la aplicación de los modelos potenciales C11, N5 y C9, el ER de predicción sería de tan sólo -1.2, 1.9 y 5%, respectivamente.

Las comparaciones anteriores sugieren que para estimar la Bs aérea del BTC secundario de la costa de Jalisco a nivel de paisaje, aparte de los modelos alométricos multiespecíficos locales aquí presentados, la primera opción sería usar el modelo Pantropical C11 de Chave *et al.* (2014) o el N5 de Návar *et al.* (2009a), que aunque subestiman y sobreestiman, respectivamente, la Bs observada, presentaron el error relativo más bajo (< 2%) comparado con los otros modelos externos (Cuadro 8). La desventaja del modelo C11 respecto al modelo N5 es que este se generó con base en tres variables dasométricas predictoras de la Bs (que no siempre se miden en todos los trabajos de alometría), mientras que el segundo sólo incluye el DAP, que es una variable de fácil medición y, la diferencia en los ER entre los dos modelos es < 1%. La ventaja de estos dos modelos es que no se tiene que hacer ninguna retransformación a los valores estimados de la biomasa.

7.4 Estimación de biomasa aérea del BTC secundario aplicando los modelos locales y externos

La Bs estimada en las parcelas MABOTRO aplicando los modelos logarítmicos locales y externos para tallos < 2.5 cm siempre fue menor a la Bs estimada con los modelos potenciales. Claramente se observó que el modelo B11 sobrestimó en más de 1000% la Bs de tallos en esta categoría diamétrica respecto a la estimada por el modelo local M1S

(Cuadro 9). Probablemente esta sobrestimación se deba a que en este modelo B11 la muestra de árboles utilizada para su construcción fue muy pequeña (32 individuos) comparada con la muestra cosechada en este estudio (304 tallos) y los diámetros incluidos en el modelo van de 5 a 40 cm, lo que indica que éste se generó para estimar biomasa de árboles grandes y que, si se quiere estimar biomasa en bosques secundarios donde dominan tallos < 5 cm se incurriría en un error de subestimación. La Bs estimada por los modelos potenciales locales (M1S, MIX y GDEM) fue aproximadamente 60% más alta que la estimada con los modelos logarítmicos locales (M4S y M5M —Cuadro 9). Observando la Bs estimada por los modelos M4S y M5M, se puede notar que existe un efecto de utilizar modelos logarítmicos, ya que los modelos externos presentaron valores de Bs muy parecida a la de los modelos locales.

Por otro lado, cuando se estima la Bs en tallos con $DAP \geq 2.5$ cm el rango entre las medias de Bs estimadas con los modelos logarítmicos es aún más grande respecto a las medias estimadas con los mismos para la otra categoría diamétrica pequeña (Cuadro 9). En esta categoría diamétrica y en contraste con las comparaciones anteriores, el rango de medias entre los modelos potenciales fue mucho menor que las calculadas para los tallos pequeños (< 2.5 cm). Los modelos potenciales, tanto locales (M1S, MIX y GDEM) como externos (N5 y B11) presentaron medias consistentemente más grandes que en la categoría diamétrica pequeña, siendo muy parecidas entre los modelos MIX y GDEM (Cuadro 9). Es importante resaltar que, de los modelos externos aplicados, el N5 fue el que estimó la Bs más cercana respecto a los últimos modelos mencionados. De hecho este último modelo fue el que estimó la Bs más aproximada a la Bs observada de los árboles cosechados en este estudio (Cuadro 8),

En cuanto a las estimaciones de Bs aplicando los modelos logarítmicos en esta categoría diamétrica (≥ 2.5 cm —Cuadro 9) se observó que siempre los valores estimados son

menores que los estimados por los modelos potenciales. En cuanto al modelo externo N5, las estimaciones lo confirman como una alternativa a utilizar en estimaciones de Bs del BTC secundario de la región ya que presenta valores muy similares a los modelos potenciales locales (MIX y GDEM). Los modelos que presentaron las medias más bajas fueron los modelos M2 y C10, subestimando hasta con el 50% la Bs del bosque secundario respecto a todos los modelos locales en tallos ≥ 2.5 cm (Cuadro 10).

Si comparamos la Bs estimada con los modelos externos respecto a la estimada con los modelos locales MIX y GDEM, todos los modelos externos subestiman hasta un 70% en las dos categorías diamétricas (Figura 8). El ER disminuye ligeramente en la mayoría de los modelos cuando se aplican a tallos ≥ 2.5 cm, siendo mucho más bajo en el modelo N5 generado por Návar (2009a). La subestimación se podría deber a que los modelos externos en su mayoría no están generados para tallos con diámetros < 3 cm, lo que permite un error al hacer estimaciones de biomasa en esta categoría diamétrica el bosque secundario de la región. Sin embargo, el modelo N5 que está generado con diámetros > 5 cm presentó el error más pequeño en tallos ≥ 2.5 cm (Figura 8). Este tamaño de error podría ser explicado porque esta categoría de tallos se acerca a los tamaños con los que fue generado el modelo; pero también, a que el modelo tiene la misma forma potencial que los modelos MIX y GDEM, además de que fue generado para bosques tropicales caducifolios primarios.

En cuanto al modelo local M6M seleccionado en este estudio como la mejor opción para estimar la Bs aérea, no se aplicó al censo MABOTRO 2010 debido a que en el censo no se incluye la variable A de los tallos y se registró únicamente la A máxima de cada individuo (Cuadro 9). Por otro lado, los factores de corrección aplicados a los modelos logarítmicos aumentaron la biomasa en tan sólo 2 y 4 kg en tallos con diámetros < 2.5 cm, mientras que en los tallos con DAP ≥ 2.5 cm la Bs estimada promedio aumentó de 0

a 25 kg aproximadamente (Cuadro 9). El factor de corrección (CF) aplicado a los modelos locales (M4S y M5S) prácticamente no cambió los valores. Esto se puede deber a que el sesgo sistemático introducido al hacer retransformaciones de unidades \log_{10} a unidades aritméticas es muy bajo y no es necesario utilizarlos, o bien, a que los CF utilizados no son los correctos y se tendrían que probar otros. La misma tendencia se observó para los modelos externos M1 y M2.

8 Recomendaciones y conclusión

Con el fin de generar un método preciso para la estimación de Bs aérea en BTC secundarios de la región de Chamela, Jalisco, México, a escala de paisaje, se generaron distintos modelos alométricos por especie y multiespecíficos.

Con base en los resultados obtenidos se recomienda que para hacer estimaciones de Bs aérea a nivel paisaje del BTC secundario de la región de Chamela, donde dominen una, dos, o más especies de las seleccionadas en este estudio, se debe utilizar el modelo simple potencial de la especie, y para las especies que no cuentan con modelos alométricos, se debe aplicar el modelo potencial multiespecífico M1S.

Si la estimación de Biomasa se quiere hacer a nivel paisaje y se conoce el DEM de las especies, se recomienda aplicar los modelos potenciales GB, GM y GA ya que los ajustes presentados por estos modelos son mayores que los del modelo M1S. Todos estos modelos potenciales se desarrollaron con base en una sola variable predictora (DAP) que es de fácil medición que explica más del 90% de la varianza de la Bs de las especies y más del 80% en los modelos multiespecíficos de estos bosques secundarios. Además, con el uso del modelo potencial no es necesario hacer ninguna retransformación a los datos de Bs, con la que se puede incurrir en un sesgo en las estimaciones de biomasa.

Otra alternativa para estimar Bs de estos bosques es la aplicación del modelo logarítmico M6M, aunque tiene la limitante que requiere la altura de los tallos además de la variable DAP y DEM, como variable predictora. Este modelo presentó el ajuste (R^2) más alto, el MSE y AIC más bajos, respecto a todos los modelos aquí desarrollados, pero presenta también el inconveniente de que es necesario aplicar una retransformación a los datos de biomasa aérea estimada.

Todos los modelos generados en este estudio, se construyeron siguiendo un enfoque paisajístico, para capturar la variabilidad espacial del BTC secundario y se consideran adecuados, en particular los potenciales multiespecíficos simples y el M6M, para ser usados en estimaciones de Bs del BTC secundario de la región de Chamela. Es importante resaltar que las especies incluidas en la muestra, representan la variabilidad espacial en la estructura y por lo tanto, la Bs aérea de este tipo de bosque.

En México, y en particular en la región de la costa de Jalisco, no existen estimaciones precisas de biomasa para bosques tropicales caducifolios secundarios (0-30 años). En este sentido, la contribución del presente trabajo fue generar los modelos alométricos adecuados para hacer estas estimaciones. Por lo tanto, se recomienda ampliamente el uso de los modelos desarrollados localmente en lugar de usar ecuaciones o modelos generados en otros estudios, ya que los modelos locales siempre proporcionarán estimaciones mucho más precisas que las estimaciones con cualquier modelo externo.

Un aspecto importante y que no se ha realizado en los trabajos sobre la generación de modelos alométricos, es la validación de los modelos en campo, es decir, realizar la cosecha de una muestra independiente de tallos o de parcelas y comparar los valores de biomasa observados con los estimados aplicando los modelos alométricos desarrollados por cada estudio. La aplicación de los modelos aquí desarrollados a una muestra

independiente de árboles, permitirá reafirmar que los modelos generados son los indicados para hacer estimaciones confiables de biomasa en este tipo de bosque.

9 Literatura citada

- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, y M. Muñiz. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica*. 45: 262-271.
- Ajani, J. I., H. Keith, M. Blakers, B. G. Mackey, y H. P. King. 2013. Comprehensive carbon stock and flow accounting: A national framework to support climate change mitigation policy. *Ecological Economics*. 89: 61-72.
- Álvarez-Yépiz, J. C., A. Martínez-Yrizar, A. Búrquez, y C. Lindquist. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern México. *Forest Ecology and Management*. 256: 355-366.
- Alexander, S. E., S. H. Schneider, y K. Lagerquist. 1997. The interaction of climate and life. En: Daily, S. G. (Ed.). *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*, Washington, DC: Island Press, pp. 71-92.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe, y A. Islas. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican Tropical Dry Forests. *Journal of Vegetation Science*. 13: 145-158
- Becerra, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 10: 10919-10923.
- Bezaury, J. B. 2010. Las selvas secas del Pacífico Mexicano en el contexto mundial. En: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, y R. Dirzo (Eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del*

Pacífico de México, pp 13-17. Fondo de Cultura Económica, CONABIO. Impreso en México, Pp. 21-41.

Bonino, E. E. 2006. Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *Forest Ecology and Management*. 223: 183-189.

Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: A primer. FAO Forestry paper 134. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy.

Brown, S., y A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*. 6: 1-32.

Brown, S., J. R. A. Gillespie, y E. A. Lugo. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science*. 35: 881-902.

Bullock, S. H., y A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 22: 22-35.

Búrquez, A., y A. Martínez-Yrizar. 2010. Límites geográficos entre selvas secas y matorrales espinosos y xerófilos: ¿qué conservar? En: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, y R. Dirzo (Eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, CONABIO. Impreso en México, pp. 53-63.

Búrquez, A., y A. Martínez-Yrizar. 2011. Accuracy and bias on the estimation of aboveground biomass in the wood vegetation of Sonoran Desert. *Botany*. 89: 625-633.

- Caballero, D. F. 2011. Selección de modelos mediante criterios de información en análisis factorial. Aspectos teóricos y computacionales. Tesis doctoral. Universidad de Granada. Granada, España.
- Cairns, M. A., I. Olmsted, J. Granados, y J. Argaez. 2003. Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on México's Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management*. 186: 125-132.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*. 64: 887-896.
- Castillo, A., A. Magaña, A. Pujadas, L. Martínez, y C. Godínez. 2005. Understanding the interaction of rural people with ecosystems: a case study in Tropical Dry Forests of México. *Ecosystems*. 8: 630-643.
- Chambers, J., N. Higuchi, y J. P. Schimel. 1998. Ancient trees in Amazonia, *Nature*. 391: 135-136.
- Chaturvedi, R. K., y A. S. Raghubanshi. 2013. Aboveground biomass estimation of small diameter woody species of tropical dry forest. *New Forests*. 44: 509-519.
- Chaturvedi, R. K., A. S. Raghubanshi, J. S. Singh. 2011. Carbon density and accumulation in woody species of tropical dry forests in India. *Forest Ecology and Management*. 262: 1576-1588.
- Chave, J. 2006a. Measuring wood density for tropical forests trees: a field manual. Sixth Framework Programme of the European Research Area and to Innovation (2002-2006).

- Chave, J., R. Condit, S. Aguilar, A. Hernandez, S. Lao, y R. Perez. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*. 359: 409-420.
- Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, D. Eamus, H. Folster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J. P. Lescure, B. W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riéra, y T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*. 145: 87-99.
- Chave, J., H. C. Muller-Landau, T. R. Baker, T. A. Easdale, H. ter Steege, y C. O. Webb. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*. Ecological Society of America. 16:2356-2367.
- Chave, J., M. Réjou-Méchain, A. Búrquez, E. Chidumayo, M. S. Colgan, W. C. Delitti, A. Duque, T. Eid, P. M. Fearnside, R. C. Goodman, M. Henry, A. Martínez-Yrizar, et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. Doi: 10.1111/gcb.12629.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362: 273-289.
- Chazdon, L. R., C. A. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. E. Stoner, J. E. Schondube, L. A. Cabadilla, y M. F. Hidalgo. 2011. Seasonally dry tropical forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. En: Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney, y G. Ceballos. *Seasonally dry tropical forests, ecology and conservation*. Island Press. United States of America, pp. 195-219.

- Cifuentes, M. J. 2008. Aboveground biomass and ecosystems carbon pools in tropical secondary forests growing in six life zones of Costa Rica. Tesis doctoral. Oregon State University, Oregon, E. U.
- Daily, S. G. 1997. Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems. Washington, DC: Island Press, pp. 392.
- Dirzo, R., y G. Ceballos. 2010. Las selvas secas de México: un reservorio de biodiversidad y laboratorio viviente. En: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, y R. Dirzo (Eds.). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, CONABIO. Impreso en México, pp. 13-17.
- Eamus, D., K. McGuinness, y W. Burrows. 2000. Review of allometric relationships for estimating woody biomass for Queensland, the Northern Territory and Western Australia. National Carbon Accounting System (NCAS) Technical Report No. 5A, Australian Greenhouse Office, Canberra, Australia.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment main report: FAO forestry paper #163. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- García, O. F., A. Camou, y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano. Pages 3-10 *En* F. A. Noguera, J. H. Vega, A.N. García-Aldrete, y M. Quesada, editores. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Gibbs, H.K., S. Brown, L. O. Niles, y J. A. Foley. 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. Environmental Research Letters. 2: 045023.

- Gómez, J. D. D. 2008. Determinación de los almacenes de carbono en los compartimentos aéreo y subterráneo de dos tipos de vegetación en la reserva de la biosfera "Sierra de Huautla", Morelos, México. Tesis doctoral. Posgrado en edafología, Colegio de posgraduados. Texcoco, Edo. De México. México.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis, y K. A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*. 126: 457-461.
- Harvey, C. A., O. Komar, R. Chazdon, B. G. Ferguson, B. Finegan, D. M. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. van Breugel, y M. Wishnie. 2008. *Conservation Biology*. 22: 8-15.
- Houghton, R. A., J. L. Hackles, y K. T. Lawrence. 1999. The U.S. carbon budget: contribution from land use change. *Science*. 285: 574-578.
- Huxley, J. S. 1932. *Problems of relative growth*. Methuen & CO. LTD, London, RU.
- Ilic, J., D. Boland, M. McDonald, G. Downer, y P. Blakemore. 2000. Wood density phase 1- state of knowledge. National Carbon Accounting System- Technical Report no. 18, Australian Greenhouse Office.
- Jaramillo, V. J., J. B. Kauffman, L. Y. Rentería-Rodríguez, D. I. Cummings, y L. J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*. 6: 609-629.
- Kauffman, J. B., R. F. Hughes, y C. Heider. 2009. Carbon pool and biomass dynamics associated with deforestation, land use, and agricultural abandonment in the neotropics. *Ecological Applications*. 19: 1211-1222.

- Kenzo, T., T. Ichie, D. Hattori, T. Itioka, C. Handa, T. Ohkubo, J. Jenda-Kendawang, M. Nakamura, M. Sakaguchi, N. Takahashi, M. Okamoto, A. Tanaka-Oda, K. Sakurai, y I. Ninomiya. 2009. Development of allometric relationships for accurate estimation of above- and below-ground biomass in tropical secondary forests in Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*. 25: 371-386.
- Ketterings-M, Q., R. Coe, M. van Noordwijk, Y. Ambagau, y C. A. Palm. 2001. Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management*. 146: 199-209.
- Kuyah, S., J. Dietz, C. Muthuri, R. Jamnadass, P. Mwangi, R. Coe, y H. Neufeldt. 2012. Allometric equations for estimating biomass in agricultural landscapes: I. Aboveground biomass. *Agriculture, Ecosystems and Environments*. 158: 216-224.
- Laurance, W. F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*. 91: 109-117.
- Lima, A. G. N., G. H. P. de Mello Ribeiro, T. Kajimoto, J. dos Santos, R. P. da Silva, C. A. Sampaio de Souza, P. C. de Barros, H. Noguchi, M. Ishizuka, y N. Higuchi. 2012. Allometric models for estimating above- and below-ground biomass in Amazonian forests at Sao Gabriel da Cachoeira in the upper Rio Negro, Brazil. *Forest Ecology and Management*. 277: 163-172.
- Litton, C. M., y J. B. Kauffman. 2008. Allometric models for predicting above-ground biomass in two widespread woody plants in Hawaii. *Biotropica*. 40: 313-320.
- Lott, E. J. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. En F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García-Aldrete, y M. Quesada, editores. *Historia Natural de*

Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F, pp. 99-136.

Maass, J. M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez, y J. Sarukhán. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela Jalisco. En: Lott, E. J. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. En F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. Garcia-Aldrete, y M. Quesada, editores. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F, pp. 525-542.

Maass, M., A. Búrquez, I. Trejo, D. Valenzuela, M. A. González, M. Rodríguez, y H. Arias. Amenazas. 2010. En: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, y R. Dirzo (Eds.). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, CONABIO. Impreso en México, pp. 321-349.

Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, M. Maass, A. Solís-Magallanes, y L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology*. 8: 87-96.

Martínez-Ramos, M., y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80: 69-84.

Martínez-Ramos, M., L. Barraza, P. Balvanera, et al. 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investigación ambiental*. 4: 111-129.

- Mascaro, J., C. M. Litton, R. F. Hughes, A. Uowolo, y S. A. Schnitzer. 2011. Minimizing bias in biomass allometry: Model selection and log-transformation of data. *Biotropica*. 43: 649-653.
- Masera, R. O., M. J. Ordóñez, y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change*. 35: 265-295.
- Maza-Villalobos, S., C. Lemus-Herrera, y M. Martínez-Ramos. 2011. Successional trends in soil seed Banks of abandoned pastures of a neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology*. 27: 35-49.
- Meinzer, F. C. 2003. Functional convergence in plant response to the environment. *Oecologia*. 134: 1-11.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapo, y J. E. Gordon. 2006. A global overview of conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*. 33: 491-505.
- MAE. 2003. Ecosistemas y bienestar humano: marco para la evaluación. Resumen. Informe del Grupo de Trabajo Sobre Marco Conceptual de la Evaluación de Ecosistemas del Milenio. Washington, DC. World resources institute. <http://www.millenniumassessment.org/documents/document.3.aspx.pdf>.
- Muller-Landau, H. C. 2004. Interspecific and intersite variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*. 36: 20-32.
- Muturi, G. M., J. G. Kariuki, L. Porter, y G. M. J. Mohren. 2011. Allometric equations for estimating biomass in naturally established *Prosopis* stands in Kenya. *Journal of Horticulture and Forestry*. 4: 69-77.

- Návar, J., J. Nájera, y E. Jurado. 2002. Biomass estimation equations in the Tamaulipan thornscrub of north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*. 52: 167-179.
- Návar, J. 2009a. Allometric equations for tree species and carbon stocks for forests of northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*. 257: 427-434.
- Návar-Chaidez, J., F. J. Rodríguez-Flores, y P. A. Domínguez-Calleros. 2013. Ecuaciones alométricas para árboles tropicales: aplicación al inventario forestal de Sinaloa, México. *Agronomía Mesoamericana*. 24: 347-356.
- Nelson, W. B. 1999. Allometric regressions for improve estimate of secondary forest biomass in the central Amazon. *Forest Ecology and Management*. 117: 149-167.
- Nogueira, E. M., B. W. Nelson, y P. M. Fearnside. 2005. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brasil. *Forest Ecology and Management*. 208: 261-286.
- Northup, B.K., S. F. Zitzer, S. Archer, C. R. McMurtry, y T. W. Boutton. 2005. Above-ground biomass and carbon and nitrogen content of woody species in a subtropical thornscrub parkland. *Journal of Arid Environments*. 62: 23-43.
- Olson, D., E. Dinerstein, R. Abell, T. Allnutt, C. Carpenter, L. McCleanachan, J. D'Amico, P. Hurley, K. Kassem, H. Strand, y M. Thieme. 2000. The Global 200: A Representation Approach to Conserving the Earth's Distinctive Ecoregions. Conservation Science Program, World Wildlife Found. En *Conservation Biology*. 12: 502-5015.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, y W. W. Wettengel. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *BioScience*. 51: 933-938.

- Ortíz, A. T. 2001. Estructura arbórea en sitios perturbados y caracterizados por la presencia de *Mimosa arenosa* (Wild.) Poir. Var *leiocarpa* (D.C.) Barneby, en el bosque tropical seco de la costa de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de ciencias UNAM. D. F., México.
- Parolin, P. 2002. Radial gradients in wood specific gravity in trees of central Amazon floodplains. *IAWA Journal*. 23: 449-457.
- Parresol, B. R. 1999. Assessing tree and stand biomass. A review with examples and critical comparisons. *Forest Science*. 45: 573-593.
- Piao, S.L., J. Y. Fang, P. Ciais, P. Peylin, Y. Huang, S. Sitch, y T. Wang. 2009. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*. 458: 1009-1013.
- Picard, N., L. Saint-André, y M. Henry. 2012. Manual de construcción de ecuaciones alométricas para estimar el volumen y la biomasa de los árboles. De trabajo de campo a la predicción. Las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura y Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Development.
- Pineda, G. F., H. Paz, y F. C. Meinzer. 2012. Drought resistance in early and late successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant Cell Environment*. 36: 405-418.
- Portillo-Quintero, C. A., y G. A. Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*. 143: 144-155.
- Read, L., y D. Lawrence. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of Yucatan. 13: 85-97.

- Romero-Duque, L.P., V. J. Jaramillo, y L. A. Pérez-Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico. *Forest Ecology and Management*. 253: 38-47.
- Rowe, N., y T. Speck. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist*. 166: 61-72.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, pp. 200-214.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, P. Cuevas-Reyes, A. Castillo, y G. S. Montoya. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. 258: 907-912.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Kalacska, M. Quesada, J. C. Calvo-Alvarado, J. M. Nassar, y J. P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology*. 19: 285-286.
- Sampaio, E., P. Gasson, A. Baracat, D. Cutler, F. Pareyn, y L. K. Costa. 2010. Tree biomass estimation in regenerating areas of tropical dry vegetation in Northeast Brasil. *Forest Ecology and Management*. 259: 1135-1140.
- Santiago, L. S., K. Kitajima, S. J. Wright, y S. S. Mulkey. 2004. Coordinated changes in photosynthesis, water relations and a leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forests. *Oecologia*. 139: 495-502.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán, y Alfredo Pérez. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry Forest. *Plant Ecology*. 169: 259-271.

- Sierra, A. C., J. I. del Valle, S. A. Orrego, F. H. Moreno, M. E. Harmon, M. Zapata, G. J. Colorado, M. A. Herrera, W. Lara, D. E. Rastrojo, L. M. Berrouet, L. M. Loaiza, y J. F. Benjumea. 2007. Total carbon stocks in a tropical forests landscape of the Porce region, Colombia. *Forest Ecology of Management*. 253: 299-309.
- Smith, R. J. 1993. Logarithmic transformation bias in allometry. *American Journal of Physical Anthropology*. 90: 215-228.
- Sprugel, D. G. 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecological Society of America*. 64: 209-210.
- Suzuki, E. 1999. Diversity in specific gravity and water content on wood among Bornean tropical rainforest trees. *Ecological Research*. 14: 211-224.
- Swenson, N. G., y B. J. Enquist. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*. 94: 451-459.
- Ter Steege, H., y D. S. Hammond. 2001. Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology*. 82: 3197-3212.
- Trejo, I., y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*. 94: 133-142.
- Tyree, M. T., y J. S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 40: 19-38.
- Turner, I. M., y R. T. Corlett. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forests. *Trends in Ecology & Evolution*. 11: 330-333.

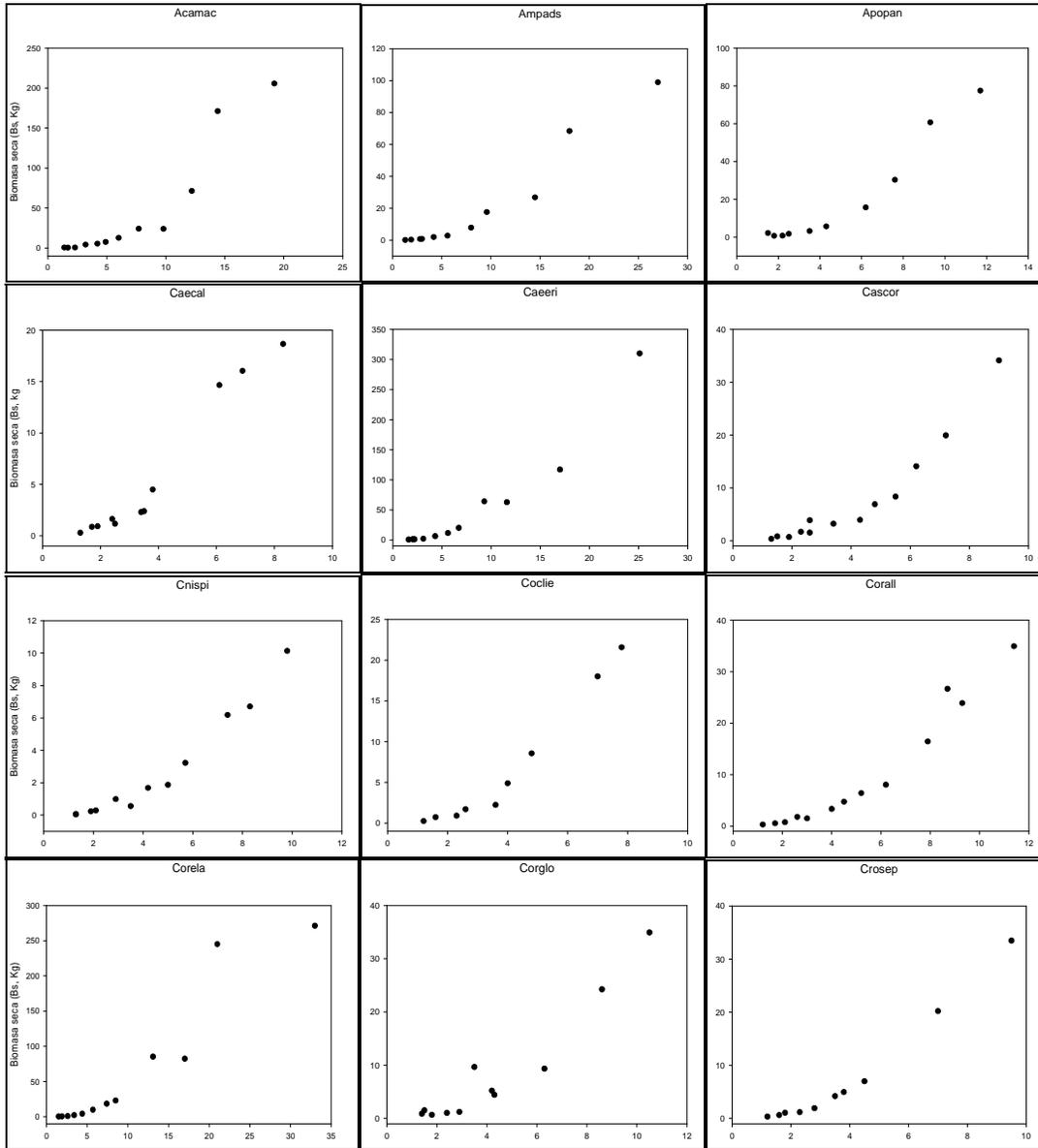
- Uhl, C., y C. F. Jordan. 1987. Succession and nutrient dynamics following forests cutting and burning in Amazonia. *Ecology*. 65: 1476-1490.
- van Breugel, M., J. Ransijn, D. Craven, F. Bongers, y J. S. Hall. 2011. Estimation carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainties associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*. 262: 1648-1657.
- Vargas, R., M. F. Allen, y E. B. Allen. 2008. Biomass and carbon accumulation in a fire chronosequence of a seasonally dry tropical forests. *Global Change Biology*. 14: 109-124.
- Vieira, D. L. M., y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*. 14: 11-20
- Wiemann, M. C., y G. B. Williamson. 1988. Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood Fiber Science*. 20: 344-349.
- Williamson, G. B., y M. C. Wiemann. 2010. Measuring wood specific gravity correctly. *American Journal of Botany*. 97: 519-524.
- Wright, S. J., H. C. Muller-Landau, R. Condit, y S. P. Hubbel. 2003. Shade tolerance, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*. 84: 3174-3185.
- Woodcock, D. W. 2000. Wood specific gravity of trees and forest types in the southern Peruvian Amazon. *Acta Amazonica*. 30: 589-599.

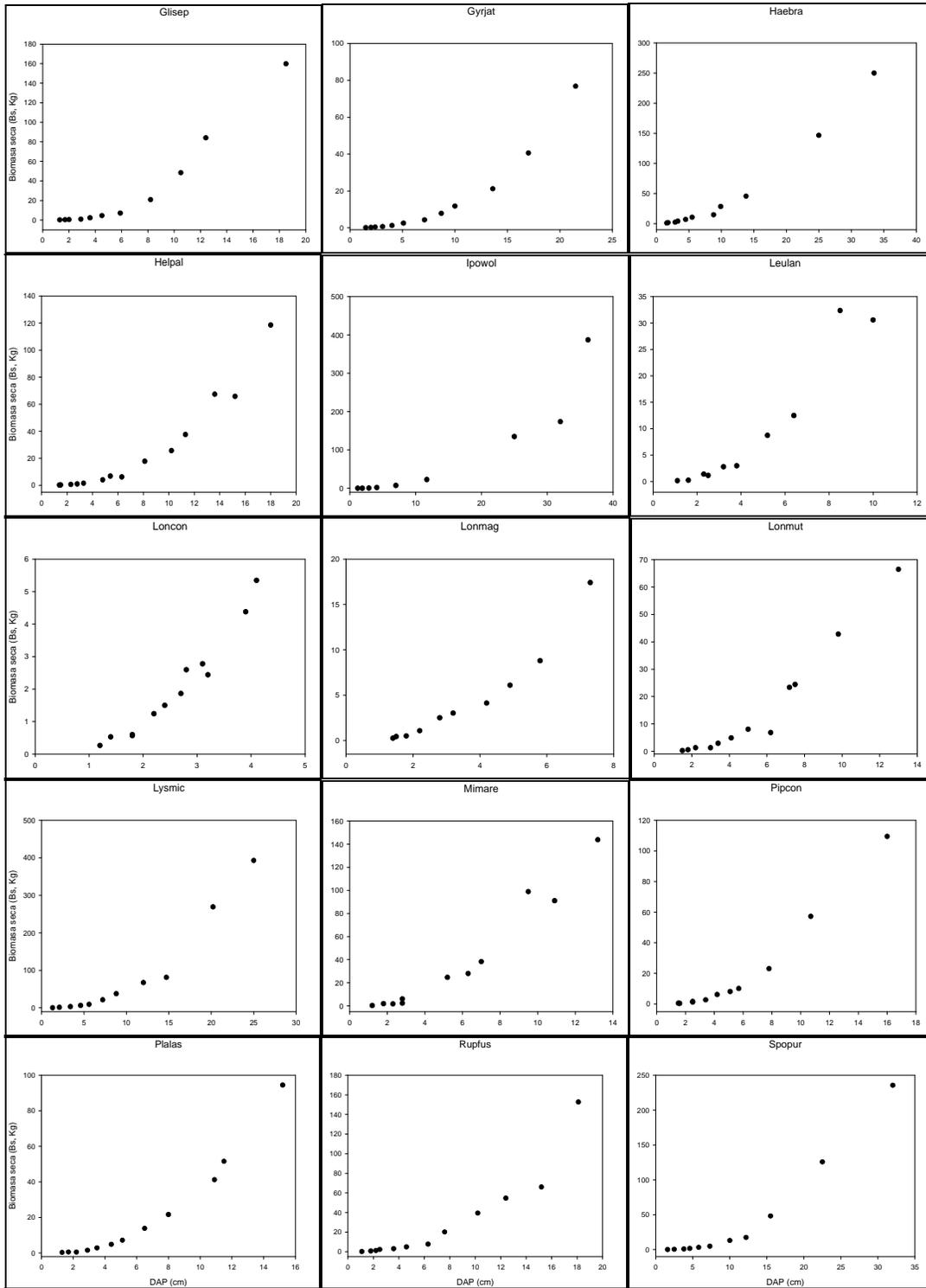
Apéndices

Apéndice 1. Características taxonómicas (Familia, nombre científico) de las 27 especies seleccionadas para la generación de modelos alométricos. Num sp el numero indica la posición de cada especie por su valor promedio de DEM (g/cm^3) mostrada en la Figura 4. Las letras b, m y a indican las tres categorías en las que se agruparon las especies, DEM baja (0-0.49), media (0.5-0.69) y alta (> 0.7), respectivamente.

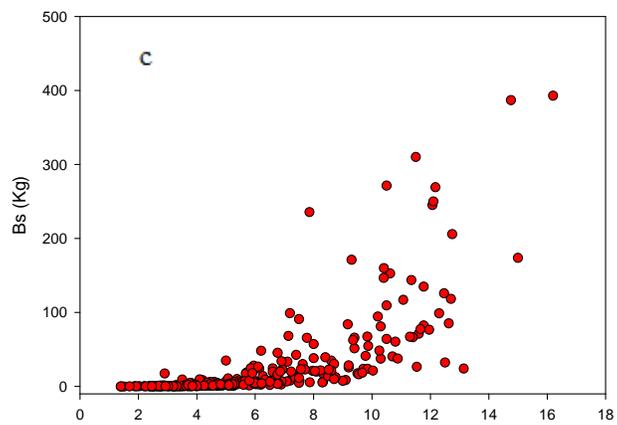
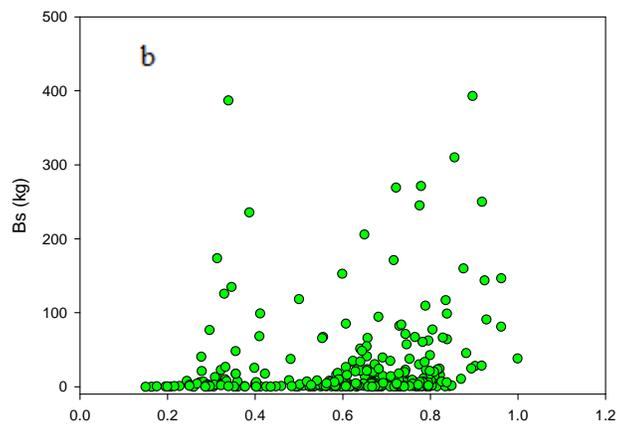
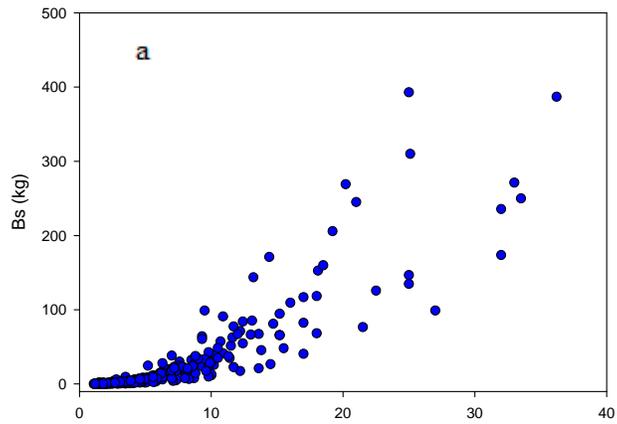
Familia	Nombre de la especie	Num. sp
Fabaceae	<i>Acacia macracantha</i> Humb. & Bonpl. Ex Willd	16-m
Anacardiaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	4-b
Fabaceae	<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl.	18-a
Fabaceae	<i>Caesalpinia caladenia</i> Standl.	19-a
Fabaceae	<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	25-a
Flacourtiaceae	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	15-m
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus spinosus</i> Lundell	1-b
Polygonaceae	<i>Coccoloba liebmanii</i> Lindau	10-m
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	9-m
Boraginaceae	<i>Cordia elaeagnoides</i> DC.	11-m
Boraginaceae	<i>Cordia globulifera</i> I. M. Johnston.	14-m
Euphorbiaceae	<i>Croton septemnerivus</i> McVaugh	24-a
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp	7-m
Hernandiaceae	<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> Domin	2-b
Fabaceae	<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	26-a
Tiliaceae	<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	6-b
Covulvulaceae	<i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose	5-b
Fabaceae	<i>Leucaena lanceolata</i> S. Watson	8-m
Fabaceae	<i>Lonchocarpus constrictus</i> Pittier	21-a
Fabaceae	<i>Lonchocarpus magallanesii</i> (M. Sousa)	20-a
Fabaceae	<i>Lonchocarpus mutans</i> M. Sousa	22-a
Fabaceae	<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.	23-a
Fabaceae	<i>Mimosa arenosa</i> (Wild.) Poir.	27-a
Fabaceae	<i>Piptadenia constricta</i> (Micheli & Rose ex Micheli) J. F.	17-a
Fabaceae	<i>Platymiscium lasiocarpum</i> Sandwith	13-m
Polygonaceae	<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	12-m
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i> L.	3-b

Apéndice 2. Gráficas de dispersión de la biomasa seca (Bs, kg) de los individuos cosechados de cada una de las 27 especies en función del diámetro a la altura del pecho (DAP, cm). El patrón de dispersión define la tendencia alométrica no-lineal (potencial) entre las variables relacionadas.





Apéndice 3. Gráficas de dispersión de la biomasa seca (Bs, kg) de los individuos cosechados en función de cada una de las variables independientes. a) Bs vs DAP (cm), b) Bs vs DEM (g/cm³) y c) Bs vs A (m).



Apéndice 4. Modelo alométrico logarítmico simple generado para las 27 especies. α y β son los parámetros de regresión. R^2 = coeficiente de determinación y MSE = error cuadrático medio. Para ver nombre de las especies ir a Apéndice 1.

Especie	α	β	R^2	MSE
<i>Acacia macracantha</i>	-0.785	2.427	0.972	0.026
<i>Amphipterygium adstringens</i>	-1.157	2.281	0.992	0.008
<i>Apoplansia paniculata</i>	-0.601	2.301	0.909	0.058
<i>Caesalpinia caladenia</i>	-0.714	2.238	0.971	0.011
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	-0.674	2.313	0.987	0.012
<i>Casearia corymbosa</i>	-0.622	2.190	0.954	0.018
<i>Cnidoscolus spinosus</i>	-1.426	2.513	0.970	0.020
<i>Coccoloba liebmanii</i>	-0.779	2.371	0.975	0.013
<i>Cordia alliodora</i>	-0.758	2.193	0.990	0.005
<i>Cordia elaeagnoides</i>	-0.932	2.402	0.983	0.020
<i>Cordia globulifera</i>	-0.450	1.883	0.856	0.058
<i>Croton septemnerivus</i>	-0.640	2.252	0.991	0.004
<i>Gliricidia sepium</i>	-1.163	2.719	0.993	0.008
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i>	-1.291	2.345	0.998	0.001
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	-0.331	1.764	0.989	0.008
<i>Heliocarpus pallidus</i>	-1.043	2.464	0.996	0.004
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	-1.134	2.322	0.996	0.008
<i>Leucaena lanceolata</i>	-0.911	2.512	0.982	0.013
<i>Lonchocarpus constrictus</i>	-0.746	2.378	0.972	0.005
<i>Lonchocarpus magallanesii</i>	-0.838	2.412	0.980	0.008
<i>Lonchocarpus mutans</i>	-0.933	2.546	0.973	0.017
<i>Lysiloma microphyllum</i>	-0.724	2.361	0.996	0.004
<i>Mimosa arenosa</i>	-0.533	2.486	0.974	0.022
<i>Piptadenia constricta</i>	-0.836	2.454	0.994	0.005
<i>Platymiscium lasiocarpum</i>	-0.853	2.398	0.989	0.008
<i>Ruprechtia fusca</i>	-0.702	2.218	0.987	0.011
<i>Spondias purpurea</i>	-1.339	2.468	0.994	0.007

Nivel de significancia $p < .05$