



**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA**



**ECUACIONES ALOMÉTRICAS PARA ESTIMAR EL CONTENIDO DE CARBONO EN PALMAS  
DE SOTOBOSQUE DEL CORREDOR SAN JUAN-LA SELVA, COSTA RICA**

Proyecto de Tesis para optar por el grado de Licenciatura en Biología con énfasis en  
Ecología de los Bosques Tropicales

Postulante:

**Carolina Álvarez Vergnani**

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

II Semestre, 2015

Este trabajo final de graduación fue aprobado por la Comisión del Programa de Licenciatura de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ecología de Bosques Tropicales.

Miembros del Tribunal Examinador:

---

Dr. Gerardo Ávalos  
Director de Trabajo Final de Graduación

---

Dr. José Edgardo Arévalo Hernández  
Representante del Director de la Escuela de Biología

---

M.Sc. Elmer García  
Miembro del Tribunal

---

M.Sc. Eduardo Chacón  
Miembro del Tribunal

---

Dr. Sergio González Suárez  
Representante del Decano de la Facultad de Ciencias

---

Bach. Carolina Álvarez Vergnani  
Postulante

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, 21 de agosto del 2015

## **Agradecimientos**

Agradezco primeramente a mi profesor y amigo Gerardo Ávalos por su gran apoyo, educación e instrucción durante el proceso de tesis. Junto a él, agradezco a Elmer García y a Eduardo Chacón, quienes dedicaron tiempo y esfuerzo para que este fuera un trabajo de calidad.

Gracias además a la Organización de Estudios Tropicales, en especial al programa de becas Donald-Beverly Stone y Henry Leigh, así como a la Estación Biológica La Selva; especialmente a su personal de laboratorio: Danilo Brenes, Bernal Matarrita y Orlando Vargas, quienes siempre estuvieron atentos y permitieron el desarrollo y correcto desempeño del procesamiento de muestras. Gracias a Ricardo Sandí, a Fabian Trejos y a Maycol Oconitrillo por su buena disposición y ayuda en diversas situaciones, así como a Félix Alpizar por su colaboración en el trabajo de campo.

Agradezco de todo corazón a la Reserva Biológica La Tirimbina, a su beca de estadía -gracias a la cual fue posible realizar este proyecto- y a su excelente personal: Bernal Rodríguez, Juan Manuel Ley, Sergio Marín, Jesús Delgado, Kathia Alfaro y a todos los asistentes que tanto me apoyaron en la extracción de muestras (Emmanuel Rojas, Cristian Miranda, Norma Rivera, Nina Villing y su amigo Sthefan).

Agradezco también al Sr. Jorge Hernández, del ACCVC del SINAC por sus consejos y acompañamiento, así como su pronta atención en la tramitología y consejos de campo.

Gracias a Floria Bertsch, coordinadora del área de fertilidad de suelos del Centro de Investigaciones Agrícolas de la Universidad de Costa Rica y a su equipo de analistas, que incluye a Freddy Blanco, Randall Elizondo, Yessenia Rivas, Patricia Gutiérrez, Félix Gómez, Wilberth Rodríguez, Francisco Córdoba, Marianela Blanco, Ólger Salazar, Michael González y Julio Rodríguez. Todos fueron una parte esencial de estos resultados y realzan la calidad de los datos que aquí se presentan.

Gracias también a Milena Cambronero por sus comentarios en la fase de inicio, a Javier Zamora por su ayuda en matemática, y a Ricardo Chang por acompañarme a mi última gira. Muchísimas, pero muchísimas gracias a la excelente bibliotecóloga Natalia Olascoaga, quién pulió las referencias bibliográficas, y quien junto a Pablo Fernández (ambos desde muy lejos pero cerquita de corazón), tomaron horas de su tiempo para darme sus comentarios sobre el formato, presentación y calidad del documento.

Por último, quisiera agradecer a mis amigos y familiares quienes escucharon mis preocupaciones y alegrones. Sin todos ellos, esto además de imposible, no hubiera sido tan productivo y divertido.

*"All models are wrong but some are useful"*

George Box

## Índice de Contenido

Contenido	Página
<b>Lista de Cuadros</b>	<b>vii</b>
<b>Lista de Figuras</b>	<b>ix</b>
<b>Lista de Abreviaturas</b>	<b>xiii</b>
<b>Resumen</b>	<b>xiv</b>
<b>1. Marco Teórico</b>	<b>1</b>
<b>2. Objetivos</b>	<b>5</b>
2.1 Objetivo general:	5
2.2 Objetivos específicos:	5
<b>3. Justificación</b>	<b>6</b>
<b>4. Metodología</b>	<b>8</b>
• Sitio de estudio	8
• Especies de estudio.	8
• Colecta de muestras.	10
• Medición de variables en campo.	10
• Peso seco y densidad.	11
• Contenido de carbono.	11
• Ecuaciones alométricas y análisis estadístico.	12
• Estructuras de covariación entre las variables morfológicas.	13
<b>5. Resultados</b>	<b>14</b>
• Alometría de Carbono	14
• Ecuaciones alométricas para estimar el contenido de carbono	15
- <i>Chamaedorea tepejilote</i>	15
- <i>Asterogyne martiana</i>	17
- <i>Geonoma interrupta</i>	19

• Estructura de palmas de sotobosque y su relación con el Carbono almacenado	21
• Relación de la acumulación de carbono entre módulos	22
<b>6. Discusión</b>	<b>22</b>
• Variables predictoras de carbono e historia de vida	23
• Relación biomecánica entre sostén y desarrollo de la copa	26
• Implicaciones selectivas	29
• Implicaciones en el presupuesto carbónico tropical	31
<b>Conclusiones y Recomendaciones</b>	<b>32</b>
<b>7. Referencias Bibliográficas</b>	<b>34</b>

## Lista de Cuadros

Cuadro	Página
<b>Cuadro 1:</b> Lista de las variables medidas en tres especies de palmas de sotobosque con su respectiva abreviatura, tamaño muestral, y rango. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.	50
<b>Cuadro 2:</b> Densidad (g/mL) promedio de muestra seca y desviación estándar, de tres segmentos de tallo (base del tallo sobre la corona de raíces ( <i>Base</i> ), mitad del tallo ( <i>Mitad</i> ) y extremo distal, por debajo de la hoja más vieja ( <i>Ápice</i> )) en tres especies de palma del sotobosque del bosque lluvioso. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.	51
<b>Cuadro 3:</b> Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el <i>C Total (g)</i> en la palma de sotobosque <i>C. tepejilote</i> en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014. $Y = C Total (g)$ , $M_T$ = total de biomasa seca, $h$ = altura del tallo aéreo (cm), $pst$ = peso seco total (g), $af$ = área foliar (cm <sup>2</sup> ), $dm$ = diámetro a la mitad del tallo (cm), $RMSE$ = error de la raíz cuadrada media, $AIC$ = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos.	52
<b>Cuadro 4:</b> Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el <i>C Total (g)</i> en la palma de sotobosque <i>A. martiana</i> en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014. $Y = C Total (g)$ , $M_T$ = total de biomasa seca, $h$ = altura del tallo aéreo (cm), $pst$ = peso seco total (g), $af$ = área foliar (cm <sup>2</sup> ), $dm$ = diámetro a la mitad del tallo (cm), $RMSE$ = error de la raíz cuadrada media, $AIC$ = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos.	54



**Cuadro 5:** Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el  $C$  total ( $g$ ) en la palma de sotobosque *G. interrupta* en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014.  $Y = C$  Total ( $g$ ),  $M_T$  = total de biomasa seca,  $h$  = altura del tallo aéreo (cm),  $pst$  = peso seco total (g),  $af$  = área foliar (cm<sup>2</sup>),  $dm$  = diámetro a la mitad del tallo (cm),  $RMSE$  = error de la raíz cuadrada media,  $AIC$  = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos. 56

**Cuadro 6:** Resultados de los porcentajes de varianza explicado por cada una de las variables predictoras en el análisis de componentes principales según especie. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014. 58

**Cuadro 7:** Coeficiente de correlación entre el  $C$  ( $g$ ) acumulado en los tres principales órganos de palmas de sotobosque según especie. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014. 59

## Lista de Figuras

Figura	Página
<b>Fig. 1:</b> Relación entre altura ( $h$ ) y carbono acumulado ( $C$ ( $g$ )) en tres palmas de sotobosque: <i>C. tepejilote</i> , <i>A. martiana</i> y <i>G. interrupta</i> según órgano. Fig. 1a: relación logarítmica tanto en el eje $y$ como en el eje $x$ , Fig. 1b, c y d: relación lineal, Fig. 1e y f: sin relación, Fig 1g, h e i: relación logarítmica en el eje $x$ . Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.	60
<b>Fig. 2:</b> Porcentaje de $C$ en: a) hojas, b) tallos y c) raíces de tres especies de palma de sotobosque. Letras mayúsculas sobre las cajas representan el resultado del análisis post hoc Tuckey-Kramer, donde letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el porcentaje de $C$ para el mismo órgano entre especies. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.	61
<b>Fig. 3:</b> Porcentaje de distribución de carbono y desviación estándar para tres especies de palmas de sotobosque, según órgano. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.	62
<b>Fig. 4:</b> Densidad ( $g/mL$ ) de muestra seca de tres segmentos de tallo según especie: a) base de las hojas, por debajo de la hoja más vieja ( <i>ápice</i> ), b) mitad del tallo ( <i>mitad</i> ) y c) base del tallo, por encima de la corona de raíces ( <i>base</i> ). Letras mayúsculas sobre las cajas representan el resultado del análisis post hoc Tuckey-Kramer, donde letras iguales indican que no hay diferencias significativas. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.	63

**Fig. 5:** Regresión de las variables significativas para los modelos de estimación de *C Total (g)* de *C. tepejilote*. Fig. 5 a y b: regresiones lineales, c: regresión logarítmica tanto en el eje X como en el eje Y, y d, e y f: regresiones logarítmica en el eje Y. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014. 64

**Fig. 6:** Diagrama de dispersión de los valores de *C Total (g)* observados y predichos por los modelos lineales para *C. tepejilote* presentados en el Cuadro 3, con valores de  $r^2$  superiores a 0,90. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014. 65

**Fig. 7:** Diagrama de dispersión de los valores de *C Total (g)* observados y predichos por los modelos logarítmicos para *C. tepejilote* presentados en el Cuadro 3, con valores de  $r^2$  superiores a 0,90. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014. 66

**Fig. 8:** Regresión de las variables significativas para los modelos de estimación de *C Total (g)* de *A. martiana*. Fig. 10a y b: regresiones lineales; c, d, e y f: regresiones logarítmica tanto en el eje X como en el eje Y. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014. 67

**Fig. 9:** Diagrama de dispersión de los valores de *C Total (g)* observados y predichos por los modelos lineales para *A. martiana* presentados en el Cuadro 4, con valores de  $r^2$  superiores a 0,85. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014. 68

**Fig. 10:** Diagrama de dispersión de los valores de *C Total (g)* observados y predichos por los modelos logarítmicos para *A. martiana* presentados en el Cuadro 4, con valores de  $r^2$  superiores a 0,85. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014. 69

**Fig. 11:** Regresión de las variables significativas para los modelos de estimación de *C Total (g)* de *G. interrupta*. Fig. 13a, b y c: regresiones lineales; d, e y f: regresiones logarítmicas tanto en el eje X como en el eje Y. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014. 70

**Fig. 12:** Diagrama de dispersión de los valores de *C Total (g)* observados y predichos por los modelos lineales para *G. interrupta* presentados en el Cuadro 5. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014. 71

**Fig. 13:** Diagrama de dispersión de los valores de *C Total (g)* observados y predichos por los modelos logarítmicos para *G. interrupta* presentados en el Cuadro 5. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentra las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014. 72

**Fig. 14:** Regresión del *C Total (g)* y el resultado consolidado de los dos primeros componentes principales (CP) para *C. tepejilote*. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014. 73

**Fig. 15:** Regresión del *C Total (g)* y el resultado consolidado de los dos primeros componentes principales (CP) para *A. martiana*. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014. 73

**Fig. 16:** Regresión del *C Total (g)* y el resultado consolidado de los dos primeros componentes principales (CP) para *G. interrupta*. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014. 74

## Lista de Abreviaturas

Abreviatura	Definición
<i>af</i>	Área Foliar
<b>AIC</b>	Índice del Criterio de Akaike
<b>ANDEVA</b>	Análisis de varianza
<b><i>C (g)</i></b>	Carbono en gramos
<b><i>C Total (g)</i></b>	Contenido total de carbono en gramos
<b>FC</b>	Factor de corrección
<b>CIA</b>	Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica
<b><i>da</i></b>	Diámetro del tallo el extremo distal - por debajo de la hoja más vieja-
<b><i>db</i></b>	Diámetro del tallo sobre el cono de raíces
<b><i>dm</i></b>	Diámetro a la mitad del tallo aéreo
<b><i>f</i></b>	Número de frondas
<b><i>h</i></b>	Altura del tallo aéreo hasta la hoja más vieja
<b><i>ht</i></b>	Altura total del tallo - <i>h</i> más longitud del tallo subterráneo-
<b><i>M<sub>T</sub></i></b>	Total de biomasa seca
<b>ACP</b>	Análisis de Componentes Principales (por sus siglas en inglés)
<b><i>pst</i></b>	Peso seco total
<b>RMSE</b>	Raíz media del error estándar (por sus siglas en inglés)
<b>EEE</b>	Error estándar estimado (por sus siglas en inglés)
<b><i>pa</i></b>	Densidad del tallo por debajo de la hoja más vieja
<b><i>pb</i></b>	Densidad sobre el cono de raíces
<b><i>pm</i></b>	Densidad a la mitad del tallo

## Resumen

Las palmas representan un componente estructural característico de los bosques tropicales, en donde muestran una considerable abundancia. En los bosques húmedos de tierras bajas constituyen un elemento florístico hiperdominante, llegando inclusive a representar el 41% de los árboles con diámetro a la altura de pecho mayor o igual a 10 cm. En estas zonas las palmas conservan una importancia cultural y comercial, así como un amplio rol dentro de las cadenas tróficas. A pesar de su contribución en la estructura y función de los ecosistemas tropicales, su aporte al ciclo del carbono ha sido subestimado. Las palmas no son incluidas en evaluaciones que estimen el secuestro de carbono, o bien, están sujetas a la aplicación de ecuaciones desarrolladas para árboles dicotiledóneos, sin la certeza de que estos modelos sean los más aptos para representar su biomecánica. Lo anterior provoca un sesgo considerable al calcular la cantidad de carbono almacenado en un bosque tropical. En este trabajo desarrollé ecuaciones alométricas para estimar el contenido de carbono en tres especies de palmas de sotobosque: *Chamaedorea tepejilote*, *Asterogyne martiana* y *Geonoma interrupta* (esta última con algunos individuos que tienden a alcanzar el subdosel), utilizando técnicas extractivas y de laboratorio. Los modelos con mayor  $r^2$ , menor valor del criterio de Akaike (AIC) y menor error estándar de la raíz cuadrada media (RMSE) fueron los logarítmicos. La densidad del tallo no fue una variable significativa para predecir el carbono en ninguna de las especies ya que esta se mantuvo constante entre individuos. Los modelos basados en ecuaciones para árboles dicotiledóneos, donde se utilizan las variables de diámetro del tallo y altura fueron los menos acertados para *C. tepejilote* ( $r^2=0,572$  para el modelo lineal y  $r^2=0,805$  para el logarítmico) y *A. martiana* ( $r^2=0,690$  para el modelo lineal y  $r^2=0,655$  para el logarítmico). Sin embargo, para *G. interrupta* ( $r^2=0,993$  y  $r^2=0,986$ ) estas mismas ecuaciones para árboles dicotiledóneos, se ubicaron entre los modelos más eficientes según la magnitud del  $r^2$ , AIC y RMSE, debido al peso de la variable de diámetro a la mitad del tallo sobre el contenido del total de carbono. Las ecuaciones que mejor predicen la cantidad de

carbono son las que incluyen el total de biomasa seca ( $M_T$ ), la altura del tallo ( $h$ ), el área foliar ( $af$ ) y el peso seco total del tallo ( $pst\ tallo$ ). En las tres especies, la cantidad de carbono estuvo estrechamente relacionada con el  $pst\ tallo$ , siendo este órgano el que concentró el mayor contenido de carbono total (cerca de 55% en las tres especies). Del carbono no dedicado al tallo, *A. martiana* invirtió más en hojas (34%), mientras que *C. tepejilote* y *G. interrupta* invirtieron más en raíces (31% y 30% respectivamente). El porcentaje de carbono en el tejido del tallo de *A. martiana* fue estadísticamente mayor al de las otras dos especies ( $F_{2,44}=14,34$  y  $p<0,0001$ ). Los resultados sugieren que las estrategias de acumulación de carbono son distintas entre especies de palma y difieren a las utilizadas en árboles dicotiledóneos. Estas estrategias pueden responder a mecanismos de adaptación a la baja luminosidad propia de sotobosque, como lo son la alta inversión en hojas y el despliegue foliar cercano al óptimo en *A. martiana*, el alargamiento y engrosamiento del tallo en las primeras etapas del crecimiento para alcanzar estratos lumínicos superiores en *C. tepejilote* y *G. interrupta*, y su consecuente inversión en el cono de raíces como estrategia de soporte para la parte aérea. Las estrategias de acumulación de carbono en tallo pueden representar una estrategia para crecer en pulsos, responder a periodos de estrés, o invertir suficientes recursos en reproducción, así como tener la capacidad de regenerarse ante disturbios.

Las ecuaciones alométricas generadas en este estudio pueden utilizarse para estimar el carbono en estas y otras especies de palmas similares en ecosistemas tropicales. Lo anterior se lograría utilizando tanto variables obtenidas en campo como metadatos de biomasa y de área foliar. Esto permitiría aumentar la comprensión del rol de las palmas de sotobosque sobre el presupuesto carbónico tropical y reduciría el sesgo en el cálculo de carbono, especialmente en zonas donde la densidad de palmas es alta y la alometría de estas especies no responde a las ecuaciones generadas para árboles dicotiledóneos. Además, las estrategias de distribución de carbono por módulos pueden



ayudar a entender los mecanismos evolutivos de sobrevivencia en ambientes de sotobosque, y por lo tanto explicar la diversidad en este estrato en bosques tropicales.

**Palabras clave:** Modelos alométricos, contenido de carbono, sumidero de carbono, Arecaceae, *Chamaedorea tepejilote*, *Asterogyne martiana*, *Geonoma interrupta*.

## 1. Marco Teórico

Las palmas, que corresponden a la familia Arecaceae, representan un componente fisonómico representativo de los bosques tropicales. Su diversidad y abundancia reflejan la influencia de complejos gradientes ambientales sobre la distribución de las plantas, los cuales incluyen variables edáficas y topográficas (Clark y Clark, 1995; Svenning, 2001; Andersen *et al.*, 2010; Chain-Guadarrama *et al.*, 2012; Emilio *et al.*, 2014), cambios en la magnitud de la luz (Peres, 1994; Svenning, 2000; 2002) y la estacionalidad de la precipitación (Sorensen *et al.*, 2013). Las palmas son diversas en cuanto a número de especies (Vormisto *et al.*, 2004) y densidad general (ter Steege *et al.*, 2013) y tienen la capacidad de influir en la estructura física de muchos hábitats tropicales (Peres, 1994). Además, este grupo tiene funciones ecológicas muy importantes, ya que suministra alimento a un número considerable de organismos, incluyendo frugívoros y depredadores de semillas (Peres, 1994; Beck, 2006). Las palmas son un elemento cultural y económicamente importante para las comunidades humanas, especialmente aquellas que habitan en los bosques tropicales (Macía *et al.*, 2011).

Arecaceae es una de las familias de plantas con mayor distribución geográfica, siendo ecológicamente muy diversa en los ecosistemas tropicales (Tomlinson, 2006; Eiserhardt *et al.*, 2011). En el Neotrópico, así como en África y Asia, se pueden encontrar cerca de 2600 especies de palmas (Dransfield *et al.*, 2008). En el Neotrópico, las palmas llegan a ser muy abundantes en la Amazonia Occidental y en América Central (Peres, 1994; Kahn *et al.*, 1988; Terborgh y Andresen, 1998, Montufar y Pintaud, 2006; Eiserhardt *et al.*, 2011). En el caso de la Amazonia se reportan 121 especies y 33 géneros (Montufar y Pintaud, 2006), con una abundancia promedio de 41% de los árboles con diámetro a la altura de pecho (DAP) mayor o igual a 10 cm, o bien, una densidad mayor a 60 individuos/hectárea, por lo que se les conoce como familias hiperdominantes (ter Steege *et al.*, 2013). Un ejemplo concreto de hiperdominancia es el caso de *Euterpe precatoria*, la cual representa el 1,32% del total de plantas de la Amazonia, con una abundancia de 168

individuos por hectárea (ter Steege *et al.*, 2013). Otro ejemplo es el caso de *Iriartea deltoidea* en los bosques de tierras bajas de Bolivia, que posee una abundancia de 93 individuos por hectárea y una frecuencia relativa de 15,82% (Smith y Killeen, 1998), o bien el caso de *Geonoma deversa* cuya densidad de individuos con DAP mayor o igual a 2,5 cm era de hasta 163 individuos por hectárea, representando la especie que dominaba el sotobosque (Paniagua-Zambrana, 2005).

En la zona entre Panamá y Costa Rica Bjorholm *et al.* (2005) reporta hasta 78 especies de palmas por cuadrícula de 1° de resolución, y señala que esta es la segunda región de América con mayor abundancia de este grupo, después de la región del Chocó que se ubica más al sur (hasta 83 especies por cuadrícula). En Costa Rica Grayum (2003) reporta 29 géneros y 109 especies. Las palmas representan un 25% de los tallos con DAP mayor o igual a 10 cm en el bosque tropical húmedo de la Estación Biológica La Selva, a pesar de que el número de especies es sólo el 2,6% del total de las especies arbóreas (Lieberman *et al.*, 1985; 1996).

En el sotobosque de los bosques tropicales las palmas pueden llegar a ser muy abundantes y diversas debido a su capacidad para tolerar períodos prolongados de sombra profunda (1-2% de la radiación que se recibe en el dosel). Esto les permite continuar con su crecimiento e incluso completar la reproducción, a pesar de las condiciones de poca luminosidad (Chazdon, 1986a; 1991; 1992; Ataroff y Schwarzkopf, 1992; Cunningham, 1997; Kimura y Simbolon, 2002; Souza *et al.*, 2003).

La estimación del total de carbono almacenado por los bosques tropicales presenta todavía un error significativo debido a que a pesar de que existen muchas formas de vida, estas no se consideran en los inventarios de carbono (Houghton, 2005; Lima *et al.*, 2012). A pesar de la abundancia de las palmas en los bosques tropicales, la descripción de la acumulación de su biomasa y carbono aún no forma parte de los cálculos en estos bosques. Si bien se han desarrollado modelos para estimar estos dos parámetros en árboles dicotiledóneos, en palmas hay pocas fórmulas alométricas para

estimar el contenido de carbono (Oyama y Dirzo, 1988; Cole y Ewel, 2006; Avalos y Sylvester, 2010 y Aholoukpè *et al.*, 2013). Según ter Steege *et al.* (2013), la ausencia de modelos alométricos que incluyan a las palmas tiene el riesgo de aumentar significativamente el margen de error asociado a la estimación de la cantidad de carbono almacenado en los bosques tropicales, especialmente en sitios donde las palmas representan un componente predominante. El balance carbónico es estimado usando modelos alométricos desarrollados para árboles dicotiledóneos (ver, Malhi *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2005; Phillips *et al.*, 2009; Baccini *et al.*, 2012), o bien, modelos del área basal del tallo para evaluar los cambios en la biomasa aérea (véase Lewis *et al.*, 2004; Malhi *et al.*, 2004) y a partir de ahí estimar el carbono utilizando un factor de conversión específico.

Ya que las palmas no poseen crecimiento secundario, el uso de la variable “densidad de la madera”, en modelos para predecir contenido de carbono, tiene poco valor predictivo (Rich *et al.*, 1986; Chave *et al.*, 2005; Tomlinson, 2006). En ellas, la variación en la densidad de madera a lo largo del tallo puede ser muy variable (Tomlinson, 2006). Además, las palmas no se ramifican y presentan patrones alométricos significativamente diferentes a los de árboles dicotiledóneos (Rich, 1987b; Niklas, 1994), por lo que estimar el contenido de carbono utilizando ecuaciones diseñadas para árboles podría ser inadecuado.

La estimación de la biomasa es ampliamente utilizada como base para calcular el carbono fijado por las plantas. La mayoría de ecuaciones alométricas se basan en la siguiente fórmula;  $biomasa = a * bx$ , donde  $a$  y  $b$  son dos constantes y  $x$  se refiere a la altura del tallo (Frangi y Lugo, 1985; Thenkabail *et al.*, 2004), para posteriormente calcular el carbono utilizando algún factor de conversión específico. Se ha comprobado que no todas las palmas siguen esta ecuación (p.ej., West *et al.*, 1997, Chave *et al.*, 2005), pues en ellas la altura del tallo ( $x$ ) es la variable de mayor valor predictivo (Frangi y Lugo, 1985; Thenkabail *et al.*, 2004; Sierra *et al.*, 2007). Existen estudios que han aplicado la altura

total incluyendo las raíces fúlcreas (Frangi y Lugo, 1985), o el diámetro (Hughes, 1997; Cole y Ewel, 2006).

Brown (1997) sugirió que la biomasa de las palmas podría estimarse a partir de la altura y el diámetro del tallo, asumiendo que estas se comportan como cilindros perfectos (es decir, la biomasa y posteriormente el carbono, se podría calcular a partir de la ecuación  $D^2 \cdot H$ , donde D es diámetro y H altura). Este tipo de ecuaciones no considera variables como la densidad de raíces o la biomasa distribuida en las hojas, los cuales pueden representar módulos importantes en la distribución de biomasa, y por lo tanto, en el secuestro de carbono. Lo anterior debido a que la inversión en ellos puede representar estrategias para suplir las necesidades lumínicas propias del sotobosque, así como proveer el soporte mecánico necesario para alcanzar estratos lumínicos superiores.

Ejemplo de esto es que entre los mecanismos de tolerancia a la sombra que tienen las palmas están el ajuste del área de la copa y la modificación de los ángulos foliares, ambas estrategias para aumentar las oportunidades de captura de luz a distintas horas del día, evitando que el área foliar se traslape. Otra estrategia es la de desarrollar hojas gruesas y de larga vida que eviten el gasto de recursos continuos que se da al cambiar las hojas por otras más nuevas (e.g., Chazdon, 1985; Cunningham, 1997; Álvarez-Clare y Avalos, 2007).

El análisis alométrico facilita la comprensión de los mecanismos biomecánicos que regulan la variación intra e inter-específica en el crecimiento, la distribución de biomasa y por lo tanto, la expresión de estrategias reproductivas así como la capacidad competitiva (Küppers, 1994; Valladares y Niinemets, 2008). La ausencia de meristemas secundarios limita la ramificación, y por tanto, la plasticidad en el arreglo espacial de las hojas (Tomlinson, 2006). Según Terborgh y Davenport (2001) esta restricción biomecánica influye en las relaciones alométricas, ya que concentra la producción y el peso de hojas en el ápice del tallo, de manera que el tallo debe tener el suficiente soporte mecánico para sostener una copa donde se concentra toda el área foliar. También hay limitaciones

mecánicas para distribuir las hojas espacialmente y así ajustarse a variaciones súbitas en el ambiente lumínico.

En este estudio, examino las relaciones alométricas y los patrones de secuestro de carbono de tres palmas de sotobosque del bosque tropical lluvioso: *Chamaedorea tepejilote* Liebm, *Asterogyne martiana* (H. Wendl.) H. Wendl. ex Hemsl.) y *Geonoma interrupta* (Ruiz & Pav.) Mart., esta última con algunos pocos individuos que alcanzan el subdosel. Debido a que las palmas de sotobosque presentan mecanismos de crecimiento especializado y distinto a los utilizados por árboles dicotiledóneos, se espera que las estrategias de acumulación y distribución de carbono varíen entre las tres especies, y que sean distintas a las utilizadas para árboles dicotiledóneos. La hipótesis es que, aparte del tallo, la alta cantidad de biomasa y por lo tanto carbono que guardan las raíces y las hojas de estas especies, provoque una estrecha relación entre el carbono total y la biomasa total. Los modelos alométricos generados en este estudio pueden utilizarse para estimar el carbono en estas y otras especies de palmas similares en ecosistemas tropicales, por lo que pueden aumentar la comprensión del rol de las palmas de sotobosque en el presupuesto carbónico tropical. Además, las estrategias de distribución de carbono pueden ayudar a explicar los mecanismos evolutivos de sobrevivencia en ambientes de sotobosque, y por lo tanto explicar la diversidad en este estrato en bosques tropicales.

## **2. Objetivos**

### **2.1 Objetivo general:**

Generar ecuaciones alométricas para estimar el total de carbono fijado en tres especies de palma de sotobosque del bosque tropical lluvioso (*Chamaedorea tepejilote*, *Geonoma interrupta* y *Asterogyne martiana*).

### **2.2 Objetivos específicos:**

1. Analizar la relación entre la altura y el carbono acumulado en los distintos módulos de las tres especies de estudio.

2. Analizar los porcentajes de carbono en los tejidos de tallo, hojas y raíces de las tres especies de estudio, así como la variación entre especies.

3. Analizar el porcentaje de distribución de biomasa por módulo para cada una de las especies de estudio y la variación entre especies.

4. Determinar si existe relación entre la densidad del tallo y el carbono total acumulado en palmas de sotobosque de bosque tropical lluvioso.

5. Determinar los patrones de secuestro de carbono en palmas de bosque tropical lluvioso, específicamente, en el estrato de sotobosque, mediante la relación de la acumulación de carbono entre módulos.

6. Analizar si las ecuaciones alométricas utilizadas para árboles dicotiledóneos pueden utilizarse también en palmas de sotobosque de bosque tropical lluvioso.

7. Ampliar la base de datos de ecuaciones alométricas para estimar el carbono fijado en especies de palma de sotobosque de bosque tropical lluvioso, las cuales son un componente estructural de gran importancia en este estrato.

### **3. Justificación**

El calentamiento global desafía el nivel de preparación y adaptación de todas las naciones, especialmente las pequeñas economías. Este fenómeno es producido por la liberación de gases de efecto invernadero y se ha intensificado debido al aumento de las emisiones de CO<sub>2</sub> producto del consumo de hidrocarburos (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, 2013). Después de los carbonatos almacenados en los fondos oceánicos, los bosques tropicales representan la segunda mayor reserva de carbono sobre la superficie terrestre y además son sitios de continua fijación de este gas, especialmente cuando este ecosistema se encuentra aún en crecimiento (Lorenz y Lal, 2009). De todos los bosques, los tropicales lluviosos son una de las reservas más estables. Al no presentar grandes cambios estacionales la caída de hojas y pérdida de biomasa es

menor, disminuyendo así la liberación de CO<sub>2</sub>, en comparación con otros tipos de bosques (Lorenz y Lal, 2009)

La diversidad de formas de vida de los bosques tropicales ha dificultado estimar el rol de este ecosistema dentro de la dinámica del carbono. La ausencia de conocimiento sobre el secuestro de carbono por parte de ciertos compartimentos del bosque, tales como suelos, raíces, epífitas, lianas, palmas, y otros, resulta en una subestimación de la cantidad de carbono fijado en este ecosistema. Esto impide cuantificar realmente los servicios ecosistémicos que brindan los bosques tropicales, entre ellos la mitigación del cambio climático. La correcta estimación del carbono fijado por los bosques tropicales brindaría mayores criterios para calcular un pago por servicios ambientales más justo, sirviendo así como incentivo para su conservación.

Si bien ha habido estudios sobre la distribución de biomasa (Oyama y Dirzo, 1988) y la capacidad fotosintética en algunas palmas de sotobosque (Chazdon, 1986a; 1986b; Araus y Hogan, 1994), todavía no hay suficiente información que relacione estos dos factores. Es necesario desarrollar ecuaciones propias para las palmas y mejorar la manera en la que se calcula la fijación de carbono de estas especies a través de diferentes estratos, en especial del sotobosque. Aquí las condiciones lumínicas imponen una intensa presión selectiva que afecta la distribución de biomasa y recursos como carbono, lo que genera una estrategia más conservadora de crecimiento en pulsos (Sylvester y Avalos, 2013).

Los resultados de este estudio permitirán a las autoridades nacionales, clientes de pago por servicios ambientales e interesados en el mercado de venta de bonos de carbono, contar con metodologías de estimación de secuestro para palmas con tallo inferior a los 10 cm, que hasta ahora no han sido contempladas en los inventarios forestales. Esto aumentará la exactitud del registro de sumideros de carbono a nivel nacional y mejorará el cálculo de la compensación realizada por el país ante la meta de Carbono Neutralidad al 2021.



#### **4. Metodología**

- **Sitio de estudio**

El estudio fue realizado en Sarapiquí, provincia de Heredia, en el noreste de las tierras bajas del Caribe de Costa Rica, entre los meses de junio y setiembre de 2014. Esta zona corresponde al Bosque Tropical Húmedo según el sistema de Holdridge (Hartshorn y Hammel, 1994). La colecta de los individuos se realizó en La Reserva Biológica La Tirimbina (10°24'41" - 10°27'05" N y 84°06'52" - 84°07'43" W), en un ámbito de elevación entre 180 y 220 msnm; exceptuando los dos individuos de mayor tamaño de *G. interrupta*, que se colectaron en La Estación Biológica La Selva (63 msnm, 10° 25' N, 84° 00' W). El promedio anual de precipitación para La Reserva Biológica La Tirimbina es de 3833 mm y la temperatura promedio es de 25,3°C (Quirós y Finegan, 1994). Para La Estación Biológica La Selva, el promedio anual de precipitación es de 3962 mm y la temperatura promedio es de 26°C (McDade *et al.*, 1994; Sanford *et al.*, 1994). Ambos sitios presentan una débil estacionalidad, siendo noviembre, diciembre y febrero los meses más lluviosos (McDade *et al.*, 1994), sin embargo durante la realización de este estudio se presentaron precipitaciones mayores al promedio específicamente durante el mes de julio, en donde la precipitación rondó los 1325 mm en ambos sitios. Todo el material fue procesado en los laboratorios de La Estación Biológica La Selva. El porcentaje de carbono se calculó en el laboratorio del Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica (CIA).

- **Especies de estudio.**

Se analizaron tres especies de palmas (*Chamaedorea tepejilote* Liebm., *Geonoma interrupta* (Ruiz & Pav.) Mart. y *Asterogyne martiana* (H. Wendl.) H. Wendl. ex Hemsl.), con diámetros reportados menores a 10 cm y alturas menores a 6 m (Grayum, 2003). Las tres especies presentaron distintos estados sucesionales, representando el comportamiento reproductivo de la población para las fechas indicadas en la zona de

estudio. Todas las especies son típicas del sotobosque de bosques húmedos y muy húmedos, ubicados por debajo de los 1600 msnm en ambas vertientes (Grayum, 2003).

*Chamaedorea tepejilote*, es una especie dioica, que se distribuye desde el sur de México (Oaxaca) hasta Colombia. En la vertiente Caribe de Costa Rica se observa en las Cordilleras de Tilarán, Central y Talamanca, así como en las Llanuras de Tortuguero. En la vertiente del Pacífico se encuentra en la Cordillera de Guanacaste, al sur de la Península de Nicoya, en el Cerro Turrubares y en el Parque Nacional Carara. Las inflorescencias masculinas son comestibles, posee un palmito amargo, y se cultiva como ornamental (Castillo-Mont *et al.*, 1994; Grayum, 2003).

*Geonoma interrupta*, es conocida en Costa Rica como súrtuba. Se encuentra desde el sur de México hasta Perú (Grayum, 2003). En Costa Rica se distribuye en el lado Caribe de las Cordilleras de Tilarán y Central, en las Llanuras de Los Guatusos, y en las Llanuras de Santa Clara. En la vertiente Pacífico se encuentra en la Cordillera de Guanacaste, en la Península de Nicoya (Las Huacas), y desde el Río Grande de Tárcoles hasta el sur del país. El palmito de esta especie, aunque posee un sabor amargo, se consume de manera asada (Grayum, 2003; Sylvester *et al.*, 2012).

*Asterogyne martiana*, conocida como Cola de Gallo o Suita, se distribuye desde Belice y Guatemala hasta Ecuador. En Costa Rica se encuentra a lo largo de toda la vertiente Caribe y desde el Parque Nacional Carara hasta el sur del país en la vertiente Pacífica (Grayum, 2003). Sus hojas son usadas para techar ranchos y otras construcciones rústicas. Si bien no es una especie leñosa, y no alcanza los diámetros o alturas usuales en censos de estimación de carbono, su inclusión en este estudio se justifica por dos observaciones en campo: a. es una palma de sotobosque muy abundante y b. presenta estrategias de adquisición de recursos muy diferentes a las de las otras palmas, como por ejemplo, una clara mayor inversión de biomasa en hojas.

- **Colecta de muestras.**

Debido a que el muestreo fue destructivo, se trabajó con especies muy abundantes, de manera que el impacto sobre las poblaciones fuera el mínimo. Para obtener una relación alométrica representativa de la variable altura, se colectó el menor número de palmas que permitiera representar el rango de alturas observado en el campo para cada especie. Para esto se incluyeron plántulas, juveniles y adultos. En el caso de *Chamaedorea tepejilote* se colectaron 22 individuos. Para *Asterogyne martiana* se colectaron 15 individuos. En el caso de *Geonoma interrupta*, la muestra fue únicamente de 9 individuos, para evitar alterar la dinámica de esta especie. El número de individuos de *G. interrupta* proporciona un tamaño de muestra razonable para obtener una regresión lineal robusta, considerando que la abundancia de esta especie fue menor que el resto. Todas las palmas se encontraron bajo condiciones lumínicas típicas de sotobosque de bosque primario, con una cobertura de dosel  $\geq 90\%$  (Chazdon y Fetcher, 1984).

- **Medición de variables en campo.**

La biomasa total fue medida *in situ* sumando la biomasa de los diferentes módulos (tallos, raíces, hojas). A cada uno de los módulos, se le extrajo una muestra, cuya biomasa también fue medida *in situ* utilizando una balanza portátil marca Macro Line de 5 kg  $\pm$  50g (manufacturada en Suiza). Las muestras de cada individuo estuvieron representadas por la totalidad de sus hojas, un trozo representativo de raíz (que incluyó raíces con los diferentes grosores presentes en el individuo en una proporción similar a la raíz original) y tres cortes de tallo (uno de la base del tallo aéreo, por encima de la corona de raíces. El segundo a la mitad del tallo y el tercero en el ápice, por debajo de la inserción de la hoja más vieja).

En cada individuo se midió el peso de cada hoja, la longitud del tallo aéreo (desde la base del cono de raíces, hasta la inserción de la hoja más vieja) y la longitud total del tallo (incluyendo el tallo subterráneo). Además, se midieron tres tipos de diámetro del

tallo, uno en la base (por encima del cono de raíces), uno a la mitad del tallo y el último en el ápice (por debajo de la inserción de la hoja más vieja). Los cortes para obtener las muestras para la medición del porcentaje de carbono en tallo (de 5-10 cm de largo), se realizaron en los mismos sitios donde antes se había medido el diámetro. Una vez en el laboratorio, se procedió a medir el área foliar de cada una de las hojas, utilizando un medidor de área foliar LICOR LI-3100 C.

- **Peso seco y densidad.**

Para obtener los pesos secos, cada una de las muestras fue colocada en un horno a 70°C hasta alcanzar un peso constante. La densidad del tejido leñoso en  $\text{g/cm}^3$  fue medida como el cociente del peso seco de cada corte de tallo entre el volumen de líquido desplazado por la misma muestra fresca (Chave, 2006).

La biomasa foliar a desecar en *C. tepejilote* abarcó el total de hojas de cada individuo. Debido a la gran cantidad de hojas de *A. martiana* y *G. interrupta*, así como su gran tamaño, para estas dos especies la biomasa foliar a desecar estuvo compuesta únicamente por tres hojas, una nueva (cercana al ápice), una media, y una vieja (cercana a la base de la corona).

- **Contenido de carbono.**

El contenido de carbono de cada órgano y para cada individuo, se obtuvo mediante un analizador automático de Carbono y Nitrógeno marca *Elementar*, modelo *VarioMacrocube*. Para esto se utilizaron muestras aproximadas de 300 mg de tejido seco por órgano (Williamson y Wiemann, 2010). Las muestras analizadas correspondieron específicamente a las muestras secas. En total se obtuvieron 138 muestras, 46 por cada uno de los tres módulos principales: raíz, tallo y hojas. De estas muestras 66 pertenecieron a *Chamaedorea tepejilote*, 27 a *Geonoma interrupta* y 45 a *Asterogyne martiana*.

- **Ecuaciones alométricas y análisis estadístico.**

La variable respuesta fue el contenido total de carbono en gramos (*C Total (g)*). La magnitud de esta variable para cada especie se calculó multiplicando el peso seco total (*pst*) obtenido en cada módulo por el porcentaje de carbono obtenido en laboratorio para cada individuo. Como variables predictoras se utilizaron los diámetros del tallo sobre el cono de raíces (*db*), a la mitad del tallo aéreo (*dm*) y en el extremo distal (*da*)- por debajo de la hoja más vieja-. Se utilizó la densidad del tallo por debajo de la hoja más vieja (*pa*), la densidad a la mitad del tallo (*pm*) y la densidad sobre el cono de raíces (*pb*); la altura del tallo aéreo (*h*), la altura total del tallo (*ht*)- sumando la longitud del tallo subterráneo-, el área foliar (*af*), el número de frondas (*f*), el peso seco total (*pst*) del tallo, hojas y raíces, y el total de biomasa seca (*M<sub>T</sub>*). Las ecuaciones alométricas se desarrollaron a partir de estos resultados y con base en los términos de eficiencia de las variables predictoras en la explicación de la variable respuesta (*C Total (g)*). Este análisis se realizó para cada una de las tres especies, creando una familia de modelos lineales y una de modelos logarítmicos naturales.

Se utilizaron análisis paramétricos ya que los datos se ajustaron a los supuestos de normalidad, independencia y homogeneidad de las varianzas (JMP 7.0 Cary, 2007). Los modelos obtenidos fueron ordenados de acuerdo a su  $r^2$ , RMSE (raíz media del error estándar, como medida de la varianza asociada al error del modelo) y AIC (Índice del Criterio de Akaike, usado para seleccionar el modelo que explique la mayor variación con el menor número de variables predictoras) (Burnham y Anderson, 2004).

Los modelos lineales se expresaron con la forma:

$$Y = aM + b, \quad (1)$$

donde *Y* es la variable dependiente *C Total (g)*, *M* es la variable predictora, *a* es la constante para la pendiente y *b* es la constante de la intersección de *M* en el eje *Y*.

Los modelos logarítmicos se ajustaron a:

$$\ln Y = aM^b, \quad (2)$$

donde al igual que en la fórmula anterior,  $Y$  es la variable dependiente  $C \text{ Total } (g)$ ,  $M$  es la variable predictora, y  $a$  y  $b$  son constantes. Para corregir la desviación producida por la conversión logarítmica, se calculó el factor de corrección (FC) basado en el Error Estándar Estimado (EEE) mencionado por Sprugel (1983):

$$FC = \exp (EEE^2/2), \quad (3)$$

donde el denominador en el cálculo del EEE depende del número de parámetros utilizados en la ecuación, calculándose de la siguiente forma:

$$EEE = \sqrt{\sum (\ln \gamma_i - \ln \widehat{\gamma}_i)^2 / (N - X)}, \quad (4)$$

en este caso  $\log \gamma_i$  se refiere a los valores observados de la variable respuesta, mientras que  $\widehat{\log \gamma}_i$  se refiere a los valores predichos calculados por los distintos modelos,  $N$  es el total de muestras y  $X$  es el número de parámetros utilizados en la fórmula 2.

- **Estructuras de covariación entre las variables morfológicas.**

Se analizó la relación entre las características morfológicas y el  $C \text{ Total } (g)$  de cada especie, siguiendo los métodos de regresión de Avalos y Sylvester (2010). Para resumir la estructura de covariación entre las variables morfológicas que describen el  $C \text{ Total } (g)$ , así como para determinar si existen diferencias en la cantidad de carbono acumulado por cada una de las especies o por tejido, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Finalmente, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) aplicado a los coeficientes

de los componentes para determinar si la estructura de covariación entre las variables morfológicas y la distribución total de carbono difería entre especies.

## 5. Resultados

La distribución de tamaños de las palmas colectadas reflejó el rango de alturas encontradas en el campo y reportadas para cada una de las especies por Grayum (2003). La especie con menor variación en el número de hojas fue *C. tepejilote*, sin embargo, la variación con respecto al área foliar de las tres especies fue similar. Las diferencias entre la palma más baja y la más alta fueron de un orden de magnitud en todos los casos (Cuadro 1). El *C Total (g)* por individuo varió desde 8,6 g para *A. martiana* hasta 22220,5 g para *G. interrupta* (Cuadro 1).

### • Alometría de Carbono

En *C. tepejilote* el contenido de carbono en gramos (*C (g)*) para cada uno de los órganos de la planta varió linealmente con la altura del tallo. El contenido de C en tallo aumentó de manera logarítmica con la altura ( $F_{1,20}=19,54$ ,  $r^2=0,494$ ,  $p<0,001$ , Fig. 1a). En las hojas ( $F_{1,20}=22,05$ ,  $r^2=0,524$ ,  $p<0,001$ , Fig. 1b) y en la raíz ( $F_{1,20}=45,24$ ,  $r^2=0,693$ ,  $p<0,001$ , Fig. 1c) el aumento fue lineal.

En *A. martiana*, el *C (g)* acumulado en el tallo aumentó linealmente con su altura ( $F_{1,13}=21,45$ ,  $r^2=0,623$ ,  $p<0,001$ , Fig. 1d). Sin embargo, no hubo relación con el *C (g)* acumulado en las hojas ( $F_{1,13}=0,05$ ,  $r^2=0,004$ ,  $p=0,833$ , Fig. 1e) o en la raíz ( $F_{1,13}=0,81$ ,  $r^2=0,059$ ,  $p=0,3840$ , Fig. 1f).

En *G. interrupta*, el aumento de *C (g)* es logarítmico tanto en el tallo ( $F_{1,7}=149,91$ ,  $r^2=0,955$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 1g), como en hojas ( $F_{1,7}=9,99$ ,  $r^2=0,588$ ,  $p=0,016$ , Fig. 1h) y en raíz ( $F_{1,7}=60,23$ ,  $r^2=0,896$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 1i).

Con respecto al porcentaje de C según órgano, no se encontraron diferencias significativas entre especies para los módulos de hojas ( $F_{2,44}=1,91$ ,  $p=0,16$ ), ni raíces

( $F_{2,44}=0,15$ ,  $p=0,86$ ). En el caso del tallo, el porcentaje de carbono de *A. martiana* fue significativamente mayor que en *C. tepejilote* y *G. interrupta* ( $F_{2,44}=14,34$  y  $p<0,0001$ ). Para estas últimas dos especies dicho valor no mostró diferencias significativas (Tukey-Kramer, Fig. 2). El promedio de las tres especies para el porcentaje de C en el tejido de las hojas fue de 44,3%, mientras que en raíces fue de 42,7%. En el caso del tallo los valores de C fueron de 42,3% para *C. tepejilote*, 45,0% para *A. martiana* y 43,5% para *G. interrupta*.

La distribución de carbono es diferente entre especies (Fig. 3). Aunque proporcionalmente, el carbono total almacenado en el tallo es similar entre las tres especies (53% para *C. tepejilote*, 55% para *A. martiana* y 60% para *G. interrupta*), el porcentaje del carbono total situado en hojas y raíces es más heterogéneo. *A. martiana* dedica más carbono a las hojas, mientras que *C. tepejilote* y *G. interrupta* invierten más carbono en raíces.

- **Ecuaciones alométricas para estimar el contenido de carbono**

La densidad del tallo no fue una variable significativa para predecir el *C Total (g)* en ninguna de las tres palmas de sotobosque. La  $\rho_b$  ( $r^2=0,100$ ,  $p=0,110$ ),  $\rho_m$  ( $r^2=0,170$ ,  $p=0,020$ ) y  $\rho_a$  ( $r^2=0,082$ ,  $p=-0,165$ ) no mostraron relaciones significativas con el *C Total (g)*. El promedio de  $\rho_a$  y  $\rho_b$  no varió entre especies. En el caso de  $\rho_m$ , *C. tepejilote* tuvo valores significativamente menores (Cuadro 2).

- ***Chamaedorea tepejilote***

Las 25 ecuaciones generadas para esta especie explicaron más del 42% de la variación en el *C Total (g)*. De estas, 18 ecuaciones explicaron más del 80% (Cuadro 3). La mejor variable predictora fue el total de biomasa seca ( $M_T$ ), la cual presentó una relación lineal con el *C Total (g)* ( $F_{1,20}=13828,33$ ,  $r^2=0,999$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 5a). El peso seco total ( $pst$ ) del tallo y el de la raíz también mostraron valores de  $r^2 > 0,6$ , especialmente cuando ambas variables se utilizaron en conjunto ( $r^2 > 0,992$ ). Del grupo de ecuaciones generadas



para *C. tepejilote*, 14 fueron significativas para la variable *pst tallo*, 12 lo fueron para *h*, y 8 para *pst raíz* y *af* (Cuadro 3).

Las regresiones lineales que incluyen tanto *pst tallo* como *pst raíz*, tuvieron valores de  $r^2$  mayores a los valores de los logarítmicas naturales, debido a que la relación lineal de *pst tallo* con el *C Total (g)* ( $F_{1,20}=96,84$ ,  $r^2=0,829$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 5b) tuvo un mejor ajuste que la relación logarítmica de *pst raíz* con el *C Total (g)* ( $F_{1,20}=86,85$ ,  $r^2=0,813$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 5c). Sin embargo, el AIC y el RMSE siempre fueron menores en los modelos logarítmicos. El resto de las ecuaciones que contemplan una o ninguna de estas dos variables, presentaron  $r^2$  mayores en los modelos logarítmicos, debido a la naturaleza de la relación exponencial con respecto al *C Total (g)*. En este sentido, tanto *h* ( $F_{1,20}=47,26$ ,  $r^2=0,703$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 5d), como *af* ( $F_{1,20}=37,67$ ,  $r^2=0,653$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 5e) y *dm* ( $F_{1,20}=27,17$ ,  $r^2=0,576$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 5f) conservaron una relación exponencial con la variable respuesta. Las ecuaciones lineales que incluyeron únicamente *pst tallo* presentaron  $r^2$  mayores a 0,80. Cuando a esta se sumaron otras variables predictoras, los resultados de  $r^2$  ascendieron a valores mayores a 0,90. En *C. tepejilote* el  $r^2$  obtenido al utilizar *af* es similar al del modelo que utiliza *h*, dando esta última un  $r^2$  un poco más alto, especialmente en los modelos logarítmicos. Los modelos basados en ecuaciones para árboles dicotiledóneos, donde se utilizan tradicionalmente *dm* y *h* (Modelos # 10-13 y 22-25 del Cuadro 3) tuvieron  $r^2$  inferiores al resto, indistintamente de si se usaban de manera lineal o logarítmica, lo que justifica la necesidad de generar modelos específicos para palmas.

Los FC para los modelos logarítmicos naturales de *C. tepejilote* se ubicaron entre 1% y 26%, siendo menores los que contemplan dentro de su fórmula *pst tallo* (Cuadro 3). Las ecuaciones con mayores FC correspondieron a los modelos utilizados para árboles dicotiledóneos. De manera paralela, tanto el RMSE como el AIC, tienden a aumentar en los modelos que no incluyen *pst tallo* y tienen los valores más altos en las ecuaciones utilizadas para árboles dicotiledóneos. Los modelos lineales tuvieron un mejor ajuste

entre los valores observados de *C Total (g)* y los predichos. A pesar de que el  $r^2$  es un poco más alto en ecuaciones lineales, el valor absoluto de RMSE y AIC en las versiones logarítmicas es mucho más bajo (Cuadro 3).

Para observar la congruencia entre los valores observados de *C Total (g)* y los predichos por los modelos, se seleccionaron a partir del Cuadro 3 los modelos lineales y logarítmicos con valores de  $r^2$  superiores a 0,90 (Fig. 6 y Fig. 7). Para analizar la exactitud de los modelos en la estimación de *C Total (g)* por especie, se comparó la suma de los valores obtenidos para cada individuo con la suma de los resultados predichos al utilizar las ecuaciones de un modelo dado. De esta forma, el valor de *C total (g)* por individuo de cada especie fue sumado para obtener un gran total por especie. En el caso de *C. tepejilote*, las diferencias fueron muy pequeñas: el total del valor observado fue de 8705 g, mientras que el valor predicho por los 11 modelos lineales fue de 8742 g (diferencia de 0,42%). Los valores predichos por los 12 modelos logarítmicos naturales, sin utilizar el FC estuvieron entre 7298 g y 8624 g del Carbono Total (16,16% a 0,93% por debajo de los valores observados). Al considerar el FC los valores predichos produjeron resultados entre 8640 g y 9692 g, es decir 0,75% por debajo de los valores observados y 11,34% por encima de los mismos.

- ***Asterogyne martiana***

Las 23 ecuaciones generadas para estimar la cantidad de C en esta especie explicaron más del 19% de la variación, y de estas, 12 lograron explicar más del 80% (Cuadro 4). El modelo que mejor predijo el *C Total (g)* fue el que incluía a la variable  $M_T$ , la cual presentó una relación lineal con el *C Total (g)* ( $F_{1,13}=11052,81$ ,  $r^2=0,999$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 8a). Las variables *pst tallo*, *af* y *f* también generaron resultados cercanos a los valores observados, especialmente cuando los modelos incluían dos de estas tres variables.

Del grupo de modelos generados para *A. martiana*, 13 fueron significativos para *h*, 8 para *pst tallo* y *da*, y 6 para *af* y *f*. Las ecuaciones que incluyeron la variable *af*

presentaron  $r^2$  entre 0,748 y 0,979. Los modelos que incluyeron la variable  $f$  estuvieron entre los 0,670 y 0,978 (Cuadro 4).

La mayoría de regresiones lineales que incluyeron  $h$  tuvieron valores de  $r^2$  más altos que los modelos logarítmicos, debido a la relación lineal de esta variable con el  $C\ Total\ (g)$  ( $F_{1,13}=8,55$ ,  $r^2=0,397$ ,  $p=0,012$ , Fig. 8b). Los casos donde esta premisa no se cumplió se observaron en modelos en los que  $h$  estuvo acompañada por el  $da$ ; esta última variable tuvo una relación logarítmica con el  $C\ Total\ (g)$  ( $F_{1,13}=16,64$ ,  $r^2=0,561$ ,  $p=0,001$ , Fig. 8e). Todos los modelos que incluyeron  $pst\ tallo$  mostraron un  $r^2 > 0,934$  cuando se desarrollaron de manera logarítmica, debido a la relación de este tipo que tiene  $pst\ tallo$  con el  $C\ Total\ (g)$  ( $F_{1,13}=182,44$ ,  $r^2=0,933$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 8f). En el caso de las variables  $af$  y  $f$ , la relación con el  $C\ Total\ (g)$  también fue logarítmica ( $F_{1,13}=31,93$ ,  $r^2=0,711$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 8c para la variable  $af$  y  $F_{1,13}=24,65$ ,  $r^2=0,655$ ,  $p=0,0003$ , Fig. 8d para la variable  $f$ ).

Los modelos tradicionales aplicados a árboles dicotiledóneos donde se utilizan únicamente las variables de  $h$  y  $da$  (Modelos # 10-12 y 21-23 en el Cuadro 4), tuvieron  $r^2$  inferiores, indistintamente de si se usaban de manera lineal o logarítmica. Esto demuestra que estas ecuaciones no representan la mejor opción para calcular el  $C\ Total\ (g)$  en *A. martiana*.

Los FC para los modelos logarítmicos naturales de *A. martiana* se ubicaron entre el 1% y 43% del carbono total, siendo menores los que contemplan dentro de su fórmula a la variable  $pst\ tallo$  (Cuadro 4). Las ecuaciones que utilizan únicamente la variable  $h$ , sola o acompañada de  $da$ ,  $af$  o  $f$ , mostraron FC más altos, debido al débil ajuste entre la variable  $h$  y el  $C\ Total\ (g)$ . Esto mismo sucedió en la ecuación que incluía sólo  $da$ . Tal y como sucede en *C. tepejilote*, este mismo comportamiento de FC se da tanto para el RMSE como para el AIC de los modelos logarítmicos, los cuales tienden a aumentar en los modelos que no incluyen la variable  $pst\ tallo$ . A pesar de que el  $r^2$  es más alto en algunos

modelos lineales, el valor absoluto de RMSE y AIC para los modelos logarítmicos fue mucho más bajo.

Para observar la congruencia entre los valores predichos y los valores de *C Total (g)* obtenidos en el laboratorio, a partir de los pesos secos y el porcentaje de carbono de cada tejido (llamados de ahora en adelante valores observados), se seleccionaron a partir del Cuadro 4 los modelos lineales y logarítmicos con valores de  $r^2$  superiores a 0,85 (Fig. 9, modelos lineales y Fig. 10, modelos logarítmicos naturales). La comparación de la suma de los valores totales de carbono observados, contra los predichos al utilizar las ecuaciones desarrolladas, mostró diferencias similares a las de *C. tepejilote*. Para esta especie el total del valor de *C Total (g)* observado fue de 2026 g, el cual es el mismo valor predicho por los 12 modelos lineales para estimar el *C Total (g)*. En el caso de los valores predichos por los 11 modelos logarítmicos, los modelos que no incluyeron FC estimaron entre 1665 g y 2072 g de carbono total (17.8% por debajo y 2,27% por encima de los valores observados). Al considerar el FC, los valores predichos correspondieron a 2053 g y 2375 g (1,33% y 17.22% por encima de los valores observados).

- ***Geonoma interrupta***

Los 21 modelos generados en esta especie, (Cuadro 5) explicaron más del 62% de la variación en *C total (g)*, y de estos, 17 lograron explicar más del 95%. El mejor modelo para estimar el *C Total (g)* incluyó las variables *af* y *pst tallo*. En este caso, el modelo lineal mostró un  $r^2$  de 0,999, mientras que en el modelo análogo logarítmico el  $r^2$  fue de 0,995, debido a la relación lineal más fuerte de *pst tallo* con el *C Total (g)* ( $F_{1,7}=653,26$ ,  $r^2=0,989$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 11c).

Del grupo de ecuaciones generadas para esta especie, 8 fueron significativas para la variable *pst tallo*, 14 lo fueron para *h* y 8 para *dm*. Los modelos lineales tuvieron  $r^2$  más altos que sus análogos logarítmicos, con excepción de aquellos en los que se utilizó la variable *h* junto a *af* o *f*. En estos casos, los  $r^2$  fueron más altos debido a que tanto *h* ( $F_{1,7}=88,64$ ,  $r^2=0,927$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 11f) como *af* ( $F_{1,7}=26,15$ ,  $r^2=0,789$ ,  $p=0,001$ , Fig. 11d)

y  $f$  ( $F_{1,7}=265,39$ ,  $r^2=0,761$ ,  $p=0,004$ , Fig. 11e) presentan una clara relación logarítmica con el  $C$  Total ( $g$ ). Sin embargo, la variable  $dm$  mostró una relación lineal con el  $C$  Total ( $g$ ) ( $F_{1,7}=141,43$ ,  $r^2=0,953$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 11b). Esta misma relación se dio también entre la  $M_T$  y el  $C$  Total ( $g$ ) ( $F_{1,7}=1963,66$ ,  $r^2=0,9964$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 11a)

A diferencia de las dos especies anteriores, en *G. interrupta* los modelos generados para árboles dicotiledóneos que usan las variables  $dm$  y  $h$  (Modelos # 3-5, 11, 12, 14-16, 22 y 23) tuvieron  $r^2$  mayores a 0,836, tanto en su forma lineal como logarítmica, por lo que podrían ser utilizados para estimar el carbono acumulado en esta especie. La única excepción fue el modelo que incluyó solamente a  $dm$ , el cual tuvo un  $r^2$  de 0,626 (Cuadro 5).

Los FC para los modelos logarítmicos naturales de *G. interrupta* se ubicaron entre el 1% y 15%, siendo mayores los que incluyeron la variable  $h$  junto con las variables  $af$  y  $f$ . El único FC fuera de este rango fue el del modelo que incluía únicamente a  $dm$ , el cual fue de 264% (Cuadro 5). Al igual que para el resto de especies, este patrón se cumplió también al observar el RMSE y el AIC, los cuales aumentaron en los modelos que no incluyeron a  $M_T$  o  $pst$  tallo. Una vez más, a pesar de que el  $r^2$  es similar en los modelos análogos lineales y logarítmicos, el valor absoluto de RMSE y AIC para los modelos logarítmicos es mucho más bajo.

Al igual que en las especies anteriores, los modelos lineales (Fig. 12) tuvieron un mejor ajuste que los logarítmicos (Fig. 13). El total del valor observado de  $C$  Total ( $g$ ) para esta especie fue de 54242 g, cantidad estimada por los 12 modelos lineales. Los valores predichos por los 11 modelos logarítmicos naturales, sin utilizar el FC estuvieron entre 44002 g y 55469 g de carbono total (18,88% por debajo y 2,26% por encima de los valores observados). Al considerar el FC, los valores predichos estiman entre 49014 g y 56724 g de C (9,64% por debajo y 4,58% de los valores observados). La excepción fue el modelo con  $dm$ , el cual presentó valor predicho 178502 g y una diferencia de 229% por encima de los valores observados.

- **Estructura de palmas de sotobosque y su relación con el Carbono almacenado**

El ACP explica las estructuras de co-variación entre las distintas variables morfológicas medidas. Para esto agrupa las variables co-relacionadas en componentes principales, los cuales poseen un valor explicativo del *C Total (g)* a través del conjunto de variables agrupadas. Para *C. tepejilote*, el primer componente principal explicó el 57,76% de la varianza con un *eigenvalue* (valor propio) de 7,50, el cual estuvo influenciado en orden descendente por *af*, *dm*,  $M_T$ , *pst hojas*, *db*, *f*, *da*, *h* y *pst raíz*. El segundo componente principal explicó un 18,34% y posee un *eigenvalue* de 2,38, el cual está influenciado por las variables de *pb*, *pm* y *pa* (Cuadro 6). El primer componente principal y el *C Total (g)* en *C. tepejilote* muestran una relación logarítmica ( $F_{1,20}=104,04$ ,  $r^2=0,839$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 14), indicando que tanto los componentes aéreos como los subterráneos están relacionados al *C Total (g)*. Sin embargo, el segundo componente no mostró ningún tipo de relación con el *C Total (g)*, lo cual indica que las densidades en los tres distintos puntos del tallo no están relacionadas con la variable respuesta.

En el caso de *A. martiana*, el primer componente explicó el 48,58% de la variación con un *eigenvalue* de 6,31, influenciado por  $M_T$ , *f*, *dm*, *pst tallo*, *af* y *da*. El segundo explicó un 18,96%, posee un *eigenvalue* de 2,46 y está influenciado por las variables de *pa*, *db* y *h* (Cuadro 6). El primer componente principal y el *C Total (g)* en *A. martiana* mostraron una relación lineal ( $F_{1,13}=187,80$ ,  $r^2=0,935$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 15), lo cual indica que la biomasa aérea es más importante en la estimación de *C Total (g)* y dentro de esta, la influencia del área foliar es significativa. Si bien es cierto el *pst tallo* es una variable predictora del *C Total (g)*, *h* no es significativa en esta relación. Al igual que en *C. tepejilote*, el segundo componente principal no mostró ningún tipo de relación con el *C Total (g)*, indicando que *pa*, *db* y *h* no están relacionadas con las variables morfológicas en esta especie.

Por último, para *G. interrupta*, el primer componente principal explicó el 72,74% de la variación con un *eigenvalue* de 9,46, el cual estuvo influenciado en forma

descendente por las variables  $M_T$ ,  $pst\ tallo$ ,  $dm$ ,  $pst\ raíz$ ,  $h$  y  $af$ . El segundo componente principal explicó un 12,50% de la variación con un *eigenvalue* de 1,62 y está influenciado por las variables de  $pb$  y  $pm$  (Cuadro 6). El primer componente principal y el  $C\ Total\ (g)$  observado en *G. interrupta* mostraron una relación lineal ( $F_{1,7}=187,81$ ,  $r^2=0,964$ ,  $p<0,0001$ , Fig. 16), lo que demuestra que tanto la biomasa aérea (representada por los componentes de tallo y hojas) así como la subterránea están relacionadas con el total de biomasa seca y el  $C\ Total\ (g)$ . Al igual que en resto de las especies, el segundo componente principal no mostró relación con el  $C\ Total\ (g)$ , demostrando que  $pb$  y  $pm$  no están relacionadas con las variables morfológicas en esta especie.

- **Relación de la acumulación de carbono entre módulos**

La relación del carbono acumulado en los distintos módulos puede reflejar las estrategias de adaptación al microambiente en el que se desarrolla la palma. De esta forma, la ausencia de relación indica que la planta se desenvuelve como un organismo modular, mientras que una relación fuerte nos podría indicar que el organismo se comporta como una sola estructura. En *C. tepejilote*, la relación entre el  $C\ (g)$  acumulado en tallo y el acumulado en hojas y raíces fue menor que el  $C\ (g)$  acumulado en raíces *versus* el acumulado en hojas (Cuadro 7). En el caso de *A. martiana*, esta relación no fue significativa para ninguno de sus órganos, por lo que se podría pensar que posee un comportamiento modular. Para *G. interrupta*, la relación del  $C\ (g)$  acumulado entre distintos órganos si resultó significativa, siendo mayor para raíz y tallo, y raíz y hojas (Cuadro 7), indicando que esta especie tiende más a comportarse como una sola estructura. Lo anterior sugiere que estas especies difieren en su estrategia de distribución de carbono entre módulos.

## 6. Discusión

Las estrategias de acumulación y distribución de carbono varían en las tres especies de estudio. Los modelos para estimar el carbono acumulado fueron distintos,

debido a que las relaciones alométricas entre las variables morfológicas y el contenido de carbono entre especies también lo fueron. Las diferencias se mantienen al comparar las variables incluidas en los modelos con las utilizadas para árboles dicotiledóneos (e.g. Montagu *et al.*, 2005). Las distintas densidades se mantuvieron constantes entre especies y por lo tanto, no guardaron relación con el carbono acumulado. Las ecuaciones donde solamente se utilizaron las variables de diámetro y altura tuvieron  $r^2$  mayores a 0.80 únicamente para *G. interrupta* y *C. tepejilote*, ya que estas especies reflejan patrones modulares similares a árboles dicotiledóneos (Montagu *et al.*, 2005; Redondo-Brenes y Montagnini, 2006) como una estrategia de soporte biomecánico, transporte y almacenamiento (Tomlinson, 1990).

- **Variables predictoras de carbono e historia de vida**

En las palmas la fracción de biomasa seca del tallo (biomasa seca/ biomasa húmeda) tiende a ser mayor en la base y disminuye a lo largo de este (Goodman *et al.*, 2013). De igual forma, la densidad del tallo tiende a aumentar en su periferia debido a que es ahí donde se ubica la mayor concentración de haces vasculares (Tomlinson *et al.*, 2011), cuyas fibras asociadas engrosan su pared celular con la edad (Rich, 1987a; Tomlinson, 2006).

Este estudio determinó que no existe relación entre la densidad del tallo y el carbono total almacenado, a pesar de que estas tres especies poseen la distribución de haces vasculares mencionados por Tomlinson *et al.* (2011), donde la mayor densidad de haces se ubica en la periferia y se va reduciendo hacia el centro del tallo. Los datos sugieren que la densidad del tallo se establece durante las primeras etapas de maduración del tejido y esa característica se mantiene constante entre individuos. La significancia de esta variable podría ser mayor en algunas especies de dosel (Da Silva *et al.*, 2015) o en especies cuyo tallo aumente en diámetro con la edad (Alves *et al.*, 2004; Avalos *et al.*, 2005; Avalos, 2007; Avalos y Fernández-Otárola, 2010), sin embargo, para comprobarlo se necesita mayor información.



En el caso de *C. tepejilote*, el menor valor promedio de la densidad a la mitad del tallo, comparado con las otras dos especies, demuestra una estrategia oportunista de uso de recursos, al permitirle una mayor flexibilidad durante la búsqueda de zonas con mayor cantidad de luz. Esta flexibilidad también se ve reflejada en su capacidad para anclarse de nuevo al suelo por medio de nuevas raíces adventicias que nacen a partir del tallo, en caso de que la palma caiga o sufra un daño mecánico (Bodley y Benson, 1980; Schatz *et al.*, 1985).

La variable *ht* tuvo la misma significancia que *h* dentro de las ecuaciones. Al ser *h* una variable no destructiva, su utilización se prefirió sobre *ht* en las tres especies. La predictibilidad de *h* en la estimación de biomasa, y por lo tanto carbono en palmas, ya ha sido comprobada en otros estudios (Cole y Ewel, 2006; Goodman *et al.*, 2013; Da Silva *et al.*, 2015). Esto se debe a que la mayor proporción de carbono se encuentra en tallo como una posible medida de almacenamiento (Richards y Williamson, 1975; Cunningham, 1997; Sylvester y Avalos, 2013), provocando que tanto *h* como *pst tallo* aumente el  $r^2$  de los modelos y disminuyan el AIC y el RMSE. A pesar de esto los modelos que utilizan *pst tallo* en vez de *h*, presentaron mayores  $r^2$  y menores AIC y RMSE, probablemente debido a las diferencias de densidad a lo largo del tallo.

Los modelos utilizados en árboles dicotiledóneos, que sólo incluyen las variables de diámetro y altura (Fownes y Harrington, 1991), pueden ser sesgados en especies de palma que presentan poco o nulo aumento del diámetro en etapas avanzadas de crecimiento (Rich *et al.*, 1986). En las palmas, las hojas provienen de un solo meristema apical y son de gran tamaño (Tomlinson, 2006). Además, el carbono ubicado en ellas está relacionado con la capacidad y la magnitud de la reproducción (Sylvester y Avalos, 2013), pero no necesariamente con la altura y diámetro del tallo (Oyama y Dirzo, 1988). La incorporación de variables asociadas al tejido foliar se vuelve necesaria, más aún cuando el porcentaje de biomasa dedicado a ellas varía con la edad (Schatz *et al.*, 1985; Oyama, 1993).

La alta distribución de carbono en el tejido foliar de *A. martiana* se asemeja al aporte de las hojas en las estimaciones de la biomasa, y por lo tanto del carbono, de la especie de subdosel *Euterpe precatoria* (Cole y Ewel, 2006) y las especies de sotobosque *Socratea durissima*, *Iriartea gigantea* y *Welfia georgii* (Schatz *et al.*, 1985). Lo anterior puede responder a una estrategia para aumentar la captación de luz en estos estratos.

En el caso de *C. tepejilote* y *G. interrupta* el segundo compartimiento de concentración de carbono fue la raíz, situación que al igual que en *Socratea durissima* e *Iriartea deltoidea* (Schatz *et al.*, 1985), probablemente responde a un mecanismo de soporte al tallo. Otros casos que indican una alta proporción de biomasa de raíces fúlcreas en palmas, incluyen a *Euterpe precatoria* (Avalos y Fernández-Otárola, 2010), *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza* (Avalos *et al.*, 2005). En estas especies el tamaño del cono de las raíces está asociado a la altura de la palma como una estrategia biomecánica de sostén (Avalos *et al.*, 2005; Avalos y Fernández-Otárola, 2010). Además, este tipo de raíces sirve para recuperar la posición de la palma en caso de que el tallo haya sido derribado a causa de la caída de ramas o árboles (Bodley y Benson, 1980). Swaine (1983) y Schatz *et al.* (1985) mencionan que las especies que carecen de un cono de raíces, alcanzan el dosel con menor lentitud que aquellas que sí lo poseen. La estrategia de acumulación de biomasa en los distintos módulos de *C. tepejilote* y *G. interrupta* sustenta el hecho de que las variables *pst tallo*, *h* y *pst raíz* fueran significativas en la creación de los modelos para estimar el *C Total (g)* en estas especies.

Las ecuaciones alométricas relacionadas a la biomasa leñosa en árboles dicotiledóneos, usualmente tienen exponentes con valores entre 2 y 3 para la variable de diámetro (White, 1981; Schubert *et al.*, 1988; Whitesell *et al.*, 1988). A pesar de que los modelos de este estudio, que incluyen únicamente las variables de diámetro y altura, tuvieron un menor ajuste al ser aplicados en *C. tepejilote* y en menor grado en *A. martiana*, el exponente de la variable de diámetro en los modelos logarítmico naturales

para las tres especies fue similar a 2, revelando cierta similitud con la estructura de árboles dicotiledóneos (p.ej. Montagu *et al.*, 2005).

En el caso de la variable altura, para las especies *C. tepejilote* y *G. interrupta*, el exponente fue similar a 1, asemejándose al modelo para árboles dicotiledóneos de zonas tropicales  $Y = D^2H$ , donde  $Y$  es la cantidad de carbono,  $D$  es el valor del diámetro y  $H$  es el valor de la altura (Fownes y Harrington, 1991).

El modelo de  $Y = aD^b$ , utilizado en árboles dicotiledóneos, donde  $a$  y  $b$  son coeficientes (Hughes, 1997), solo presenta un buen ajuste para *G. interrupta*, probablemente debido a que su condición arborescente le exige un diámetro más robusto. A pesar de esto, los exponentes de la variable  $aD^b$  en ecuaciones logarítmicas son diferentes de 2 (Fownes y Harrington, 1991), contradiciendo la teoría de regulación fisiológica del área foliar del modelo de tubería utilizada para árboles dicotiledóneos (Shinozaki *et al.*, 1964a; 1964b). En esta teoría el área de las hojas ubicadas a cierto nivel horizontal del tallo es virtualmente igual al área del corte transversal de la albura del tallo y sus ramas a esa misma altura, y por lo tanto proporcional a  $D^2$ , situación que no se cumple en especies monocotiledóneas debido a la ausencia del cambium vascular.

- **Relación biomecánica entre sostén y desarrollo de la copa**

El cono de las raíces se desarrolla conforme aumenta la biomasa aérea, lo cual mantiene la estabilidad mecánica (Dransfield, 1978; Avalos y Fernández-Otárola, 2010; Schatz *et al.*, 1985) y brinda el soporte necesario para permitir el despliegue del área foliar, con el fin de suplir las necesidades respiratorias y producir más tejidos (Chazdon, 1986b). Avalos *et al.* (2005) menciona que la estructura de raíces fúlcreas está determinada por el tamaño de la palma más que por las condiciones topográficas, de modo que palmas más grandes mantienen su estabilidad mediante conos de raíces fúlcreas de mayor tamaño. Así mismo, esta distribución puede representar una respuesta adaptativa a los bajos niveles de oxígeno en suelos inundables (Corner, 1966; Da Silva *et al.*, 2015).

En el caso de *A. martiana*, la poca distribución de carbono en la raíz puede deberse a que los terrenos en los que se encontró esta especie fueron más elevados y con menos probabilidad de inundación. Además, en esta especie los individuos no superan los 2m de altura y la arquitectura de la raíz observada en campo tiende a ser horizontal, modificando su estrategia de sostén al trasladar el peso de la parte aérea a lo largo de la raíz y el tallo (Rich *et al.*, 1986).

Debido a su bajo porte, *A. martiana* se ubica en un estrato inferior del sotobosque (Schmid, 1970), por lo que la inversión en el mantenimiento de una copa con una arquitectura y despliegue foliar óptimos, permiten una mayor eficiencia de interceptación lumínica (Chazdon, 1985; 1986b; Álvarez-Claire y Avalos, 2007). Especies tolerantes a la sombra que utilizan esta estrategia de desarrollo de la copa en subdosel son *Cryosophylla warscewiczii*, *Prestoea decurrens* (Gei-Alvarado, 2007) y *Welfia georgii* (Rich *et al.*, 1986), las cuales se caracterizan por presentar sus hojas a modo de rosetas.

A pesar de que *C. tepejilote* y *G. interrupta* son consideradas especies de sotobosque, existen individuos que alcanzan el subdosel (capa boscosa situada entre 10 y 20 m de altura). En estos casos el aumento en la inversión de biomasa en área foliar (menor en *C. tepejilote*) está asociado al aumento del diámetro del tallo en las primeras etapas de desarrollo (e.g. Sylvester y Avalos, 2009), como mecanismo para establecerse mecánicamente (Tomlinson *et al.*, 2011). Una vez pasado el umbral de esta fase, la palma aumenta su altura como una posible medida para evitar la sombra de otras plantas de sotobosque (Gei-Alvarado, 2007) con el fin de obtener la energía necesaria para la reproducción (Oyama y Mendoza, 1990).

En *G. interrupta*, la regresión significativa entre el carbono acumulado en tallos y hojas sugiere que esta especie se comporta como un organismo unitario, razón por la que es posible estimar la cantidad de carbono fijado a través de una o dos variables. El incremento en altura requiere de un equilibrio entre el peso del tallo o su estructura interna, y la biomasa de la copa (Terborgh y Davenport, 2001). Para esto la palma puede

realizar pequeños aumentos en el diámetro, modificar el peso de las partes aéreas o atribuir parte del peso hacia el cono de raíces fúlcreas (Schatz *et al.*, 1985; Gei-Alvarado, 2007). En *C. tepejilote* la utilización del *pst tallo* junto a *pst raíz* da resultados de mayor significancia que cuando se utilizan por separado. Esto debido a que tanto la raíz como el tallo funcionan en conjunto para dar soporte a las hojas, gracias a que los módulos poseen mayor independencia entre sí.

Los resultados sugieren un rápido incremento en altura a través de cambios pequeños de diámetro, tal y como se observa en este y otros estudios (Schatz *et al.*, 1985; Rich *et al.*, 1986; Avalos y Fernández-Otárola, 2010; Tomlinson *et al.*, 2011). Esta forma de crecimiento implica que, 1) conforme las palmas aumentan su altura, disminuyen el margen de seguridad mecánica, 2) la dureza y rigidez del tejido del tallo aumenta, o 3) la corona se vuelve más liviana (Rich *et al.*, 1986). Al comparar las tres especies, el estudio predice que la proporción de biomasa y por lo tanto de carbono destinada a las hojas, es mayor en especies de menor tamaño, como sucede en *A. martiana*, probablemente como respuesta a un estrato con menor intensidad lumínica.

Especies como *Pinanga coronata* (Kimura y Simbolon, 2002), *Mauritellia* (Goodman *et al.*, 2013) y *Welfia* (Schatz *et al.*, 1985), mantienen el diámetro de su tallo a través de las distintas alturas, o no guardan relación con la biomasa, como es el caso de *Attalea speciosa* (Gehring *et al.*, 2011). El incluir la variable diámetro en las ecuaciones alométricas de estas especies no aumenta el valor predictivo del modelo significativamente. En contraste con las plantas leñosas que engrosan su tronco a través del crecimiento secundario, estas especies de palma refuerzan sus diámetros mediante la rediferenciación de células de parénquima en esclerénquima, fibras de xilema primario y células de parénquima con paredes primarias gruesas y endurecidas para aumentar su soporte mecánico (Niklas, 1994).

Según Waterhouse *et al.* (1978) y Rich (1987a), en otras especies de palmas la circunferencia del tallo puede aumentar a través del incremento en el tamaño y espacio

entre las células de parénquima. Especies como *Euterpe oleraceae*, *E. precatória* y *E. edulis*, *Prestoea decurrens*, *P. acuminata*, *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza* tienen la capacidad de balancear el crecimiento en altura al aumentar proporcionalmente su diámetro (Alves *et al.*, 2004; Avalos *et al.*, 2005; Avalos, 2007; Avalos y Fernández-Otárola, 2010). En *Iriartea* (Rich, 1987a), *Socratea* (Rich *et al.*, 1986) y *Euterpe* (Avalos y Fernández-Otárola, 2010), el tallo posee células de expansión que permiten su engrosamiento (Rich, 1987a; Renninger y Phillips, 2012), por lo que para estas tres especies las ecuaciones alométricas para estimar la biomasa sobre el suelo utilizan la variable diámetro (Goodman *et al.*, 2013).

- **Implicaciones selectivas**

A pesar de no tener meristemas secundarios, las palmas muestran un alto grado de integración fenotípica, lo que las diferencia del patrón de construcción modular característico de las plantas leñosas (Tomlinson, 2006). El alto grado de asociación entre las variables morfológicas de la especie *G. interrupta*, apoya la idea de que las palmas se comportan como organismos unitarios. Por esta razón el  $r^2$  de modelos que incluyeron las variables, *dm*, *af* e inclusive *pst tallo* (variables incluidas en el primer componente de esta especie) en una misma ecuación, fue similar al obtenido en modelos donde estas variables se encuentran aisladas. Esta integración morfológica no se cumplió en *C. tepejilote* ni en *A. martiana*, en donde la inclusión de variables pertenecientes a los tres módulos en un mismo modelo, obtuvo  $r^2$  mayores.

Lo anterior puede deberse a la estrategia de captación lumínica utilizada por en *C. tepejilote* y *A. martiana*, para la cual se necesita cierta flexibilidad e independencia de sus módulos. La baja densidad a la mitad del tallo en *C. tepejilote*, que le permite seguir la variación lumínica, refleja la plasticidad de esta especie (e.g. Schatz *et al.*, 1985). Esta plasticidad también se observa en su amplio rango altitudinal y latitudinal (Castillo-Mont *et al.*, 1994; Grayum, 2003), en su facilidad para responder a disturbios, en su capacidad

de producción de raíces adventicias que nacen del tallo, y en su consecuente formación de estolones en casos en que el individuo fuera derribado (observación de campo).

Para *C. tepejilote* los resultados coinciden con el estudio de Oyama y Dirzo (1988) que sostienen que la asignación de biomasa en el tallo aumenta con la altura de la planta, pero contradice lo que menciona este mismo estudio sobre la disminución de biomasa en las hojas conforme la altura aumenta. En este caso, a pesar de que el número de hojas se mantiene similar durante el crecimiento de *C. tepejilote*, el aumento de área foliar incrementa la cantidad de biomasa dedicada a cada hoja proporcionalmente a la altura, como estrategia para lograr una mayor captación de luz (Gei-Alvarado, 2007).

En etapas ontogénicas tempranas de *A. martiana*, la mayor cantidad de biomasa se distribuye en las hojas más que en el tallo. Esto favorece la intercepción de luz como medida adaptativa a las condiciones de sombra propias del sotobosque (King, 1991; Niklas, 1998). La disposición espacial de las hojas a modo de roseta, evita el traslape en la intercepción lumínica para optimizar su recepción (Poorter, 1999). Esta distribución de biomasa en el tejido fotosintético durante las primeras etapas de crecimiento, permite a las palmas de sotobosque enfrentar el aumento de su altura a pesar de las limitaciones lumínicas, y de las pérdidas de tejido foliar que se dan al subir hacia el dosel (Clark y Clark, 1989), o debido al impacto de la caída de ramas (Svenning, 2000).

La variación en el porcentaje de carbono obtenida entre módulos y entre especies se ubica en los rangos estimados por Thomas y Martin (2012) para árboles de bosques tropicales. Lo anterior demuestra que, al igual que en árboles dicotiledóneos, el utilizar el referente general de 45% o 50% como factor para convertir la biomasa seca en carbono (e.g. Barbour *et al.*, 1987; Ares *et al.*, 2002; Cannel *et al.*, 1996) no aplica para todas las especies de palmas. Otro estudio que ejemplifica las diferencias en el porcentaje de carbono acumulado en los distintos tejidos es el de Gehring *et al.* (2011), en el cual *Attalea speciosa*, presento un 42,5% de C en tallos y 39,8% en hojas.

Tal y como sucede en las especies de sotobosque *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Cunningham, 1997) y *Geonoma undata* (Sylvester y Avalos, 2013), es probable que el mayor porcentaje de carbono en el tejido del tallo de *A. martiana*, responda a una reserva para una estrategia de crecimiento por pulsos, o para enfrentar la época reproductiva en caso de que se presente estrés lumínico. Este uso de las reservas de carbono en el tallo es reforzado por el trabajo de Richards y Williamson (1975), donde se demuestra que *Cryosophila guagara* realiza aumentos de altura en grupos masivos de individuos, con el fin de aprovechar los claros producidos en el dosel con la caída de otros árboles.

- **Implicaciones en el presupuesto carbónico tropical**

Cuando se aplicó el factor de corrección de Sprugel (1983), los modelos logarítmicos, tendieron a sobrestimar los valores observados en porcentajes similares a la subestimación de estos mismos sin utilizar los factores de corrección, situación predicha por Sprugel (1983) y Hayes y Shonkwiler (2006) para individuos de gran tamaño. El estudio demuestra que los FC de ecuaciones que incorporan variables cuya relación guarda un comportamiento lineal frente al *C Total (g)*, son mayores que aquellos que muestran una relación logarítmica. Esto demuestra que el desarrollo de un modelo logarítmico o uno lineal va a depender de cómo sean estas relaciones en la especie de estudio. En todo caso se aconseja utilizar las ecuaciones cuyo AIC y RMSE sean menores. Debido a las diferencias entre los resultados obtenidos utilizando o no FC, se aconseja aclarar siempre el uso o desuso de éste, así como su valor. En la creación de modelos alométricos, la utilización de FC debe quedar sujeta a la aproximación que su resultado brinde al cálculo de carbono obtenido en la muestra.

Las ecuaciones alométricas generadas en este estudio permiten aumentar el rango de especies monitoreadas en los inventarios forestales de carbono y sirven de base para el cálculo de este parámetro en especies similares en ecosistemas tropicales. Los resultados generados permiten comprender mejor la importancia que tienen las palmas



de sotobosque en el presupuesto carbónico tropical. Considerar organismos con diámetros menores a 10 cm, reduce el sesgo en la subestimación del cálculo de biomasa y su posterior estimación de carbono en bosques neotropicales hasta en un 10% (DeWalt y Chave, 2004).

A pesar de que las palmas no se ramifican y la densidad de su tallo es significativamente menor que la de árboles dicotiledóneos (Chave *et al.*, 2005), pueden acumular notables cantidades de carbono, debido a su abundancia (ter Steege *et al.*, 2013). La biomasa y la fijación de carbono pueden ser subestimadas por los modelos de árboles dicotiledóneos en proporciones considerables (Goodman *et al.*, 2013).

### **Conclusiones y Recomendaciones**

La relación entre altura y carbono acumulado en hojas, tallos y raíces fue distinta entre especies. Los porcentajes de carbono en los tejidos de hojas, así como en raíces, no fueron significativamente diferentes entre especies, sin embargo en el caso de tallo, el porcentaje de carbono a la mitad de fue menor para *C. tepejilote*.

No se encontró relación entre la densidad del tallo y el carbono total acumulado en las palmas de sotobosque de bosque tropical lluvioso de estudio. A pesar de esto, la distribución de biomasa por módulo refleja que el mayor porcentaje de biomasa en las tres especies se asignó en proporciones similares al tallo. Con respecto a las hojas, *A. martiana* dedicó mayor cantidad de biomasa que *C. tepejilote* y *G.interrupta*, probablemente como medida para incrementar las oportunidades de captación lumínica. Después de la biomasa en tallo, *C. tepejilote* y *G.interrupta* dedicaron una mayor proporción de biomasa a las raíces como una posible medida de soporte mecánico y absorción de nutrientes.

Los patrones de secuestro de carbono reflejan que en palmas de bosque tropical lluvioso, específicamente, en el estrato de sotobosque, los módulos pueden comportarse como unidades fisiológicas dependientes o independientes, y este comportamiento

indicará si para estimar el carbono total fijado pueden utilizarse ecuaciones para árboles dicotiledóneos.

Utilizando esta información, se generaron ecuaciones alométricas específicas para la estimación de carbono total (incluyendo biomasa subterránea) en tres especies de palma de sotobosque (*C. tepejilote*, *A. martiana* y *G. interrupta*), indistintamente de la edad o tamaño del individuo. A través de variables obtenidas en campo, o bien, a través de la transformación de metadatos de biomasa por módulo o área foliar, las ecuaciones aquí presentadas podrán utilizarse para estimar el carbono total de estas especies en ecosistemas similares, así como en otras palmas con estructuras semejantes. Además, a partir de estos modelos se pueden realizar comparaciones entre el carbono acumulado por palmas y el acumulado por árboles dicotiledóneos. El uso de variables que requieren métodos destructivos, así como de medición directa en el campo, permiten al investigador utilizar la ecuación que mejor se adapte al método de inventario forestal, posibilidades de muestreo y/o acceso a metadatos de estudios anteriores.

De esta forma se amplía la base de datos de ecuaciones alométricas para estimar el carbono fijado en especies de palma de sotobosque de bosque tropical lluvioso. Con el fin de mejorar las estimaciones del almacenamiento de carbono en bosques tropicales, se recomienda ampliar la base de datos con especies de palmas pertenecientes a otros estratos y generar ecuaciones a nivel de subfamilias. De igual forma, se sugiere valorar el aporte de las partes reproductivas de estas especies en el almacenamiento de carbono, debido a la contribución sustancial que sus frutos y semillas aportan a la productividad del bosque. Esta alta producción puede incluso competir con el almacenamiento de carbono en periodos de estrés, especialmente en los tallos y hojas, siendo esta competencia mucho mayor en especies que mueren después de haber florecido.

## 7. Referencias Bibliográficas

- Aholoukpè, H., Dubos, B., Flori, A., Deleporte, P., Amadji, G., Chotte, J.L. y Blavet, D. (2013). Estimating aboveground biomass of oil palm: allometric equations for estimating frond biomass. *Forest Ecology and Management*, 292, 122-129.
- Álvarez-Clare, S. y Avalos, G. (2007). Light interception efficiency of the understory palm *Calyptranthes ghiesbreghtiana* under deep shade conditions. *Ecotropica*, 13(1), 57-65. Recuperado de <http://cro.ots.ac.cr/rdmcnfs/datasets/biblioteca/pdfs/nbina-12062.pdf>
- Alves, L.F., Martins, F.R., y Santos, F.A.M. (2004). Allometry of a neotropical palm *Euterpe edulis* Mart. *Acta Botanica Brasileira*, 18(2), 369-374.
- Andersen, K.M., Turner, B.L. y Dalling, J.W. (2010). Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests. *Journal of Biogeography*, 37(2), 278-292.
- Araus, J.L. y Hogan, K. (1994). Leaf Structure and patterns of Photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. *American Journal of Botany*, 81(6), 726-738.
- Ares, A., Boniche, J., Quesada J.P., Yust, R., Molina, E. y Smith, T.J. (2002). Estimación de biomasa por métodos alométricos, nutrientes y carbono en plantaciones de palmito en Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 26(2), 19-30.
- Ataroff, M. y Schwarzkopf, T. (1992). Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia*, 92, 250-256.

- Avalos, G. (2007). Change- in size preference of illegally extracted heart of palm from *euterpe precatoria* (Arecaceae) in Braulio Carrillo National Park. Costa Rica. *Economía Botánica*, 61, 96-98.
- Avalos, G. y Fernández-Otárola, M. (2010). Allometry and stilt root structure of the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) across sites and successional stages. *American Journal of Botany*, 97(3), 388-394.
- Avalos, G., Salazar, D. y Araya, A.L. (2005). Stilt root structure in the Neotropical palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza*. *Biotropica*, 37(1), 44-53.
- Avalos, G. y Sylvester, O. (2010). Allometric estimation of total crown leaf area in the Neotropical palm *Euterpe oleracea*. *Trees Structure and Function*, 24(5), 969-974.
- Baccini, A., Goetz, S.J., Walker, N.T., Laporte, Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J.,... y Houghton, R.A. (2012). Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change*, 2, 182-185.
- Barbour, M.G., Burk, J.H. y Pitts, W.D. (1987). *Terrestrial Plant Ecology*. California: Benjamin Cummings, 688p.
- Beck, H. (2006). A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy*, 87(3), 519-530.
- Bjorholm, S., Svenning, J.C., Skov, F. y Balslev, H. (2005). Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5), 423-429.

- Bodley, J.H., y Benson, F.C. (1980). Stilt-root walking by an iriarteoid palm in the Peruvian Amazone. *Biotropica*, 12(1), 67-71.
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer*. (FAO Forestry Paper, 134). Roma: FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Recuperado de <http://www.fao.org/docrep/w4095e/w4095e00.HTM>
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33(2), 261-304.
- Cannel, M.G.R., Cruickshank, M.M., Mobbs, D.C. (1996). Carbon Storage and sequestration in the forest of Northern Ireland. *Forestry*, 69(2), 155-165.
- Cary, N. (2007). *JMP, Versión 7*. North Carolina, EE.UU.: SAS Institute Inc. 157p.
- Castillo-Mont, J.J., Gallardo, N.R. y Johnson D.V. (1994). The pacaya palm (*Chamaedorea tepejilote*, Arecaceae) and its food use in Guatemala. *Economic Botany*, 48(1), 68-75.
- Chain-Guadarrama, A., Finegan, B., Vilchez, S. y Casanoves, F. (2012). Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 28(5), 463-481.
- Chave, J. (2006). Medición de densidad de madera en árboles tropicales: manual de campo. Toulouse, Francia: PAN-AMAZONIA. Recuperado de [http://www.eci.ox.ac.uk/research/ecodynamics/panamazonia/spanish/wood\\_density\\_spanish.pdf](http://www.eci.ox.ac.uk/research/ecodynamics/panamazonia/spanish/wood_density_spanish.pdf)

- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Folster, H.,... y Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99.
- Chazdon, R.L. (1985). Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *American Journal of Botany*, 72(10), 1493-1502.
- Chazdon, R.L. (1986a). Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal of Tropical Ecology*, (74), 995-1012.
- Chazdon, R.L. (1986b). The costs of leaf support in understory palms: economy versus safety. *American Naturalist*, 127(1), 9-30.
- Chazdon, R.L. (1991). Plant size and form in the understory palm genus *Geonoma*: are species variations on a theme?. *American Journal of Botany*, 78(5), 680-694.
- Chazdon, R.L. (1992). Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understory palm. *Biotropica*, 24(1), 43-51.
- Chazdon, R. L. y Fetcher, N. (1984). Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of ecology*, 72(2), 553-564.
- Clark, D.A., y Clark, D.B. (1989). The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos* 55(2), 225-230.
- Clark, D.A., y Clark, D.B. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distributions tropical rain forest palms. *Ecology*, 76(8), 2581-2594.
- Cole, T.G. y Ewel, J.J. (2006). Allometric equations for four valuable tropical tree species. *Forest Ecology and Management* , 229(1-3), 351-360.

- Corner, E.J.H. (1966). The natural history of palms. Berkeley, EE.UU.: University of California Press. *Op. Cit.* Schatz, G.E., Williamson G.B., Cogswell, C.M. y Stam, A.C. (1985). Stilt roots of arboreal palms. *Biotrópica*, 17, 206-209.
- Cunningham, S.A. (1997). The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rainforest understory palm. *Oecologia*, 111(1), 36-4.
- Da Silva, F., Suwa, R., Kajimoto, T., Ishizuka, M., Higuchi, N. y Kunert, N. (2015). Allometric equations for estimating biomass for *Euterpe Precatoria*, the most abundant palm species in the Amazon. *Forest*, 6(2), 450-463.
- DeWalt, S. y Chave, J. (2004). Structure and biomass of four lowland tropical forest. *Biotrópica*, 36(1), 7-19.
- Dransfield, J. (1978). Growth forms of rain forest palm. En P.T. Tomlinson y M.H. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems* (pp. 247-268). New York, USA: Cambridge University Press.
- Dransfield, J., Uhl, N. W., Asmussen, C. B., Baker, W. J., Harley, M. M., y Lewis, C. E. (2008). *Genera palmarum: The Evolution and Classification of Palms*. Chicago, EE.UU.: University of Chicago Press, 732p.
- Eiserhardt, W.L., Svenning, J.C, Kissling, W.D. y Balslev, H. (2011). Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany*, 108(8), 1391-1416.

- Emilio, T., Quesada, C.A., Costa, F.R.C., Magnusson, W.E., Schiatti, J., Feldpausch, T.R., Brienen, R.J.W.,... Phillips, O.L. (2014). Soil physical conditions limit palm and tree basal area in Amazonian forests. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 215-229.
- Fownes, J.H. y Harrington, R.A. (1991). Allometry of woody biomass and leaf area in five tropical multipurpose trees. *Journal of Tropical Forest Science*, 4(4), 317-330.
- Frangi, J.L., Lugo, A.E. (1985). Ecosystem dynamics of a sub-tropical floodplain forest. *Ecological Monographs*, 55(3), 351-369.
- Gehring, C., Zelarayán, M.L.C., Almeida, R.B. y Moraes, F.H.R. (2011). Allometry of the babassu palm growing on a slash-and-burn agroecosystem of the eastern periphery of Amazonia. *Acta Amazonica*, 41(1), 127-134.
- Gei-Alvarado, M.G. (2007). *Plasticidad en la alometría y estructura de raíces de palmas arborescentes a través de diferentes estadios sucesionales y tipos de suelo en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Costa Rica*. (Tesis de licenciatura, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica).
- Goodman, R.C., Phillips, O.L., Castillo Torres, D. del, Freitas, L., Tapia, S., Monteagudo A., y Baker, T.R. (2013). Amazon palm biomass and allometry. *Forest Ecology and Management*, 310(1), 994-1004.
- Grayum, M.H. (2003). Arecaceae. En B.E. Hammel, M.H Grayum, C. Herrera y N. Zamora (eds.). *Manual de plantas de Costa Rica*, vol. 3, (pp. 201-293). St. Louis, Missouri, Estados Unidos: Missouri Botanical Garden.



- Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (2013). *Cambio climático 2013: bases físicas. Resumen para responsables de políticas*. Ginebra: OMM. Recuperado de:
- Hartshorn, G.S y Hammel, B.E. (1994). Vegetation types and floristic patterns. En: McDade L.A., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A. y Hartshorn, G.S. (eds.). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest* (pp. 73-89). Chicago, EE.UU.: University of Chicago Press.
- Hayes, J.P. y Shonkwiler, J.S. (2006). Allometry, antilog transformation, and the perils of Prediction on the original Scale. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(3), 665-674.
- Houghton, R.A. (2005). Aboveground biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology*, 11(6), 945-958.
- Hughes, R.F. (1997). *Effects of deforestation and land use on biomass, carbon, and nutrient pools in the Los Tuxtlas Region, Mexico*. (Tesis Doctoral, Oregon State University. Department of Forest Science. Oregon, EE.UU.) Recuperado de [http://ir.library.oregonstate.edu/xmlui/bitstream/handle/1957/10888/Hughes\\_R\\_Flint\\_1997.pdf?sequence=1](http://ir.library.oregonstate.edu/xmlui/bitstream/handle/1957/10888/Hughes_R_Flint_1997.pdf?sequence=1)
- Kahn, F., Mejia, K. y Decastro, A. (1988). Species richness and density of palms in terra firme forests of Amazonia. *Biotropica*, 20(4), 266-269.
- Kimura, M. y Simbolon, H. (2002). Allometry and life history of a forest understory palm *Pinanga coronata* (Arecaceae) on Mount Halimun, West Java. *Ecological Research*, 17(3), 323-338.

- King, D.A. (1991). Correlation between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. *Functional Ecology* 5(4), 485-492.
- Küppers, M. (1994). Canopy gaps: Competitive light interception and economic space filling. A matter of whole-plant allocation. En M.M. Caldwell y R.W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environment heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and belowground* (pp. 111-144). New York, EE.UU.: Academic Press.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lloyd, J., Malhi, Y., Almeida, S.,... y Vinceti, B. (2004). Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Serie B: Biological Science*, 359(1443), 421-436.
- Lieberman, M., Lieberman D., Hartshorn D.S. y Peralta R. (1985). Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 73(2), 505-516.
- Lieberman, M. Lieberman D., Lieberman D. y Hartshorn D.S. (1996). Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84(2), 137-152.
- Lima, J.N.A., Suwa, R., Ribeiro, H.P.G.M., Kajimoto, T., Santos, J., Silva, P.R.,... Higuchi, N., (2012). Allometrics models for estimating above-and below-grownd biomass of tropical rainforest at Saõ Gabriel da Cachoeira in upper Rio Negro, Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 277, 163-172.
- Lorenz K. y Lal, R. (2009). *Carbon sequestration in forest ecosystem*. Nueva York, EE.UU: Springer, 277p.

- Macía, M.J., Armesilla, P.J., Cámara-Leret, R., Paniagua-Zambrana, N., Villalba, S., Balslev, H., y Pardo-de Santayana, M. (2011). Palm Uses in Northwestern South America: a quantitative review. *Botanical Review*, 77(4), 462-570.
- Malhi, Y., Baker, T.R., Phillips, O.L., Almeida, S., Alvarez, E., Arroyo, L.,... Lloyd, J. (2004). The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10(5), 563-591.
- McDade L.A., Bawa, K.S., Hespeneide H.A y Hartshorn, G.S (eds.) (1994). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. Chicago, EE.UU.: University Chicago Press, 493p.
- Montagu, K.D., Düttmer, K., Barton, C.V.M y Cowie A.L. (2005). Developing general allometric relationships for regional estimates of carbon sequestration-an example using *Eucalyptus pilularis* from seven contrasting sites. *Forest Ecology and Management*, 204(1), 115-129.
- Montufar, R. y Pintaud, J.C. (2006). Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. *Botanical Journal of the Linneal Society*, 151(1), 127-140.
- Niklas, K.J. (1994). *Plant Allometry: The scaling of Form and Process*. Chicago, EE.UU.: University of Chicago Press. 390p.
- Niklas, K.J. (1998). *Plant Biomechanics: an engineering approach to plant form and function*. Chicago, EE.UU.: University of Chicago Press, 622p.
- Oyama, K. (1993). Are age and weight correlated in *Chamaedorea tepejilote* (Palmae)?. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 381-385.

- Oyama, K. y Dirzo, R. (1988). Biomass allocation in the dioecious tropical palm *Chamaedorea tepejilote* and its life history consequences. *Plant Species Biology*, 3(1), 27-33.
- Oyama, K y Mendoza, A. (1990). Effects of defoliation on Growth, reproduction and survival of a neotropical dioecius palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica*, 22(2), 119-123.
- Paniagua-Zambrana, N.Y. (2005). Diversidad, densidad, distribución y uso de las palmas en la región del Madidi, noreste del departamento de La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 40(3), 265-280.
- Peres, C.A. (1994). Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26(3), 285-294. Recuperado de <http://www.uea.ac.uk/~e436/Palms Biotropica 1994.pdf>
- Phillips, O. L., Higuchi, N., Vieira, S., Baker, T. R., Chao, K.-J. y Lewis, S. L. (2009) Changes in Amazonian Forest Biomass, Dynamics, and Composition, 1980–2002. En M. Keller, M. Bustamante, J. Gash and P. Silva Dias (eds.). *Amazonia and Global Change* (pp. 373-387). Washington, D.C., EE.UU.: American Geophysical Union.
- Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13(3), 396-410.
- Quirós, D. y Finegan, B. (1994). *Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación*. (Serie Técnica. Informe Técnico; 225). Turrialba, Costa Rica: CATIE. 25p.

- Redondo-Brenes, A. y Montagnini, F. (2006). Growth, productivity, aboveground biomass, and carbón sequestration of pure and mixed native tree plantations in the Caribbean lowlands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 232(1-3), 168-178.
- Renninger, H.J. y Phillips, N. (2012). "Secondary stem lengthening" in the palm *Iriartea deltoidea* (Arecaceae) provides an efficient and novel method for height growth in a tree form. *American Journal of Botany*, 99(4), 607-613.
- Richards, P. y Williamson, G.B. (1975). Treefalls and patterns of understory species in a wet lowland tropical forest. *Ecology*, 56(5), 1226-1229.
- Rich, P.M. (1987a). Developmental analysis of the stem of *Welfia georgii*, *Iriartea gigantea*, and other arborescent palms; implication for mechanical support. *American Journal of Botany*, 74(6), 792-802.
- Rich, P.M. (1987b). Mechanical structure of the stem of arborescent palms. *Botanical Gazette*, 148(1), 42-50.
- Rich, P.M., Helenurm, K., Kearns, D., Morse, S.R., Palmer, M.W. y Short, L. (1986). Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 113(3), 241-246.
- Sanford, R.L., Luvall, J., Paaby, P. y Phillips, E. (1994). The La Selva Ecosystem: climate, geomorphology and aquatic systems. En: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (eds.). *La Selva Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest* (pp. 19-33). Chicago, EE.UU.: University Chicago Press.

- Schatz, G.E., Williamson, G.B., Cogswell, C.M. y Stam, A.C. (1985). Stilt roots of arboreal palms. *Biotrópica*, 17, 206-209.
- Schmid, R. (1970). Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana* (palmae). II Pollination by Syrphids flies. *Reproductive Biology*, 14, 39-49.
- Schubert T.H., Strand, R.F., Cole, T.G., McDuffie, K.E. (1988). Equation for predicting biomass of six introduced species, island of Hawaii. (Research Note PSW; 401). Berkeley, EE.UU.: U.S. Department of Agriculture, Forest Service
- Shinozaki K., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T. (1964a). A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14, 97-105.
- Shinozaki K., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T. (1964b). A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory: II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology*, 14, 133-139.
- Sierra, C.A., Valle, J.I. del, Orrego, S.A., Moreno, F.H., Harmon, M.E., Zapata, M.,... y Benjumea, J.F. (2007). Total carbon stocks in a tropical forest landscape of the Porce region, Colombia. *Forest Ecology Management*, 243(2-3), 299-309.
- Smith, D.N. y Killeen, T.J. (1998). A comparison of the structure and composition of montane and lowland tropical forest in the Serranía Pilón Lajas, Beni, Bolivia. En F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring* (pp. 681-700). (Man and the Biosphere Series, 22). Carnforth, England: UNESCO, The Parthenon Publishing Group.

- Sorensen, M.V., Tovarante, J., Bocher, P.K., Balslev, H. y Barfod, A.S. (2013). Spatial distribution and environmental preferences of 10 economically important forest palms in western South America. *Forest Ecology and Management*, 307(1), 284-29.
- Souza, A.F., Martins, F.R. y Bernacci, L.C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: An ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*, 81(2), 101-112.
- Sprugel, D.G. (1983). Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64(1), 209-210.
- Svenning, J.C. (2000). Growth strategies of clonal palms (Arecaceae) in a Neotropical rainforest, Yasuní, Ecuador. *Australian Journal of Botany*, 48(2), 167-178.
- Svenning, J.C. (2001). On the Role of Microenvironmental Heterogeneity in the Ecology and Diversification of Neotropical Rain-Forest Palms (Arecaceae). *Botanical Review*, 67(1), 1-53.
- Svenning, J.C. (2002). Crown Illumination Limits the Population Growth Rate of a Neotropical Understory Palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*, 159(2), 185-199.
- Swaine, M.D. (1983). Stilt roots and ephemeral germination sites. *Biotrópica*, 15, 240.
- Sylvester, O. y Avalos, G. (2009). Illegal palm heart (*Geonoma edulis*) harvest in Costa Rican national parks: Patterns of consumption and extraction. *Economic Botany*, 63(2), 179-189.

- Sylvester, O., Avalos, G. y Chávez, N. (2012). Notes on the Ethnobotany of Costa Rica's Palms. *Costa Rican Ethnobotany*, 56(4), 190-201.
- Sylvester, O. y Avalos, G. (2013). Influence of Light conditions on the allometry and growth of the Understory palm *Geonoma undata* Subsp. *edulis* (Arecaceae) of Neotropical Cloud Forest. *American Journal of Botany*, 100(12), 1-7.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E., Phillips, O.L., Castilho, C.V.,... Silman, M.R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342(6156), 325-334.
- Thenkabail, P.S., Stucky, N., Griscom, B.W., Ashton, M.S., Diels, J., Van der Meer, B. y Enclona, E. (2004). Biomass estimations and carbon stock calculations in the oil palm plantations of African derived savannas using IKONOS data. *International Journal Remote Sensing*, 25(23), 5447-5472.
- Terborgh, J. y Andresen, E. (1998). The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal Tropical Ecology*, 14(5), 645-664.
- Terborgh, J y Davenport, L. (2001). Endogenous and exogenous control of leaf morphology in *Iriartea deltoidea* (Palmae). *Journal of Tropical Ecology*, 17(5), 695-703.
- Thomas, S. C. y Martin, A. R. (2012). Carbon content of tree tissues: a synthesis. *Forests*, 3(2), 332-352.
- Tomlinson, P.B. (1990). *The Structural Biology of Palms*. Oxford, Inglaterra: Clarendon Press, 496p.



- Tomlinson, P.B (2006). The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(1), 5-14.
- Tomlinson, P.B., Horn, J.W. y Fisher, J.B. (2011). *The anatomy of palms*. New York, EE.UU.: Oxford University Press. 251p.
- Valladares, F. y Niinemets, U. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39, 237-257.
- Vormisto, J., Svenning, J.C., Hall, P. y Balslev, H. (2004). Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal Ecology*, 92(4), 577-588.
- Waterhouse, J.T., L.S. Quinn y C.J. Quinn. (1978). Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunninghamia*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 77(2), 73-93.
- West, G.B., Brown, J.H., y Enquist, B.J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309), 122-126.
- Williamson, G.B. y Wiemann, M.C. (2010). Measuring wood specific gravity correctly. *American Journal Botany*, 97(3), 519-524.
- White, J. (1981). The allometric interpretation of the self-thinning rule. *Journal of theoretical biology*, 89(3), 475-500.
- Whitesell C.D., Miyasaka, S.C., Strand, R.F., Schubert, T.H. y McDuffie, K.E. (1988). *Equation of predicting biomass in 2 to 6-y-old Eucalyptus saligna in Hawaii*.

(Research Note PSW; 402). Berkeley, EE.UU.: U.S. Department of Agriculture,  
Forest Service, Pacific Southwest Experiment Station Research.

## Cuadros y Figuras

**Cuadro 1:** Lista de las variables medidas en tres especies de palmas de sotobosque con su respectiva abreviatura, tamaño muestral y rango de datos obtenidos. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

Variable	Abreviatura	<i>C. tepejilote</i>	<i>G. interrupta</i>	<i>A. martiana</i>
Número de individuos	<i># ind. (#)</i>	22	9	15
Altura del tallo aéreo	<i>h (cm)</i>	36 - 682	69 - 1162	4 - 82
Diámetro del tallo:				
- sobre el cono de raíces	<i>db (cm)</i>	1,3 - 5,1	4,8 - 13,2	1,6 - 3,9
- a la mitad del tallo aéreo	<i>dm (cm)</i>	1,4 - 3,8	4,3 - 9,0	1,4 - 3,3
- en el extremo distal	<i>da (cm)</i>	1,6 - 3,9	3,5 - 8,8	1,4 - 3,2
Número de frondas	<i>f (#)</i>	3 - 6	6 - 20	9 - 26
Área foliar	<i>af (cm<sup>2</sup>)</i>	2205 - 46533	15762 - 225445	1290 - 30423
Peso seco total del tallo	<i>pst tallo (g)</i>	13,2 - 2003,7	234,6 - 32671,6	4,8 - 392,1
Peso seco total de las hojas	<i>pst hojas (g)</i>	18,3 - 337,5	136,9 - 5168	0,3 - 292,2
Peso seco total de la raíz	<i>pst raíz (g)</i>	6,8 - 1146,5	26,1 - 19648,5	2,6 - 79,0
Peso seco total de la planta	<i>pst total (g)</i>	45,5 - 2931,2	397,6 - 54513,6	20,1 - 630,0
Carbono en gramos en:				
- tallo	<i>C (g) en tallo</i>	5,5 - 896,9	89,3 - 14663,0	2,1 - 180,4
- hojas	<i>C (g) en hojas</i>	10,9 - 154,7	60,6 - 2210,2	5,4 - 129,8
- raíz	<i>C (g) en raíz</i>	3,0 - 510,7	11,1 - 6668,2	1,1 - 29,9
Contenido total de carbono				
en gramos	<i>C Total (g)</i>	19,4 - 1309,0	161,0 - 22220,5	8,6 - 285,7

**Cuadro 2:** Densidad (g/mL) promedio de muestra seca y desviación estándar, de tres segmentos de tallo (base del tallo sobre la corona de raíces (*Base*), mitad del tallo (*Mitad*) y extremo distal, por debajo de la hoja más vieja (*Ápice*)) en tres especies de palma del sotobosque del bosque lluvioso. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

Muestra de tallo	Especie			F	gl	p
	<i>A. martiana</i>	<i>C. tepejilote</i>	<i>G. interrupta</i>			
Ápice	0,31 ± 0,06	0,27 ± 0,06	0,26 ± 0,05	1,883	2,42	0,165
Mitad	0,37 ± 0,10	0,28 ± 0,10 (*)	0,38 ± 0,10	4,312	2,42	0,020
Base	0,38 ± 0,10	0,32 ± 0,13	0,44 ± 0,18	2,331	2,42	0,110

(\*) Diferencia significativa entre especies.

**Cuadro 3:** Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el *C Total (g)* en la palma de sotobosque *C. tepejilote* en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014.  $Y = C \text{ Total (g)}$ ,  $M_T$  = total de biomasa seca,  $h$  = altura del tallo aéreo (cm),  $pst$  = peso seco total (g),  $af$  = área foliar (cm<sup>2</sup>),  $dm$  = diámetro a la mitad del tallo (cm), RMSE = error de la raíz cuadrada media, AIC = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos.

# modelo	Variables Predictoras	Fórmula	RMSE	AIC	r <sup>2</sup>	P
Lineal						
1	$M_T$	$y = -1,858 + 0,439 \times M_T$	13,248	115,6	0,999	<0,0001
2	$h, pst \text{ tallo}, pst \text{ raiz}$	$y = 16,187 + 0,138 \times h + 0,459 \times pst \text{ tallo} + 0,443 \times pst \text{ raiz}$	28,524	151,0	0,994	<0,0001
3	$af, pst \text{ tallo}, pst \text{ raiz}$	$y = 4,938 + 0,002 \times af + 0,452 \times pst \text{ tallo} + 0,467 \times pst \text{ raiz}$	28,528	151,0	0,994	<0,0001
4	$pst \text{ raíz}, pst \text{ tallo}$	$y = 29,284 + 0,461 \times pst \text{ tallo} + 0,506 \times pst \text{ raíz}$	31,128	154,0	0,992	<0,0001
5	$h, af, pst \text{ tallo}$	$y = -65,20 + 0,587 \times h + 0,004 \times af + 0,478 \times pst \text{ tallo}$	77,978	195,3	0,955	<0,0001
6	$h, pst \text{ tallo}$	$y = -18,457 + 0,742 \times h + 0,505 \times pst \text{ tallo}$	83,373	197,4	0,946	<0,0001
7	$af, pst \text{ tallo}$	$y = -68,649 + 0,010 \times af + 0,501 \times pst \text{ tallo}$	108,800	209,1	0,908	<0,0001
8	$pst \text{ tallo}$	$y = 96,872 + 0,619 \times pst \text{ tallo}$	144,230	220,6	0,829	<0,0001
9	$pst \text{ raíz}$	$y = 148,297 + 0,872 \times pst \text{ raíz}$	206,940	236,5	0,648	<0,0001
10	$h, dm, af$	$y = -251,974 + 0,748 \times h + 82,176 \times d + 0,010 \times af$	229,550	242,8	0,610	0,0006
11	$h, dm$	$y = -436,950 + 0,957 \times h + 208,361 \times d$	234,090	242,8	0,572	0,0003
12	$h$	$y = 80,519 + 1,378 \times h$	246,517	244,2	0,500	0,0002
13	$dm$	$y = -767,364 + 395,126 \times dm$	264,258	247,3	0,425	0,0010
Logarítmico						
14	$h, pst \text{ tallo}, pst \text{ raiz}$	$Y = 1,121 \times h^{0,252} \times pst \text{ tallo}^{0,453} \times pst \text{ raíz}^{0,316} \times (1,01)$	0,111	-93,1	0,991	<0,0001
15	$af, pst \text{ tallo}, pst \text{ raiz}$	$Y = 1,960 \times af^{0,009} \times pst \text{ tallo}^{0,475} \times pst \text{ raíz}^{0,420} \times (1,01)$	0,164	-76,0	0,981	<0,0001
16	$pst \text{ raíz}, pst \text{ tallo}$	$Y = 2,096 \times pst \text{ tallo}^{0,476} \times pst \text{ raíz}^{0,424} \times (1,01)$	0,159	-78,0	0,981	<0,0001
17	$h, af, pst \text{ tallo}$	$Y = 0,098 \times h^{0,423} \times af^{0,287} \times pst \text{ tallo}^{0,507} \times (1,02)$	0,212	-64,7	0,968	<0,0001

**Cuadro 3 (continuación):** Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el *C Total (g)* en la palma de sotobosque *C. tepejilote* en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014.  $Y = C \text{ Total (g)}$ ,  $M_T$  = total de biomasa seca,  $h$  = altura del tallo aéreo (cm),  $pst$  = peso seco total (g),  $af$  = área foliar (cm<sup>2</sup>),  $dm$  = diámetro a la mitad del tallo (cm), RMSE = error de la raíz cuadrada media, AIC = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos.

# modelo	Variables Predictoras	Fórmula	RMSE	AIC	r <sup>2</sup>	P
18	<i>h, pst tallo</i>	$Y = 0,599 \times h^{0,540} \times pst \text{ tallo}^{0,583} \times (1,03)$	0,240	-60,0	0,956	<0,0001
19	<i>af, pst tallo</i>	$Y = 0,047 \times pst \text{ tallo}^{0,582} \times af^{0,539} \times (1,05)$	0,301	-50,0	0,931	<0,0001
20	<i>pst tallo</i>	$Y = 2,552 \times pst \text{ tallo}^{0,821} \times (1,08)$	0,392	-39,4	0,877	<0,0001
21	<i>pst raíz</i>	$Y = 5,165 \times pst \text{ raíz}^{0,774} \times (1,09)$	0,414	-36,9	0,863	<0,0001
22	<i>h, dm, af</i>	$Y = 0,013 \times h^{0,593} \times dm^{0,797} \times af^{0,606} \times (1,11)$	0,464	-30,2	0,845	<0,0001
23	<i>h, dm</i>	$Y = 0,576 \times h^{0,758} \times dm^{2,052} \times (1,14)$	0,507	-27,1	0,805	<0,0001
24	<i>h</i>	$Y = 0,581 \times h^{1,179} \times (1,18)$	0,582	-21,9	0,728	<0,0001
25	<i>dm</i>	$Y = 3,320 \times dm^{4,080} \times (1,26)$	0,644	-17,5	0,669	<0,0001

**Cuadro 4:** Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el  $C\ Total\ (g)$  en la palma de sotobosque *A. martiana* en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014.  $Y = C\ Total\ (g)$ ,  $M_T$  = total de biomasa seca,  $h$  = altura del tallo aéreo (cm),  $pst$  = peso seco total (g),  $af$  = área foliar ( $cm^2$ ),  $dm$  = diámetro a la mitad del tallo (cm), RMSE = error de la raíz cuadrada media, AIC = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos.

# modelo	Variables Predictoras	Fórmula	RMSE	AIC	$r^2$	P
Lineal						
1	$M_T$	$Y = -2,770 + 0,456 \times M_T$	2,762	32,3	0,999	<0,0001
2	$af, pst\ tallo$	$Y = 11,573 + 0,005 \times af + 0,416 \times pst\ tallo$	16,294	86,4	0,962	<0,0001
3	$f, pst\ tallo$	$Y = -66,665 + 8,433 \times f + 0,418 \times pst\ tallo$	16,64	87,0	0,961	<0,0001
4	$h, da, af$	$Y = -104,727 + 1,353 \times h + 49,322 \times da + 0,005 \times af$	24,019	98,7	0,925	<0,0001
5	$h, da, f$	$Y = -187,080 + 1,222 \times h + 53,597 \times da + 8,806 \times f$	29,233	104,6	0,889	<0,0001
6	$h, af$	$Y = -11,048 + 1,632 \times h + 0,006 \times af$	33,021	107,6	0,845	<0,0001
7	$h, f$	$Y = -107,023 + 1,492 \times h + 11,332 \times f$	38,162	111,9	0,793	<0,0001
8	$pst\ tallo$	$Y = 44,243 + 0,555 \times pst\ tallo$	38,709	111,5	0,769	<0,0001
9	$h, pst\ tallo$	$Y = 54,660 - 0,590 \times h + 0,643 \times pst\ tallo$	39,262	112,7	0,781	0,0001
10	$h, da$	$Y = -135,947 + 1,456 \times h + 85,486 \times da$	46,678	118,0	0,690	0,0009
11	$da$	$Y = -127,897 + 107,295 \times da$	55,737	122,5	0,521	0,0024
12	$h$	$Y = 46,251 + 2,102 \times h$	62,587	126,0	0,350	0,0119
Logarítmico						
13	$af, pst\ tallo$	$Y = 0,305 \times af^{0,340} \times pst\ tallo^{0,583} \times (1,01)$	0,140	-56,2	0,979	<0,0001
14	$f, pst\ tallo$	$Y = 0,488 \times f^{0,934} \times pst\ tallo^{0,602} \times (1,01)$	0,134	-57,5	0,978	<0,0001
15	$h, da, af$	$Y = 0,038 \times h^{0,217} \times da^{1,603} \times af^{0,629} \times (1,06)$	0,355	-27,7	0,880	<0,0001
16	$h, da, f$	$Y = 0,126 \times h^{0,159} \times da^{1,793} \times f^{1,685} \times (1,08)$	0,404	-26,6	0,870	<0,0001
17	$h, af$	$Y = 0,017 \times h^{0,236} \times af^{0,862} \times (1,13)$	0,492	-18,6	0,748	0,0003

**Cuadro 4 (continuación):** Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el *C Total (g)* en la palma de sotobosque *A. martiana* en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014.  $Y = C \text{ Total (g)}$ ,  $M_T$  = total de biomasa seca,  $h$  = altura del tallo aéreo (cm),  $pst$  = peso seco total (g),  $af$  = área foliar (cm<sup>2</sup>),  $dm$  = diámetro a la mitad del tallo (cm), RMSE = error de la raíz cuadrada media, AIC = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos.

# modelo	Variables Predictoras	Fórmula	RMSE	AIC	r <sup>2</sup>	P
18	$h, f$	$Y = 0,088 \times h^{0,160} \times f^{2,393} \times (1,17)$	0,562	-14,6	0,670	0,0013
19	$pst \text{ tallo}$	$Y = 3,016 \times pst \text{ tallo}^{0,757} \times (1,03)$	0,243	-40,6	0,934	<0,0001
20	$h, pst \text{ tallo}$	$Y = 3,190 \times h^{-0,027} \times pst \text{ tallo}^{0,766} \times (1,03)$	0,252	-38,7	0,934	<0,0001
21	$h, da$	$Y = 2.954 \times h^{0,363} \times da^{2,612} \times (1,18)$	0,575	-13,9	0,655	0,0017
22	$da$	$Y = 8.750 \times da^{2,841} \times (1,21)$	0,561	-12,3	0,561	0,0013
23	$h$	$Y = 16.660 \times h^{0,518} \times (1,43)$	0,842	-3,3	0,198	0,0963



**Cuadro 5:** Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el  $C_{total}$  (g) en la palma de sotobosque *G. interrupta* en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014.  $Y = C_{Total}$  (g),  $M_T$  = total de biomasa seca,  $h$  = altura del tallo aéreo (cm),  $pst$  = peso seco total (g),  $af$  = área foliar (cm<sup>2</sup>),  $dm$  = diámetro a la mitad del tallo (cm), RMSE = error de la raíz cuadrada media, AIC = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos.

# modelo	Variabes predictoras	Fórmula	RMSE	AIC	r <sup>2</sup>	P
Lineal						
1	$af, pst\ tallo$	$Y = -683,320 + 0,019 \times af + 0,621 \times pst\ tallo$	287,300	104,2	0,9991	<0,0001
2	$M_T$	$Y = 113,242 + 0,421 \times M_T$	532,300	114,7	0,9964	<0,0001
3	$h, dm, af$	$Y = -15945,95 + 8,072 \times h + 3353,063 \times dm - 0,008 \times af$	821,7	123,5	0,9940	<0,0001
4	$h, dm$	$Y = -15082,490 + 8,202 \times h + 3066,970 \times dm$	803,450	122,8	0,9931	<0,0001
5	$h, dm, f$	$Y = -14941,370 + 8,368 \times h + 3093,970 \times dm - 29,960 \times f$	875,180	124,6	0,9931	<0,0001
6	$f, pst\ tallo$	$Y = -1582,057 + 173,754 \times f + 0,664 \times pst\ tallo$	829,86	123,3	0,9926	<0,0001
7	$h, pst\ tallo$	$Y = 617,317 - 1,717 \times h + 0,762 \times pst\ tallo$	958,500	125,9	0,9901	<0,0001
8	$pst\ tallo$	$Y = 176,839 + 0,714 \times pst\ tallo$	919,620	124,6	0,9894	<0,0001
9	$h, af$	$Y = -5244,454 + 14,717 \times h + 0,498 \times af$	2730,500	144,8	0,9199	0,0005
10	$h, f$	$Y = -7875,756 + 17,373 \times h + 434,183 \times f$	3674,600	150,1	0,8549	0,0031
11	$dm$	$Y = -1815,192 + 4337,672 \times dm$	1939,585	138,0	0,9528	<0,0001
12	$h$	$Y = -4477,572 + 21,472 \times h$	3616,917	149,2	0,8360	0,0006
Logarítmico						
13	$af, pst\ tallo$	$Y = 0,067 \times af^{0,361} \times pst\ tallo^{0,809} \times (1,01)$	0,123	-35,4	0,9952	<0,0001
14	$h, dm, af$	$Y = 0,008 \times h^{1,181} \times dm^{1,268} \times af^{0,319} \times (1,02)$	0,173	-28,9	0,9921	<0,0001
15	$h, dm$	$Y = 0,062 \times h^{1,322} \times dm^{1,644} \times (1,02)$	0,212	-25,6	0,9858	<0,0001
16	$h, dm, f$	$Y = 0,052 \times h^{1,187} \times dm^{1,504} \times f^{0,490} \times (1,02)$	0,199	-26,4	0,9895	<0,0001
17	$f, pst\ tallo$	$Y = 0,680 \times f^{0,0545} \times pst\ tallo^{0,852} \times (1,02)$	0,173	-29,3	0,9906	<0,0001

**Cuadro 5 (continuación):** Resumen de los modelos de regresión utilizados para determinar el  $C_{total}$  (g) en la palma de sotobosque *G. interrupta* en el Corredor Biológico San Juan La Selva, Heredia, Costa Rica, 2014.  $Y = C_{Total}$  (g),  $M_T$  = total de biomasa seca,  $h$  = altura del tallo aéreo (cm),  $pst$  = peso seco total (g),  $af$  = área foliar (cm<sup>2</sup>),  $dm$  = diámetro a la mitad del tallo (cm), RMSE = error de la raíz cuadrada media, AIC = índice del criterio de Akaike. En paréntesis el factor de corrección de para los modelos logarítmicos.

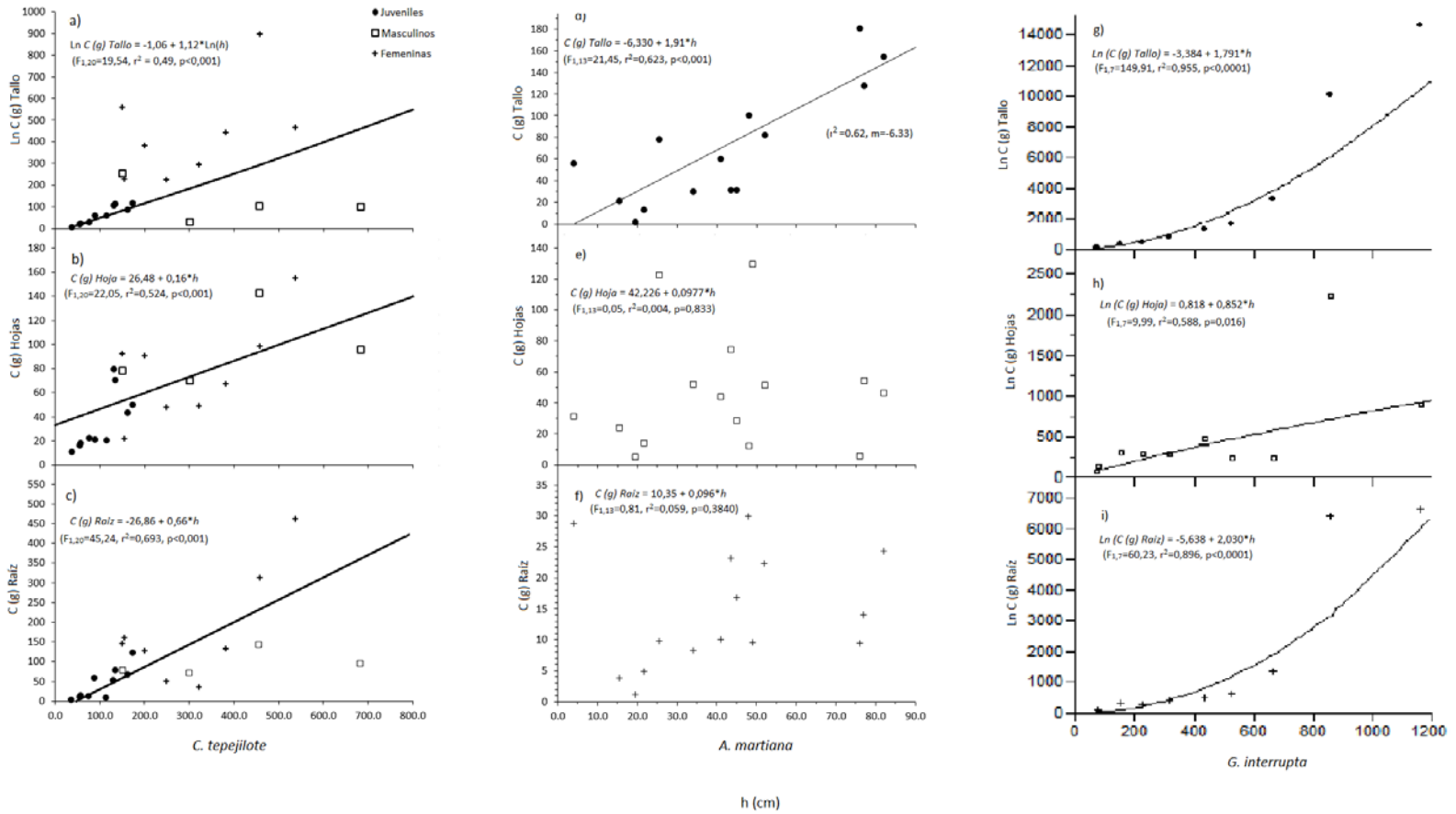
# modelo	Variables Predictoras	Fórmula	RMSE	AIC	r <sup>2</sup>	P
18	$h, pst$ tallo	$Y = 1,387 \times h^{-0,127} \times pst \text{ tallo}^{1,024} \times (1,02)$	0,210	-25,8	0,9861	<0,0001
19	$pst$ tallo	$Y = 1,140 \times pst \text{ tallo}^{0,955} \times (1,02)$	0,196	-26,6	0,9858	<0,0001
20	$h, af$	$Y = 0,001 \times h^{1,198} \times af^{0,672} \times (1,05)$	0,315	-18,4	0,9686	<0,0001
21	$h, f$	$Y = 0,082 \times h^{1,313} \times f^{1,030} \times (1,09)$	0,416	-13,4	0,9453	0,0002
22	$dm$	$Y = 2,221 \times dm^{4,182} \times (3,64)$	1,005	1,8	0,6260	0,0111
23	$h$	$Y = 0,137 \times h^{1,656} \times (1,15)$	0,445	-12,8	0,9268	<0,0001

**Cuadro 6:** Resultados de los porcentajes de varianza explicado por cada una de las variables predictoras en el análisis de componentes principales según especie. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

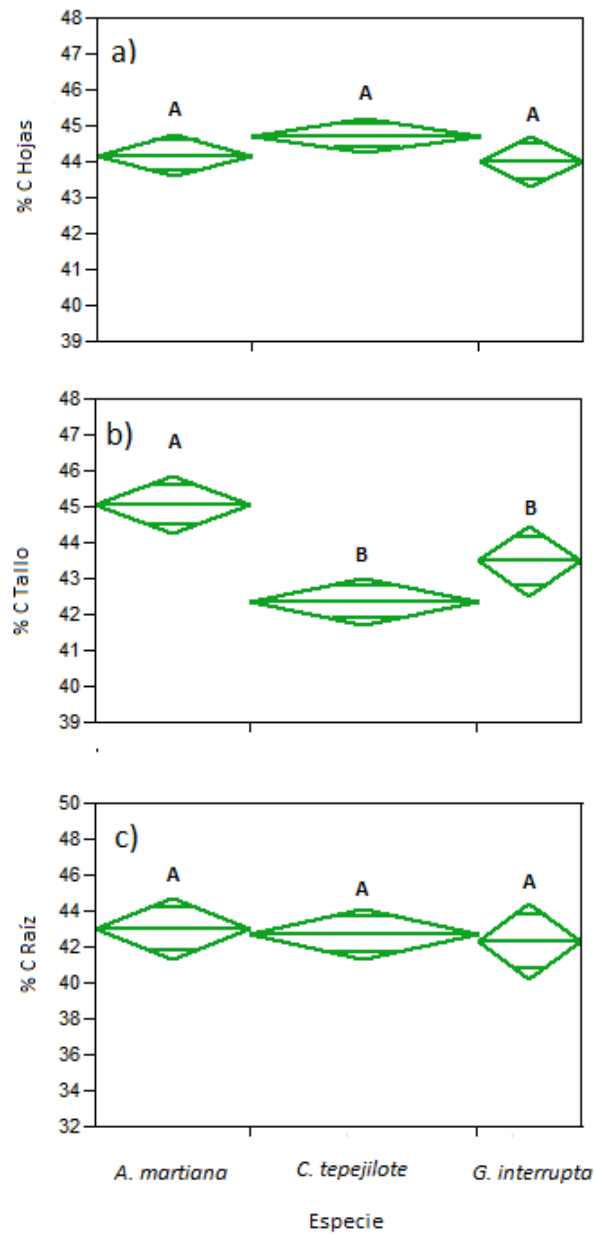
Variables predictoras	<i>C. tepejilote</i>		<i>A. martiana</i>		<i>G. interrupta</i>	
	Componente Principal 1	Componente Principal 2	Componente Principal 1	Componente Principal 2	Componente Principal 1	Componente Principal 2
$M_T$	0,31142	-0,14070	0,38635	0,04989	0,31651	0,01673
$h$	0,29343	-0,17750	0,22927	0,37270	0,29918	0,28466
$db$	0,30505	-0,09640	0,21847	0,40101	0,28549	-0,18497
$dm$	0,31300	-0,03637	0,32675	0,30833	0,31207	-0,13651
$da$	0,24387	-0,00813	0,30841	0,00354	0,28440	-0,35781
$f$	0,30406	0,04834	0,33816	-0,21570	0,28865	-0,01403
$af$	0,34489	0,07637	0,31291	-0,26071	0,29610	-0,24465
$pst\ tallo$	0,24366	-0,11420	0,32530	0,24385	0,31398	0,05315
$pst\ hojas$	0,30975	-0,24067	0,26674	-0,33217	0,28116	-0,29622
$pst\ raíz$	0,29124	-0,09455	0,12460	0,25590	0,31092	0,02534
$\rho b$	0,11017	0,60407	0,26129	-0,20907	0,24028	0,47370
$\rho m$	0,12449	0,59833	0,19280	-0,10797	0,20716	0,59883
$\rho a$	0,24387	0,35643	0,19585	0,44413	0,06770	0,05971
Porcentaje acumulativo de la varianza	57,76	76,10	48,58	67,54	72,74	85,24

**Cuadro 7:** Coeficiente de correlación entre el C (g) acumulado en los tres principales órganos de palmas de sotobosque según especie. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

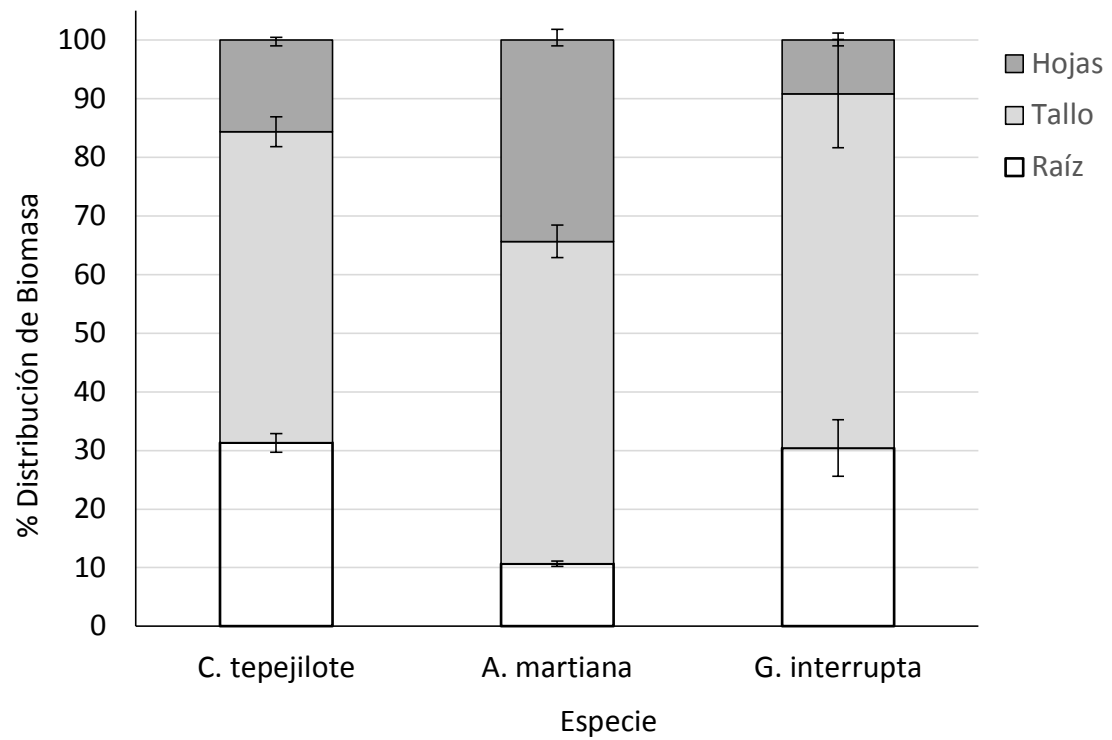
Especie		C (g) Tallo	C (g) Hojas
<i>C. tepejilote</i>	C (g) Hojas	0,4973	-
	C (g) Raíz	0,4934	0,6684
<i>A. martiana</i>	C (g) Hojas	0,2428	-
	C (g) Raíz	0,2790	-0,0004
<i>G. interrupta</i>	C (g) Hojas	0,7115	-
	C (g) Raíz	0,9781	0,8376



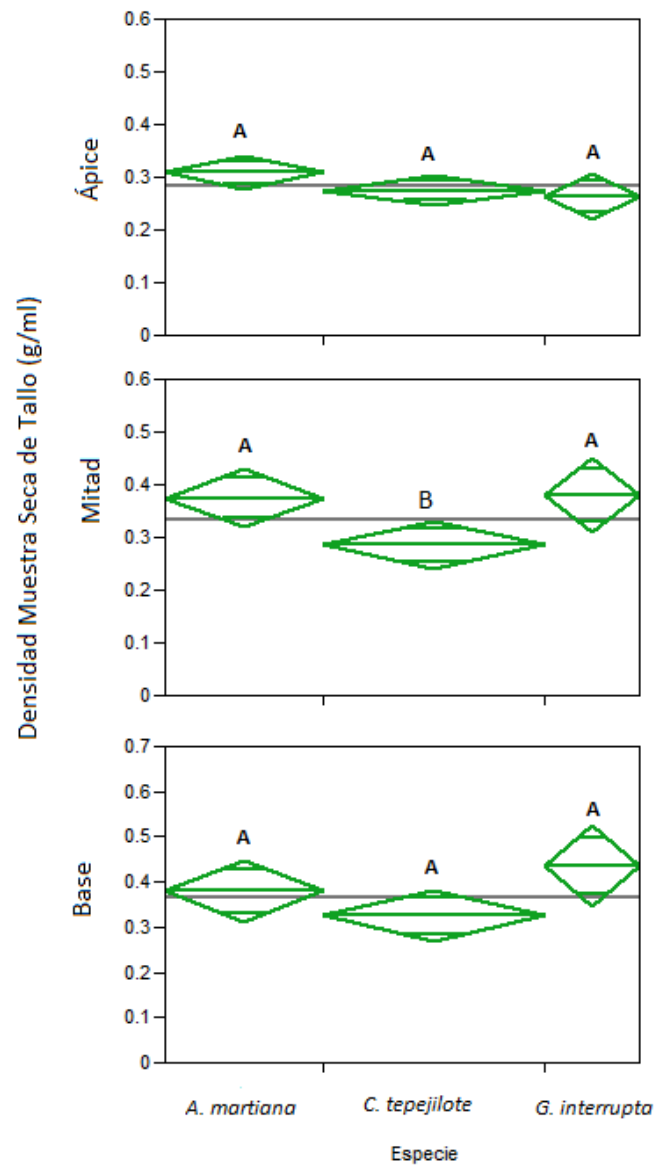
**Fig. 1:** Relación entre altura ( $h$ ) y carbono acumulado ( $C$  (g)) en tres palmas de sotobosque: *C. tepejilote*, *A. martiana* y *G. interrupta* según órgano. Fig. 1a: relación logarítmica tanto en el eje y como en el eje x, Fig. 1b, c y d: relación lineal, Fig. 1e y f: sin relación, Fig 1g, h e i: relación logarítmica en el eje x. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.



**Fig. 2:** Porcentaje de C en: a) hojas, b) tallos y c) raíces de tres especies de palma de sotobosque. Letras mayúsculas sobre las cajas representan el resultado del análisis *post hoc* Tukey-Kramer, donde letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el porcentaje de C para el mismo órgano entre especies. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

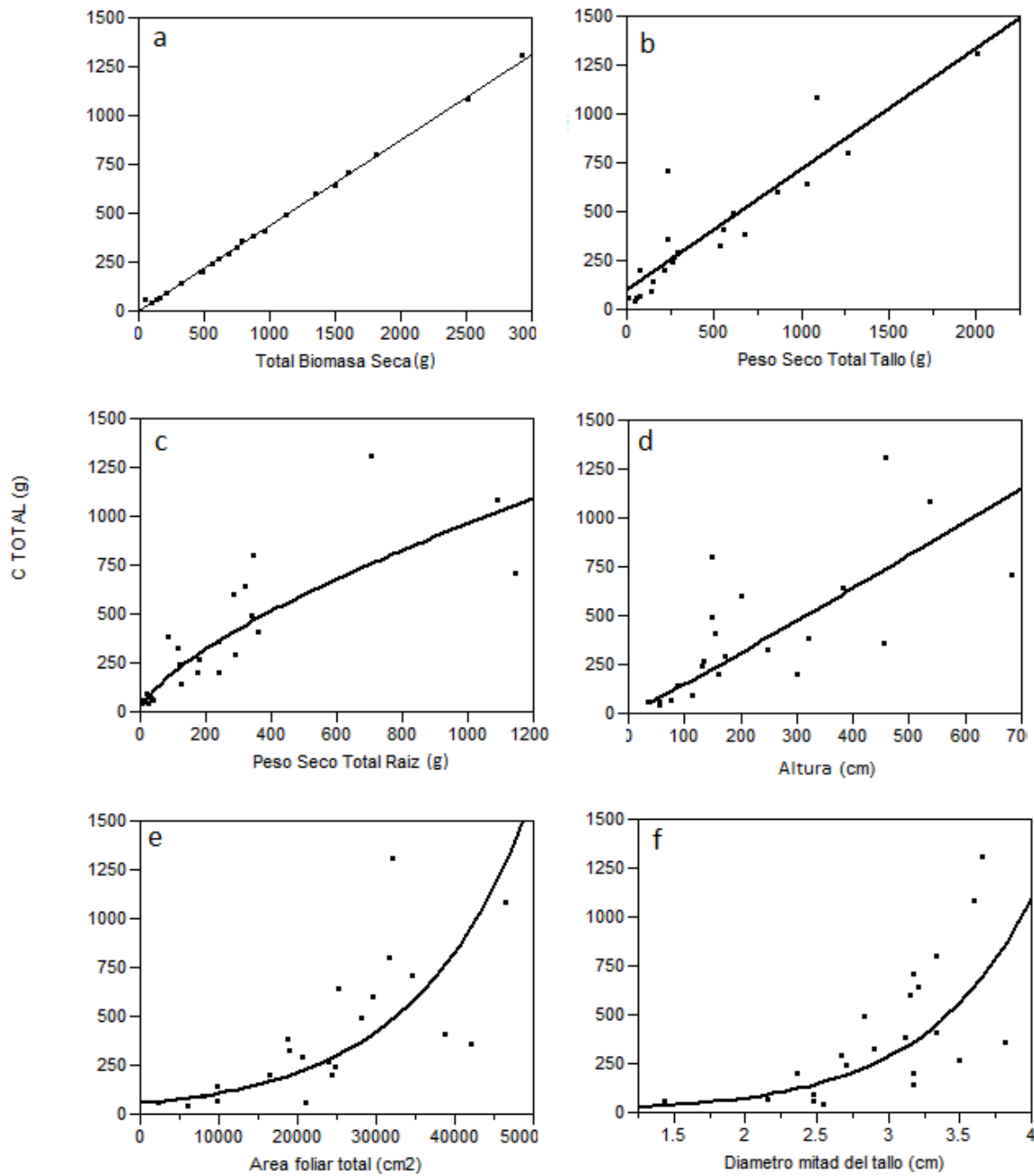


**Fig. 3:** Porcentaje de distribución de carbono y desviación estándar para tres especies de palmas de sotobosque, según órgano. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

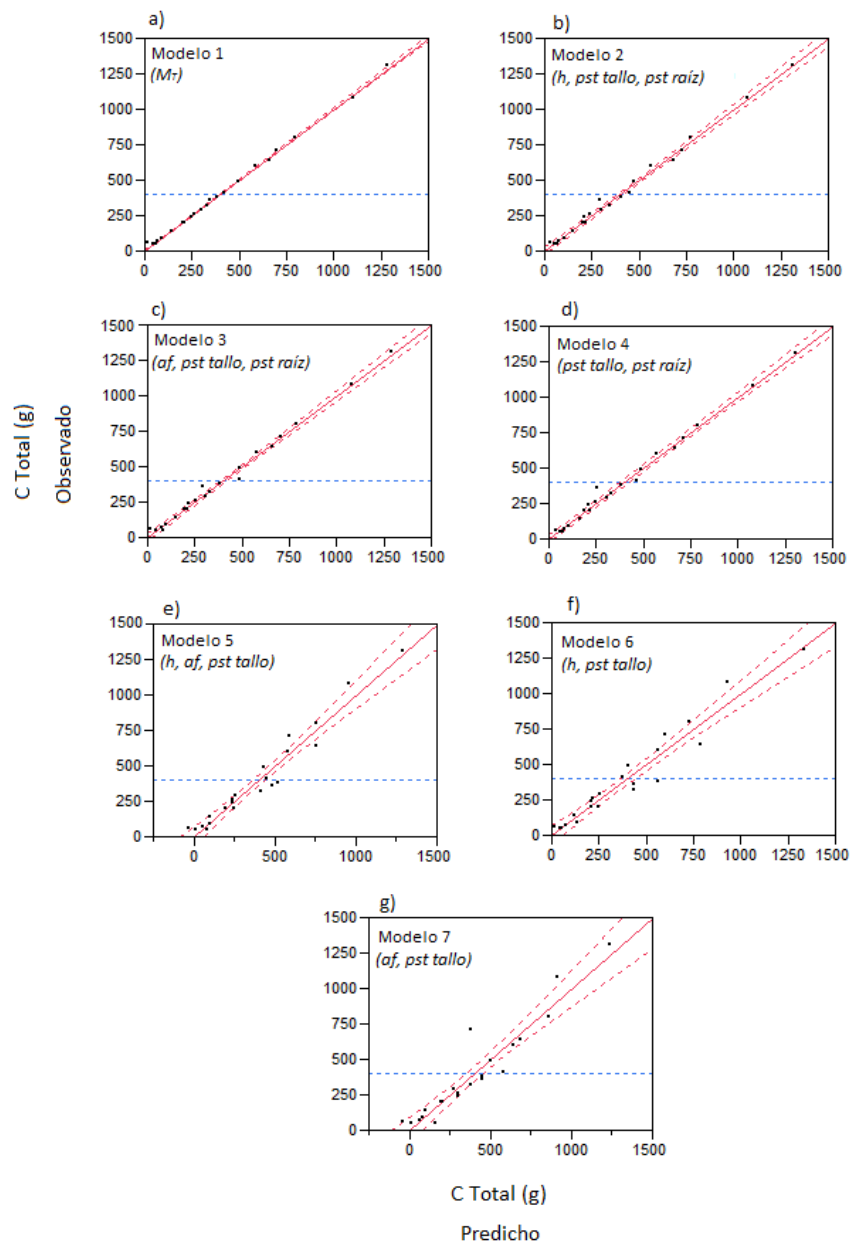


**Fig. 4:** Densidad (g/mL) de muestra seca de tres segmentos de tallo según especie: a) base de las hojas, por debajo de la hoja más vieja (*ápice*), b) mitad del tallo (*mitad*) y c) base del tallo, por encima de la corona de raíces (*base*). Letras mayúsculas sobre las cajas representan el resultado del análisis *post hoc* Tuckey-Kramer, donde letras iguales indican que no hay diferencias significativas. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

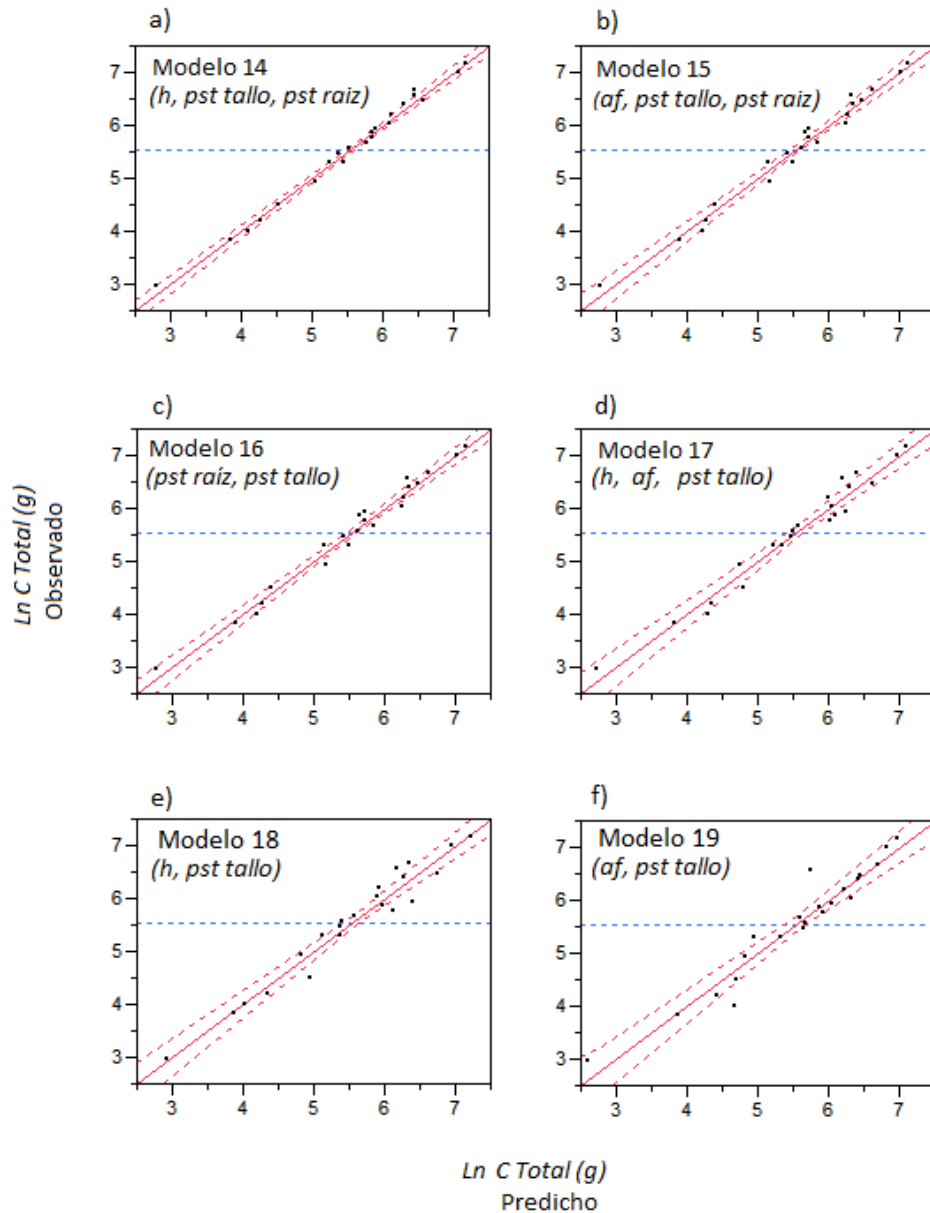




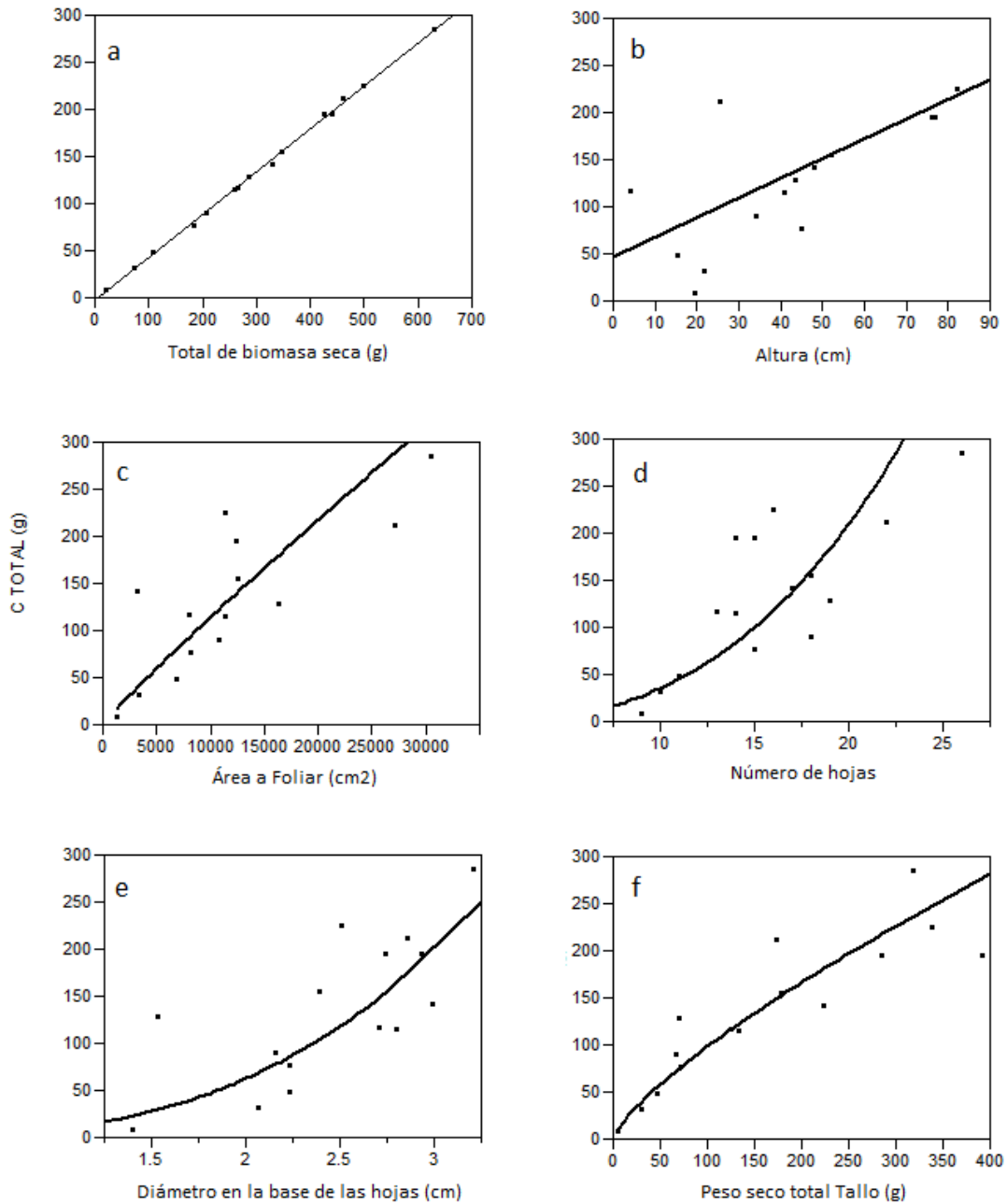
**Fig. 5:** Regresión de las variables significativas para los modelos de estimación de *C Total* (g) de *C. tepejilote*. Fig. 5 a y b: regresiones lineales, c: regresión logarítmica tanto en el eje X como en el eje Y, y d, e y f: regresiones logarítmica en el eje Y. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014.



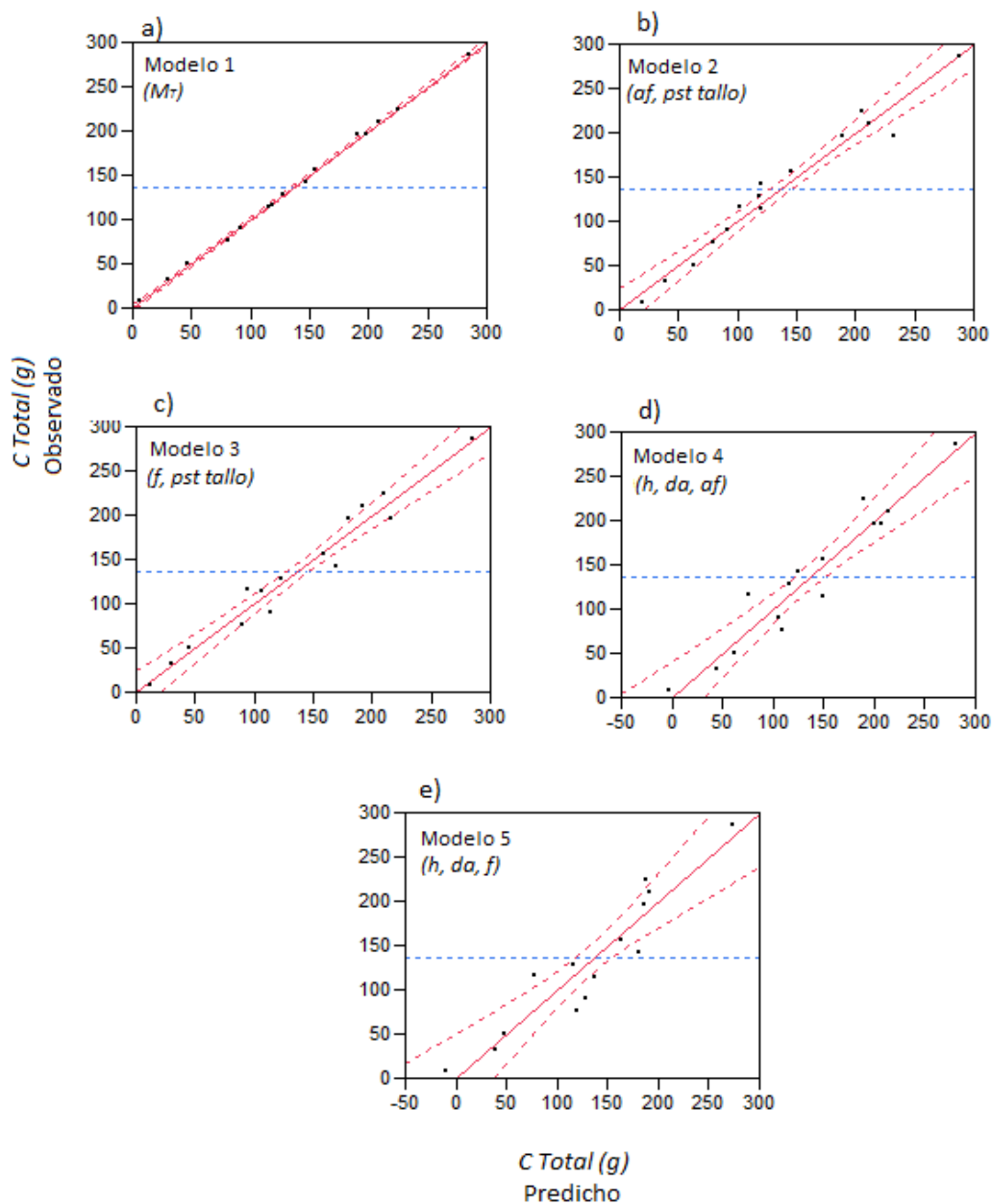
**Fig. 6:** Diagrama de dispersión de los valores de *C Total* (g) observados y predichos por los modelos lineales para *C. tepejilote* presentados en el Cuadro 3, con valores de  $r^2$  superiores a 0,90. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014.



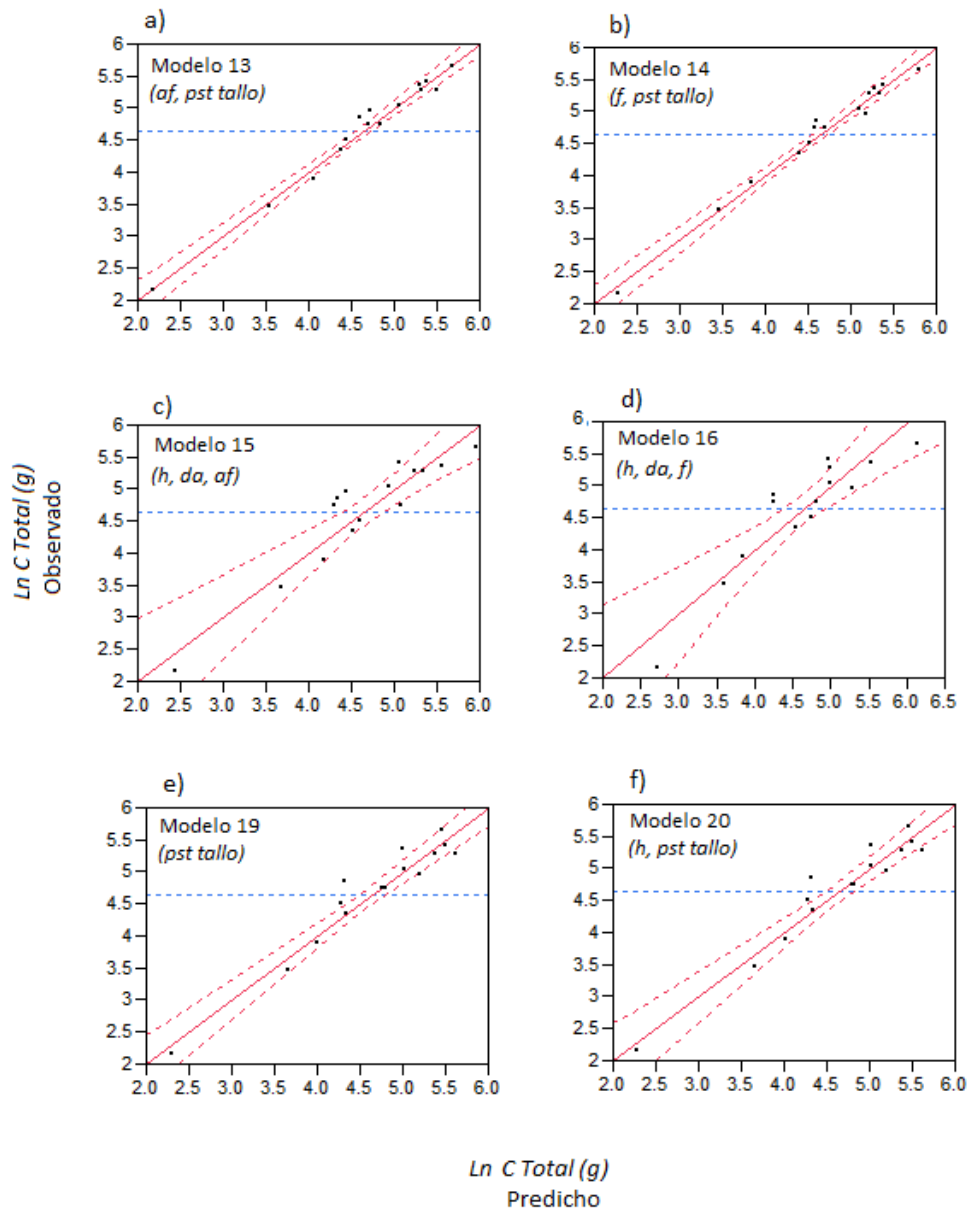
**Fig. 7:** Diagrama de dispersión de los valores de  $C\ Total\ (g)$  observados y predichos por los modelos logarítmicos para *C. tepejilote* presentados en el Cuadro 3, con valores de  $r^2$  superiores a 0,90. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014.



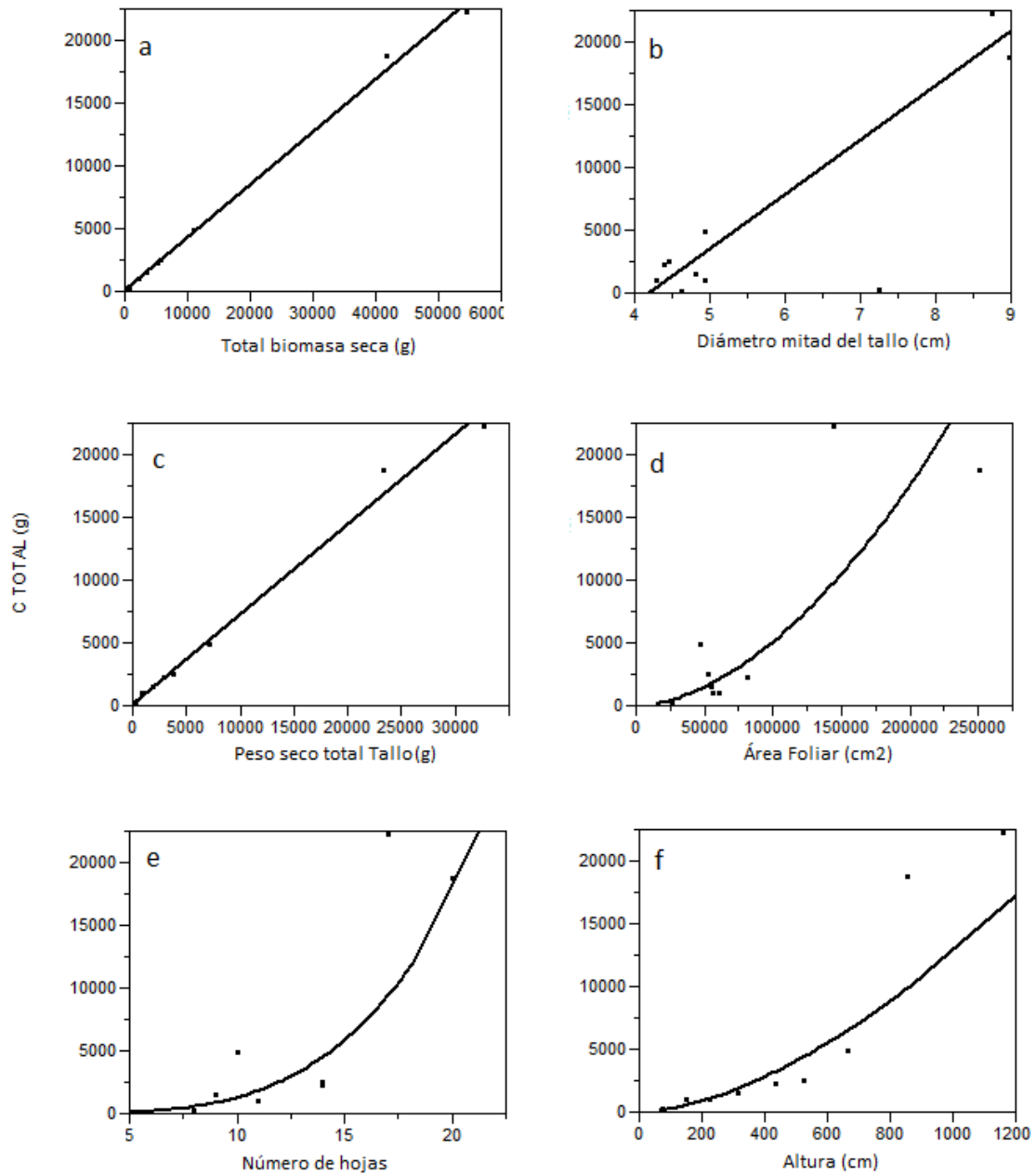
**Fig. 8:** Regresión de las variables significativas para los modelos de estimación de *C Total* (g) de *A. martiana*. Fig. 10a y b: regresiones lineales; c, d, e y f: regresiones logarítmica tanto en el eje X como en el eje Y. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014.



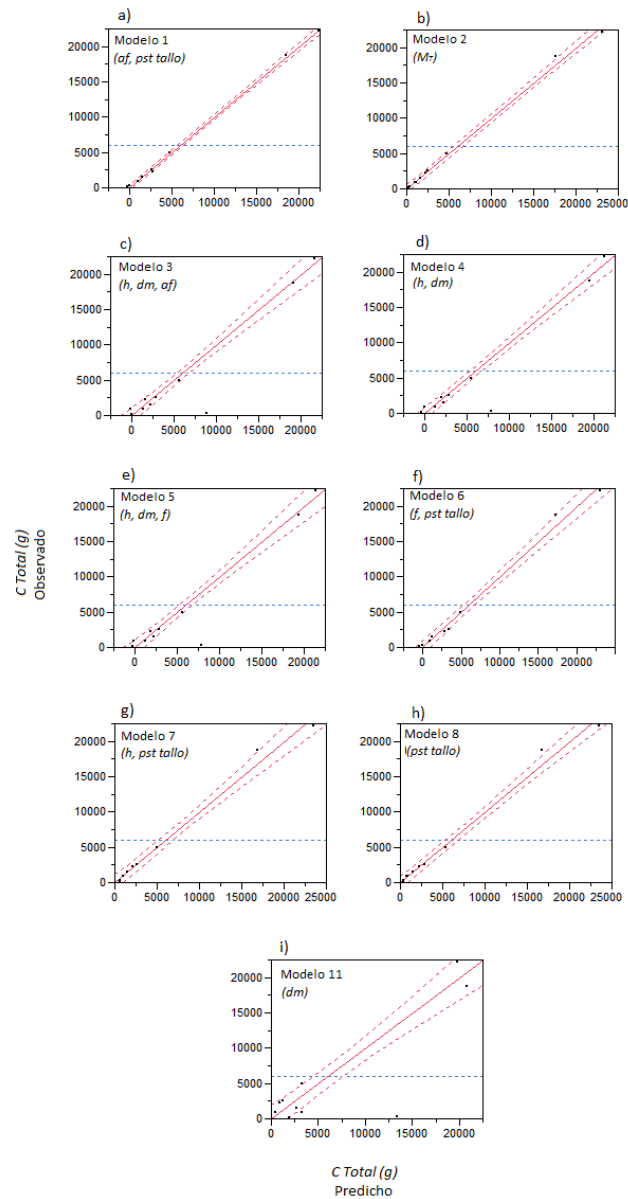
**Fig. 9:** Diagrama de dispersión de los valores de *C Total (g)* observados y predichos por los modelos lineales para *A. martiana* presentados en el Cuadro 4, con valores de  $r^2$  superiores a 0,85. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014.



**Fig. 10:** Diagrama de dispersión de los valores de  $C\ Total\ (g)$  observados y predichos por los modelos logarítmicos para *A. martiana* presentados en el Cuadro 4, con valores de  $r^2$  superiores a 0,85. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014.

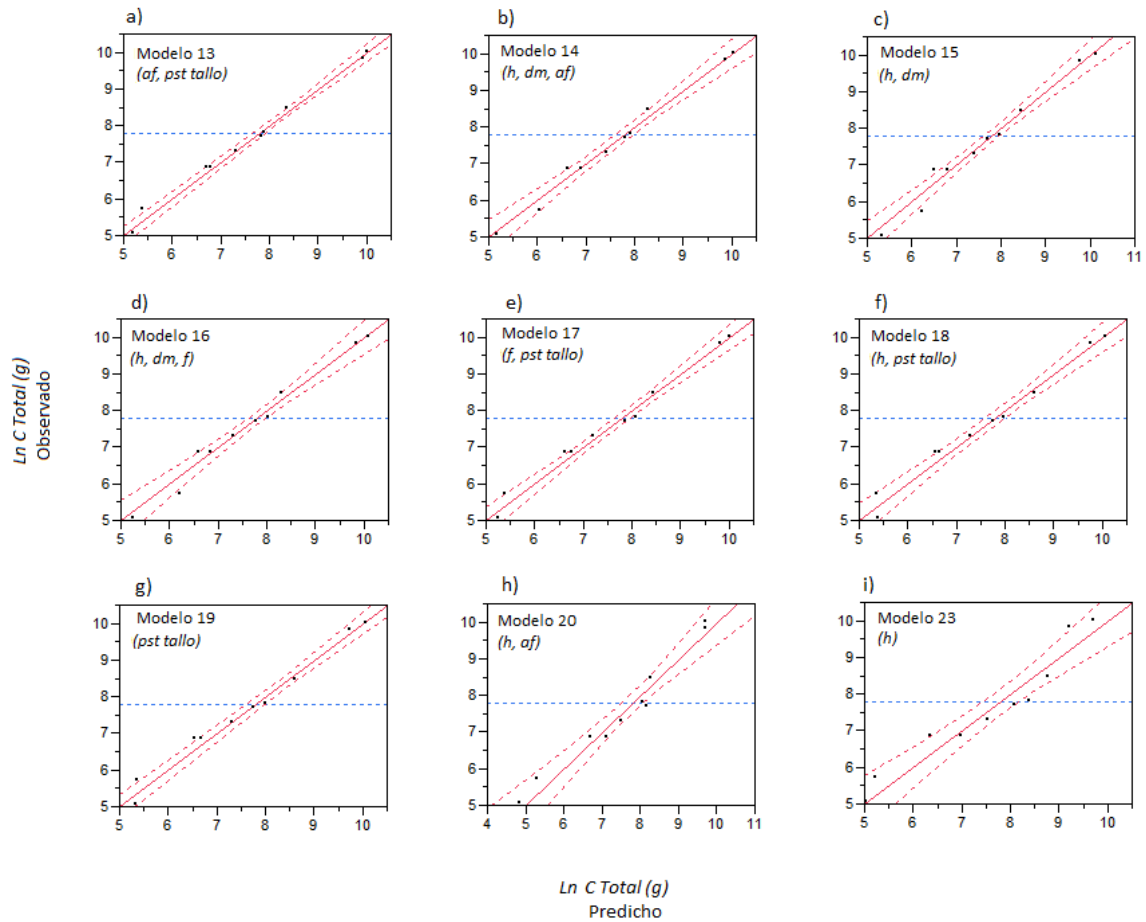


**Fig. 11:** Regresión de las variables significativas para los modelos de estimación de *C Total* (g) de *G. interrupta*. Fig. 13a, b y c: regresiones lineales; d, e y f: regresiones logarítmicas tanto en el eje X como en el eje Y. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

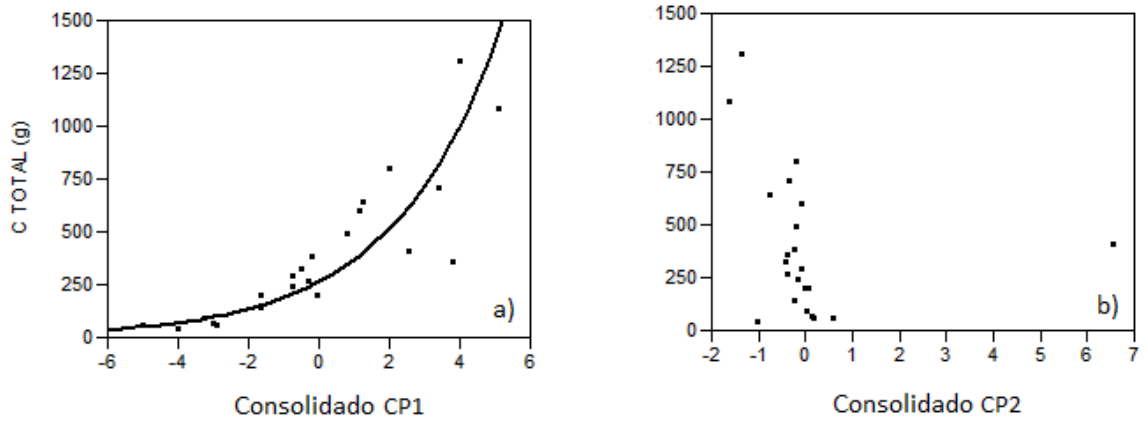


**Fig. 12:** Diagrama de dispersión de los valores de  $C\ Total\ (g)$  observados y predichos por los modelos lineales para *G. interrupta* presentados en el Cuadro 5. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentran las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.

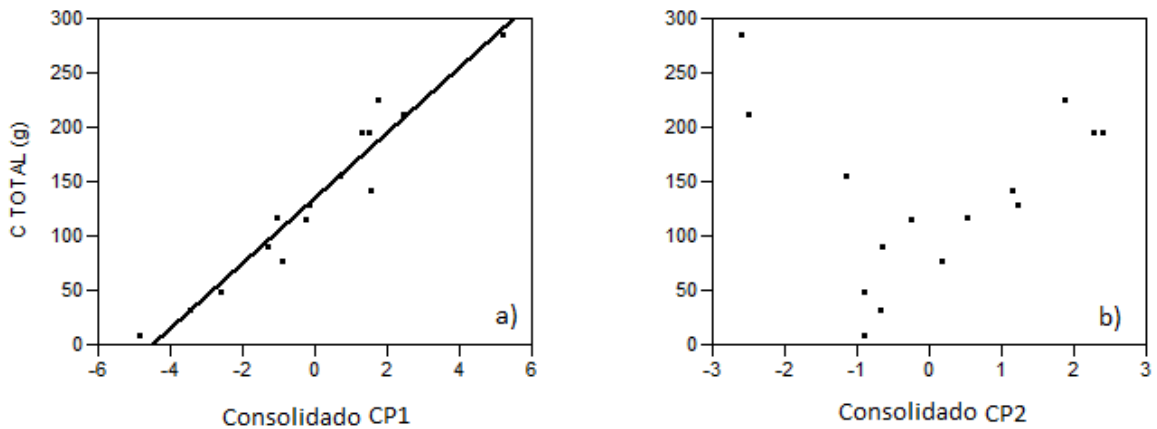




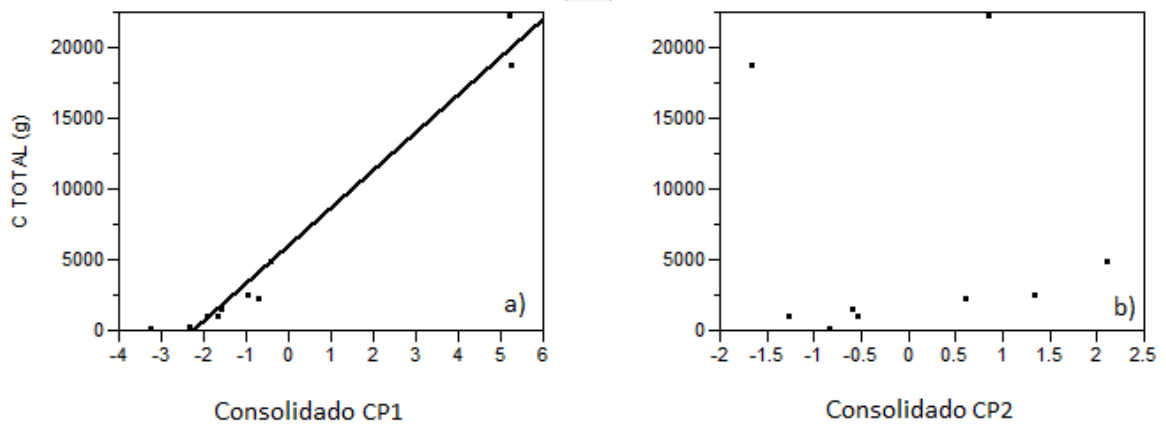
**Fig. 13:** Diagrama de dispersión de los valores de  $C\ Total\ (g)$  observados y predichos por los modelos logarítmicos para *G. interrupta* presentados en el Cuadro 5. Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza a un 95%. Entre paréntesis se encuentra las variables predictoras para cada modelo. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.



**Fig. 14:** Regresión del *C Total (g)* y el resultado consolidado de los dos primeros componentes principales (CP) para *C. tepejilote*. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014.



**Fig. 15:** Regresión del *C Total (g)* y el resultado consolidado de los dos primeros componentes principales (CP) para *A. martiana*. Reserva Biológica La Tirimbina, Costa Rica, 2014.



**Fig. 16:** Regresión del *C Total (g)* y el resultado consolidado de los dos primeros componentes principales (CP) para *G. interrupta*. Reserva Biológica La Tirimbina y Estación Biológica La Selva, Costa Rica, 2014.